

**ТИХООКЕАНСКИЙ ФИЛИАЛ ФЕДЕРАЛЬНОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО БЮДЖЕТНОГО НАУЧНОГО УЧРЕЖДЕНИЯ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»**

На правах рукописи

Найденко Светлана Васильевна

**ТРОФОДИНАМИКА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ
ЭПИПЕЛАГИАЛИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА
И ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ**

1.5.16. Гидробиология

**Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

ВЛАДИВОСТОК – 2022

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	14
ГЛАВА 2. КРАТКИЕ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И КЛИМАТО-ОКЕАНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ	44
ГЛАВА 3. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ ТИХООКЕАНСКИХ ВОД КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И КАМЧАТКИ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД	71
3.1. Состав и динамика обилия нектонных сообществ	72
3.2. Состав и динамика обилия кормовой базы нектона	88
3.3. Особенности питания массовых видов нектона	109
3.4. Основные элементы трофической структуры планктонных и нектонных сообществ	135
3.5. Потребление кормовых ресурсов рыбами и кальмарами, структура их пищевых связей	151
ГЛАВА 4. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ ЗОНЫ СУБАРКТИЧЕСКОГО ФРОНТА В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД	177
4.1. Состав и динамика нектонных сообществ	178
4.2. Состав и обилие кормовой базы нектона	181
4.3. Питание рыб и кальмаров в зимне-весенний период	192
4.4. Трофические отношения и объемы потребления кормовых ресурсов нектоном	202
ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ В ЛЕТНИЙ И ОСЕННИЙ ПЕРИОДЫ	209
5.1. Состав и количественная характеристика нектонных сообществ: сезонная и межгодовая динамика	210
5.2. Состав и динамика обилия кормовой базы нектона	240
5.3. Питание и трофические отношения нектона	265

5.4. Основные элементы трофической структуры планктонных и нектонных сообществ	296
5.5. Трофические отношения и объемы потребления кормовых ресур- сов нектоном	309
ГЛАВА 6. ПИЩЕВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ РЫБ И КАЛЬМАРОВ В ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА И ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ.....	348
ВЫВОДЫ	404
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	408
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	416
ПРИЛОЖЕНИЯ	459

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Обязательным и необходимым условием успешного развития рыбохозяйственного комплекса страны является рациональное использование водных биологических ресурсов. Концептуальный подход к обеспечению ответственного и неистощимого природопользования включает не только проблемы экономического и социального регулирования этого процесса, но и вопросы изучения состояния и динамики природных систем, а также постоянного их мониторинга. В связи с этим возникла необходимость экосистемного подхода при ведении российских рыбохозяйственных исследований (Шунтов, 1995, 2004; Котенев, 2001; Бочаров, Шунтов, 2004; Шунтов, Темных, 2013; Иванов, 2017).

В тихоокеанском филиале ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО») (ранее ТОНС, ТИРХ, до 1995 г. ТИНРО, до 2019 г. ТИНРО-центр) комплексное изучение морских сообществ и экосистем дальневосточных морей и районов северо-западной части Тихого океана было начато в 1980-х гг. За сорокалетний период исследований собран огромный массив данных по составу, количественному и пространственному распределению гидробионтов, их кормовой базе и фоновому окружению. Результатами экосистемного изучения биологических ресурсов стали принципиально новые выводы о значительно более высокой био- и рыбопродуктивности дальневосточных российских вод и сопредельных вод Северной Пацифики, чем это традиционно представлялось ранее.

По мере развития экосистемного направления появилась также необходимость расширения и углубления трофологических работ, прошедших путь от изучения качественных характеристик питания отдельных видов гидробионтов до получения количественных оценок трофических связей в сообществах, с выходом на биопродуктивность и экологическую емкость дальневосточных морей. Материалы этих исследований использованы в многочисленных публикациях и обобщены в ряде сводных и диссертационных работ (Шунтов и др., 1993а, 2010а–в; Дулепова, 2002; Найденко, 2003; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Тем-

ных, 2008a, 2011a; Naydenko, 2010; Шунтов, 2016a; Заволокин, 2014; Горбатенко, 2018).

С учетом многолетних данных о составе, обилии, питании и пищевых отношениях nekтона, о динамике и обилии планктонных и общих кормовых ресурсов для различных районов российских вод и за их пределами в северо-западной части Тихого океана были получены количественные оценки, показывающие уровень обеспеченности рыб и кальмаров пищевыми ресурсами. Так, в западной части Берингова моря в слое 0–200 м среднегодовое потребление пищи nekтоном в 1980-е гг. оценено в 50 млн т, а в начале 2000-х гг. — в пределах от 22 до 35 млн т (Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2011a). В верхнем слое эпипелагиали данного региона потребление за осенний сезон в 1986–1990 и 2002–2008 гг. изменялось от 1,4 до 9,6 млн т (Найденко, 2007). При этом объемы потребления зависели от численности основного потребителя ресурсов — минтая (*Gadus* (ранее *Theragra) chalcogramma*). В российских прикурильских водах годовое потребление пищи nekтоном по данным разных авторов в 1980-е гг. оценивалось от 14,2 до 32,0 млн т, в 1991–1996 гг. — от 4,4 до 16,0 млн т, а в 1996–2004 гг. — в 28,0 млн т (Иванов, 1998; Чучукало, 2006). Подобные расчеты сделаны и для других дальневосточных регионов (Найденко, 2001a, 2002a–в, 2007, 2009; Беляев, 2003; Иванов, 2005; Кузнецова, 2005; Найденко, Долганова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2011a).

По обобщенной информации по трем периодам (1980–1990, 1991–1995 и 1996–2005 гг.) и суммарно по всем районам российских вод, среднегодовое потребление зоопланктона nekтоном составило соответственно 327, 210 и 275 млн т, в эти периоды, а биомасса макропланктона (без учета его продукции) — 597, 549 и 556 млн т (Шунтов, Темных, 2011a).

Часть оценок в цитируемых выше работах, вероятно, нуждается в уточнении и корректировке. Тем не менее, несмотря на различия в величинах, полученных разными авторами, порядок цифр свидетельствует о том, что в любых ситуациях полного выедания зоопланктона nekтоном не происходит и гораздо большая их часть используется внутри планктонных сообществ. В целом в вышеуказанных публикациях показано, что кормовые ресурсы рыб и кальмаров эпипелагиали

дальневосточных морей и Северной Пацифики жестко не ограничены и довольно значительны.

Однако часть исследователей, в той или иной степени касающихся темы пищевой обеспеченности nekтона, имела и имеет другую точку зрения. В частности, среди лососевых специалистов высказываются взгляды о дефиците пищи в морях и океане для тихоокеанских лососей, о высокой (внутри- и межвидовой) конкуренции за пищу (определяющей уровень численности видов р. *Oncorhynchus*), особенно между горбушей (*O. gorbuscha*) и другими видами лососей, а также о «переполнении» экологической емкости морской и океанической пелагиали в связи с высокой численностью кеты (*O. keta*) японского индустриального производства. Таких представлений придерживается ряд российских исследователей (Волобуев, Волобуев, 2000; Гриценко и др., 2000, 2001; Кловач, 2003; Коваль, 2007; Карпенко и др., 2013; Бугаев, 2015а, б) и некоторые японские и североамериканские ученые (Nagasawa, 2000; Kayeriya et al., 2009; Batten et al., 2017; Debertain et al., 2017; Ruggerone, Irvine, 2018). В последние годы стали также появляться предположения о значительных климато-океанологических изменениях, произошедших в Северной Пацифике, которые повлекли за собой резкое ухудшение условий обитания и пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей, что стало причиной их низких уловов и слабых подходов (Бугаев и др., 2020; Горохов и др., 2020). Впрочем, представления о дефиците пищи в дальневосточных водах получили широкое представление еще с работ И.Б. Бирмана (1985) по изучению морского периода жизни лососей.

Выводы о недостаточности пищевых ресурсов в эпипелагиали делаются не только в отношении лососей. Заключение о том, что кормовая база в эпипелагиали, в частности наваринского и всего северо-западного шельфа Берингова моря, недостаточна в некоторые годы для успешного нагула минтая, сделаны М.А. Степаненко и Е.В. Грицай (2016, 2018). В перспективе такие суждения могут коснуться и тихоокеанских вод Курильских островов, в которых в последние годы отмечается высокая численность сардины (*Sardinops melanostictus*) и двух видов скумбрий (*Scomber japonicus* и *S. australasicus*), заходящих в эти районы на нагул.

Причины разногласий существующих взглядов на рассматриваемую проблему кроются в первую очередь в качестве исходных данных (либо в их отсутствии), а также в сложности и недостаточной изученности некоторых вопросов функционирования пелагических сообществ. Так, представления об ограниченности пищи в морях и океанах для лососей и жесткой конкуренции за нее, получившие распространение еще в 1950–1960-е гг., базируются главным образом на материалах, собранных в рейсах, специализирующихся на дрейфтерном промысле, и не могут считаться полноценными. Данные же, полученные во время проведения комплексных исследований, не используются в полном объеме. Выводы о дефиците кормовых ресурсов для лососей, минтая и других видов рыб делаются на основании косвенных показателей, без количественных оценок состояния кормовой базы и объемов ее выедания. Без таких данных невозможно получить реальную картину пищевой обеспеченности nekтона, трудно судить об условиях нагула промысловых рыб и обосновывать их прогнозы, а без знания закономерностей взаимодействия элементов внутри сообществ невозможна рациональная эксплуатация биоресурсов.

Таким образом, изучение структуры трофических сетей и происходящих в них изменений является важным и актуальным аспектом трофологических исследований и необходимо для понимания особенностей функционирования пелагических сообществ. Исследования в этом направлении дают возможность выявлять роль различных видов и групп планктона и nekтона в крупномасштабном биологическом балансе пелагических сообществ, определять степень использования nekтоном общих кормовых ресурсов, а также оценивать условия нагула и пищевую обеспеченность ценных промысловых объектов. Особую важность работы данного направления имеют при оценке состояния природных систем в условиях изменяющегося климата и значительной динамики обилия массовых, в том числе промысловых, видов nekтона.

Выбор объекта и предмета исследования. В работе рассматриваются nekтонные и планктонные сообщества верхнего слоя эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана (тихоокеанские воды Камчатки и Ку-

рильских островов, зона Субарктического фронта с прилегающими на севере субарктическими и на юге трансформированными субтропическими водами, глубоководные котловины и наваринский район западной части Берингова моря). Для изучения трофической структуры nektonных сообществ был выбран верхний слой эпипелагиали, так как именно для этого биотопа собран наиболее значительный объем материалов в связи с проведением в последние два десятилетия целого ряда комплексных экспедиций по учету тихоокеанских лососей.

Предметом изучения являются структура планктонных и nektonных сообществ, трофические отношения nekтона, его пищевая обеспеченность и влияние на кормовую базу, а также роль отдельных видов nekтона в структурно-функциональной организации сообществ.

Степень разработанности темы. За сорокалетний период проведения исследований в Тихоокеанском филиале ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО») сформирован уникальный банк данных количественного состава планктонных и nektonных пелагических сообществ дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана. Одновременно собирались данные о питании и пищевых взаимоотношениях nekтона. Результатом таких комплексных исследований стали публикации о структуре, в том числе трофической, и функционировании nektonных пелагических сообществ. Большая часть работ базируется главным образом на материалах, собранных в экспедициях ТИНРО во второй половине 1980-х и первой половине 1990-х гг. (Шунтов и др., 1993а–в; Иванов О.А., 1998; Беляев, 2003; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Найденко, 2002; Темных и др., 2004; Иванов А.Н., 2005; Чучукало, 2006).

Продолжение исследований данного направления стало возможным благодаря комплексным экспедициям, проведенным в период с 2000 по 2020 г., которые существенно пополнили многолетний ряд наблюдений. Однако лишь часть результатов этих исследований была опубликована (Чучукало, 2006; Найденко, 2007; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; Кузнецова, 2010; Кузнецова, Ефимкин, 2010; Шунтов и др., 2010а–г; Кузнецова и др., 2011а, б; Найденко, Кузнецова, 2011; Найденко, Хоружий, 2013, 2014; Заволокин, 2014; Волков, 2014, 2016а, б;

Дулупова, 2014, 2016, 2018; Шунтов, 2016а; Горбатенко, 2018). При этом трофическая структура нектонных сообществ верхней эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана в сезонном и межгодовом аспектах до сих пор малоизученна. Современные оценки запасов кормовых ресурсов, объемов их потребления и пищевой обеспеченности рыб и кальмаров отсутствуют. В то же время в связи с необходимостью объяснения механизмов динамики численности промысловых объектов и их рационального использования стала очевидной потребность дальнейшего изучения и мониторинга экологических взаимоотношений в сообществах, динамики кормовой базы и пищевой обеспеченности нектонных видов.

Цель и задачи исследования. Главная цель работы — выявить основные закономерности и динамику трофической структуры нектонных сообществ верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки, зоны Субарктического фронта с сопредельными водами и западной части Берингова моря, оценить современное состояние кормовой базы и пищевую обеспеченность нектона в этих районах.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Описать состав и структуру планктонных сообществ, рассчитать биомассу и продукцию трофических уровней;
2. Оценить запасы зоопланктона и мелкоразмерного нектона;
3. Обобщить информацию о сезонной и межгодовой динамике состава и структуры нектонных сообществ;
4. Выявить сезонные, межгодовые и региональные особенности питания нектона;
5. Определить количество и величину пищевых связей нектона, выявить главные пути передачи вещества между трофическими уровнями;
6. Оценить объемы потребления кормовых ресурсов нектоном и степень использования им кормовой базы;
7. Обосновать достаточность современного уровня пищевой обеспеченности нектона.

Положения, выносимые на защиту:

1. Кормовая база нектона верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки, зоны Субарктического фронта, а также глубоководных котловин и наваринского района западной части Берингова моря находится на высоком уровне.

2. Большое число консументов разных трофических уровней и многочисленные трофические связи между ними обеспечивают связность и пластичность пищевых сетей и высокий резерв устойчивости нектонных сообществ верхней эпипелагиали районов исследований.

3. Пищевая обеспеченность нектона верхней эпипелагиали в районах исследований является относительно стабильной и достаточной для устойчивого функционирования нектонных сообществ данного биотопа.

Научная новизна исследования. Обобщены и проанализированы данные о динамике обилия зоопланктона, дающие представление о современном состоянии кормовых планктонных ресурсов верхнего слоя эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана, и рассчитана его продукция. Изучена трофическая структура нектонных сообществ данного биотопа. Впервые для верхнего слоя эпипелагиали исследуемых районов рассчитаны биомасса и продукция трофических уровней, а также количественно оценен транспорт вещества между ними. Приведены современные оценки объемов потребления кормовых ресурсов нектоном и его пищевой обеспеченности.

Теоретическая и практическая значимость работы. Представленные результаты исследований структурных характеристик трофических сетей верхней эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана и происходящих в них изменений являются важными теоретическими предпосылками для понимания закономерностей функционирования и динамики эпипелагических сообществ. Расчеты запасов и продукции зоопланктона, объемов его потребления нектоном и переноса вещества с одного трофического уровня на другой в пределах верхней эпипелагиали могут быть использованы в дальнейшем при построении трофодинамических и продукционных моделей пелагических сообществ. По-

лученные данные о состоянии кормовой базы и степени ее использования, дающие представление о пищевой обеспеченности nekтона, в том числе промысловых объектов, имеют большое практическое значение для планирования рыбохозяйственной деятельности. Знание и понимание закономерностей распределения вещества по трофическим уровням в зависимости от состава и количественного соотношения элементов, их слагающих, могут учитываться при разработке рекомендаций для равномерной промысловой нагрузки на различные трофические уровни морских экосистем, а также для развития пастбищной аквакультуры тихоокеанских лососей.

Методология и методы диссертационного исследования. Сбор и обработка материала осуществлялись по стандартным и общепризнанным, в том числе отработанным и принятым в практике ТИНРО, методикам, которые применяются при изучении nekтона (Аксютин, 1968; Волвенко, 1998, 1999; Нектон ..., 2004, 2005, 2006; Макрофауна ..., 2011, 2012), планктона (Инструкция ..., 1974; Современные методы ..., 1983; Рекомендации..., 1984, Волков, 1986, 2008а, б; Горбатенко, 2007), питания гидробионтов, их трофических отношений и пищевой обеспеченности (Правдин, 1939, 1966; Шорыгина, 1952; Желтенкова, 1955а, б; Руководство по изучению питания рыб, 1986; Горбатенко, Чучукало, 1989; Кончина, Павлов, 1995; Чучукало, 1996, 2006; Волков, 2008а; Dunne et al., 2002; Gascuel, Pauly, 2009; Allhoff et al., 2015). Статистический анализ полученных данных выполнен по общепринятым методикам (Лакин, 1973; Боровиков, 2001) с применением пакета Statistica (версия 6.0).

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность полученных в работе результатов подкрепляется значительным объемом проанализированного материала, собранного в 42 комплексных экспедициях (3,2 тыс. ихтиологических тралений, 6,4 тыс. планктонных ловов, около 130 тыс. экз. желудков рыб и кальмаров), с применением методов статистического оценивания и широким анализом отечественной и мировой литературы.

Результаты работы и основные положения диссертации были представлены и обсуждены: на ежегодных отчетных сессиях Тихоокеанского (ТИНРО) и других

филиалов ФГБНУ «ВНИРО» (Владивосток, Южно-Сахалинск, Петропавловск-Камчатский) в период 2014–2020 гг.; 12-й международной конференции по промысловой океанологии (Калининград, 2002); международном симпозиуме NPAFC-PICES (Jeju Island, R. Korea, 2005); международной конференции PICES (Seoul, Korea, 2003); международных семинарах NPAFC (Sapporo, Japan, 2006; Nanaimo, BC, Canada, 2011; Honolulu, Hawaii, USA, 2013); международных симпозиумах NPAFC (Seattle, USA, 2008; Kobe, Japan, 2015); международной конференции NPAFC-PICES (Yeosu, R Korea, 2014); международном симпозиуме ICES/PICES (Victoria, BC, Canada, 2017); Всероссийской научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова (Владивосток, 2008); международной конференции «Динамика численности тихоокеанских лососей и прогнозирование их подходов» (Россия, Южно-Сахалинск, 2017); международной конференции «Лососевые рыбы: биология, охрана и воспроизводство» (Республика Карелия, г. Петрозаводск, 2017); научно-практической конференции «Наука о море в интересах России» (Владивосток, 2018); 2-м международном рыбопромышленном форуме и Выставке рыбной индустрии, морепродуктов и технологий (Россия, Санкт-Петербург, 2018).

Публикации. Общее количество работ, опубликованных по теме диссертации, составляет 81. В рекомендованных ВАК журналах опубликовано 27 работ.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 506 страницах машинописного текста, содержит 189 рисунков и 60 таблиц, состоит из введения, 5 глав с заключением, выводов, 50 приложений и списка литературы, включающего 816 работ, из которых 216 на английском языке.

Личный вклад автора. Автор настоящего диссертационного исследования с 1980-х гг. принимала участие в экосистемном изучении биологических ресурсов дальневосточных морей и сопредельных с ними тихоокеанских вод северо-западной части Тихого океана. В 2009–2013 гг. была участником морских экспедиций, три из которых были проведены в зимне-весенний период в зоне Субарктического фронта. В экспедициях руководила работой гидробиологической и ихтиологической групп, в задачу которых входил сбор материалов по количествен-

ным оценкам нектонных и планктонных сообществ, кормовой базы промысловых гидробионтов, а также по питанию рыб и беспозвоночных.

В 2003 г. результаты исследований трофической структуры пелагических сообществ южнокурильского района были обобщены автором в кандидатской диссертации, которая была успешно защищена в диссертационном совете Института биологии моря ДВО РАН. С 2004 г. продолжила исследования трофической структуры нектонных сообществ верхней эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана, пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей, а также других, в том числе промысловых, видов рыб и кальмаров. Огромные массивы уже имеющихся и полученных в последние годы гидробиологических, трофологических и ихтиологических данных позволили впервые количественно оценить трофические связи между отдельными звеньями трофической сети верхнего слоя эпипелагиали от северной части Берингова моря до южнокурильского района и зоны Субарктического фронта, определить роль отдельных видов и групп нектона в трофической структуре и оценить пищевую обеспеченность промысловых видов нектона.

Благодарности. Считаю приятным долгом выразить глубокую признательность и благодарность д.б.н. профессору В.П. Шунтову за внимание и интерес, проявленный к моей диссертационной работе, а также за ценные советы, консультации и всестороннее содействие по ее реализации. Особую признательность выражаю д.б.н. О.А. Иванову и д.б.н. А.Ф. Волкову за конструктивные критические замечания, полезные рекомендации и помощь при подготовке настоящей рукописи. Значительная часть данной работы была проделана в тесном взаимодействии с моими коллегами и соавторами А.А. Сомовым, А.А. Хоружим, д.б.н. О.С. Темных, к.г.н. А.Л. Фигуркиным, к.б.н. Н.А. Кузнецовой, творческий союз с которыми позволил решить задачи, поставленные в данном исследовании. Искренне благодарна всем участникам научно-исследовательских рейсов, в том числе тем, с которыми пришлось делить тяготы экспедиционных работ, а также сотрудникам ТИНРО за их высококвалифицированные работы по сбору и обработке материалов, ставших основой настоящей диссертации.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе представлены организация сбора, объем и методы обработки массива гидрологических, ихтиологических, гидробиологических (планктонных и трофологических) данных. Описываются программы, обеспечивающие построение компьютерных карт распределения гидрологических характеристик, распределения гидробионтов, трофических схем, рассматриваются способы расчета обилия гидробионтов, суточных и сезонных рационов, различных коэффициентов и показателей пищевой обеспеченности рыб и кальмаров.

Первичные материалы. Исходными первичными материалами являются данные о фоновых условиях, видовом составе, распределении, обилии и питании гидробионтов, собранные в северо-западной части Тихого океана (СЗТО) при проведении Тихоокеанским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО») (ТИНРО) 42 морских экспедиций: из них 17 — в тихоокеанских курило-камчатских районах и прилегающих океанических водах летом 2004–2018 гг., 3 — в зоне Субарктического фронта (САФ) и прилегающих к ней водах зимой-весной 2009–2011 гг., 7 и 15 — в западной части Берингова моря соответственно летом 2003–2015 гг. и осенью 2002–2020 гг. (табл. 1.1–1.2), из них в рамках международной программы BASIS (Bering-Aleutian Salmon International Survey) было проведено 10 экспедиций. Автор принимала участие в 5 рейсах. Кроме этого, при описании зимне-весеннего распределения тихоокеанских лососей в океане использованы материалы 7 экспедиций, проведенных в зоне САФ в феврале-мае 1986–1992 гг.

Спецификой всех исследований, проводимых ТИНРО, является их прикладная направленность, и, соответственно, они ориентированы на получение количественных данных по биологическим ресурсам и условиям их обитания.

Настоящее исследование в основном базируется на материалах комплексных съемок по изучению морского и океанического периодов жизни тихоокеанских лососей. Эти ценные промысловые рыбы занимают важнейшее место в прибрежном рыболовстве России, США, Канады и Японии. Их изучению уделялось и уделяется большое внимание.

Таблица 1.1

Список судов, сроки выполнения съемок, количество тралений и обследованная площадь в СЗТО (Ихтиологическая база данных ТИНРО, № ГР 0220006765)

Судно	Год/сезон	Сроки выполнения съемки	Количество тралений / из них ночные	Площадь съемки, тыс. км ²
НИС "ТИНРО"	2004/лето	01.06–10.07	76/20	1013,60
НИС "ТИНРО"	2006/лето	01.06–10.07	77/26	917,14
НИС "ТИНРО"	2007/лето	01.06–10.07	88/32	883,04
НИС "ТИНРО"	2008/лето	01.06–10.07	76/24	920,54
НИС "ТИНРО"	2009/лето	01.06–10.07	108/36	1042,67
НИС "Проф. Кагановский"	2010/лето	01.06–10.07	105/34	1226,20
НИС "ТИНРО"	2011/лето	01.06–10.07	84/28	945,69
НИС "ТИНРО"	2012/лето	01.06–10.07	94/34	1077,35
НИС "ТИНРО"	2013/лето	01.06–10.07	116/41	1331,97
НИС "Проф. Кагановский"	2014/лето	01.06–10.07	103/34	1228,95
НИС "Проф. Кагановский"	2015/лето	01.06–10.07	75/23	1086,69
НИС "Проф. Леванидов"	2015/лето	22.06–16.08	83/31	592,30
НИС "Проф. Кагановский"	2016/лето	01.06–10.07	88/31	1097,29
НИС "ТИНРО"	2016/лето	13.07–14.08	89/33	494,88
НИС "Проф. Кагановский"	2017/лето	01.06–10.07	74/30	955,01
НИС "ТИНРО"	2017/лето	08.08–08.09	64/25	529,78
НИС "Проф. Кагановский"	2018/лето	01.06–10.07	88/30	1152,05
НИС "ТИНРО"	2009/зима	10.02–09.03	68/37	824,80
	2009/весна	20.03–17.04	83/34	994,90
НИС "ТИНРО"	2010/зима	20.02–30.03	74/31	956,50
	2010/весна	17.04–03.05	27	Разрезы
НИС "ТИНРО"	2011/зима	15.02–15.04	131/65	916,21
ИТОГО 1488 тралений летом и 383 траления зимой-весной				

С середины 1990-х гг. в дальневосточных институтах НТО «ТИНРО» (вместе с ФГУП «ВНИРО») исследования лососей осуществляли по двум пятилетним программам, в которых акцент делался на морской период жизни. Кроме этого, с 1992 г. начала функционировать созданная США, Канадой, Японией и Россией Северотихоокеанская Комиссия по анадромным рыбам (NPAFC). В рамках NPAFC с 2002 г. в Беринговом море и в командорско-алеутских океанических водах изучение морского периода жизни лососей проводилось по 5-летним международным программам BASIS-1 и BASIS-2. Очередной цикл исследования лососей был определен в Бассейновой программе изучения тихоокеанских лососей на период 2006–2012 гг. (Концепция ..., 2005) с приоритетным учетом вопросов, связанных с улучшением прогнозирования численности и уловов, а также рационализацией путей хозяйственного использования этих рыб. Соответственно, большая часть проводимых комплексных экспедиций имела «лососевую ориентацию»,

Таблица 1.2
 Список судов, сроки выполнения съемок, количество тралений и обследованная площадь в западной части Берингова моря
 (Ихтиологическая база данных ТИНРО, № ГР 0220006765)

Судно	Год/сезон	Сроки вы- полнения съемки	Количество тралений			Площадь съемки, тыс. км ²				
			КК	АК	Н	Всего	КК	АК	Н	Всего
НИС «ТИНРО»	2002/осень	31.08–10.10	44	25	5	74	261,79	192,03	35,81	490,54
НИС «ТИНРО»	2003/лето	17.07–16.08	25	17	5	47	249,46	203,96	37,12	490,54
НИС «ТИНРО»	2003/осень	23.09–18.10	25	18	5	48	249,46	203,96	37,12	490,54
НИС «ТИНРО»	2004/осень	26.09–22.10	27	13	4	44	249,46	203,96	37,12	490,54
НИС «ТИНРО»	2005/лето	22.06–16.07	28	19	0	47	249,46	203,96	37,12	490,54
НИС «ТИНРО»	2006/осень	29.08–04.10	40	27	5	72	249,46	203,96	37,12	490,54
НИС «ТИНРО»	2007/лето	16.06–16.07	33	23	4	60	253,65	203,96	21,65	479,26
НИС «ТИНРО»	2007/осень	13.09–24.10	36	28	6	70	250,07	177,15	37,12	464,34
НИС «ТИНРО»	2008/осень	15.09–13.10	35	28	6	69	250,07	177,15	37,12	464,34
НИС «ТИНРО»	2009/лето	21.06–19.07	36	33	4	73	250,07	177,15	37,12	464,34
НИС «Проф. Кагановский»	2009/осень	14.09–11.10	39	35	6	80	249,46	203,96	37,12	453,42
НИС «Проф. Кагановский»	2010/осень	23.09–16.10	40	30	0	70	249,46	181,63	0	431,09
НИС «Проф. Кагановский»	2011/лето	11.06–01.07	40	29	4	73	250,07	177,15	37,12	427,22
НИС «Проф. Кагановский»	2012/осень	07.09–01.10	36	29	7	72	250,07	177,15	38,89	456,11
НИС «Проф. Кагановский»	2013/лето	10.06–04.07	52	25	6	83	249,46	203,96	37,12	453,42
НИС «ТИНРО»	2013/осень	10.09–10.10	49	35	4	88	249,46	166,72	20,80	436,98
НИС «ТИНРО»	2014/осень	03–16.10	27	0	0	27	219,06	0	0	219,06
НИС «Проф. Левандов»	2015/лето	13.06–03.07	35	27	8	70	249,46	166,72	37,12	453,30
НИС «ТИНРО»	2017/осень	14–30.09	36	4	0	40	249,46	32,60	0	282,10
НИС «ТИНРО», «Проф. Лева- нидов»	2018/осень	29.09–11.10	40	17	0	57	249,46	85,40	0	334,90
НИС «ТИНРО» и «Проф. Кага- новский»	2019/осень	29.09–06.10	33	10	0	43	249,46	110,0	0	359,50
НИС «ТИНРО» и «Проф. Кага- новский»	2020/осень	24.09–04.10	35	19	0	54	265,0	154,0	0	419,0
ВСЕГО	22 съемки		791	491	79	1361				

Примечание: КК — Командорская котловина, АК — Алеутская котловина, Н — наваринский район.

а основным слоем исследований являлась верхняя эпипелагиаль. Начиная с 2000 г. морские исследования данной направленности стали проводиться почти ежегодно: летом по учету лососей в период преданадромных миграций, а осенью по учету молоди после ее выхода в глубоководные районы. Таким образом, для верхнего слоя эпипелагиали накоплен многолетний ряд данных.

Следует отметить, что верхняя эпипелагиаль является слоем преимущественного обитания и питания не только для лососей, но и для многих других видов nekтона, в частности низкобореальных (НБ), субтропических (СТ) и тропических (Т) рыб и кальмаров (виды НБ-СТ-Т-комплекса). Поэтому, кроме лососевых экспедиций, в прикурильских водах в июле-сентябре стали проводиться летние съемки, направленные на оценку масштабов сезонных нагульных миграций промысловых видов НБ-СТ-Т-комплекса.

В темное время суток в верхний слой эпипелагиали поднимаются и мезопелагические рыбы, здесь также обитает молодь различных видов рыб и кальмаров. Соответственно, исследования состояния кормовой базы и пищевой обеспеченности промысловых видов nekтона, обитающих или нагуливающих в данном слое, представляются актуальными. Для изучения выбран верхний слой эпипелагиали.

Районы исследований и осреднения биостатистической информации. В данном исследовании использовано деление обследованной акватории на стандартные биостатистические районы, которые впервые были введены В.П. Шунтовым в 1980-е гг. для унификации рыбохозяйственных биоценологических исследований в дальневосточных морях и нашли широкое применение в практике проведения работ ТИНРО. Районы выделены с учетом общей схемы циркуляции вод, рельефа дна и размещения модификаций водных масс (идентифицированных по температурно-соленостным характеристикам) и названы районами осреднения биостатистической информации (Шунтов, 1988а, б; Шунтов и др., 1988а, б; Волвенко, 2003; Нектон ..., 2005, 2006). Стандартные биостатистические районы, которые рассматриваются и упоминаются в настоящем исследовании, приведены на рис. 1.1.

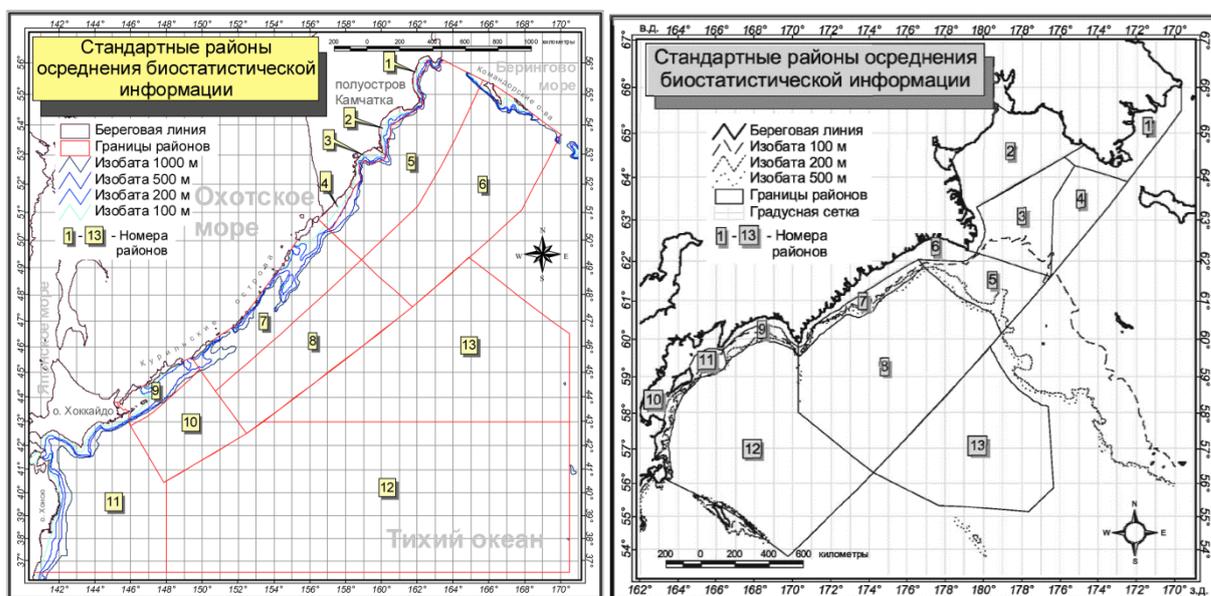


Рис. 1.1. Стандартные районы осреднения биостатистической информации (Шунтов, 1988а, б; Шунтов и др., 1988а, б; Волвенко, 2003; Нектон ..., 2005, 2006). Цифры — номера биостатистических районов: **схема слева** — северо-западная часть Тихого океана: 1–3 — Камчатский, Кроноцкий, Авачинский заливы, 4 — юго-восточный, 5 — Камчатская впадина, 6 — открытые океанические воды Камчатки и Командорских островов, 7 — приостровные океанические воды средних и северных Курильских островов, 8 — открытые океанические воды средних и северных Курильских островов, 9 — приостровные океанические воды южных Курильских островов, 10 — открытые океанические воды южных Курильских островов, 12 — зона Полярного фронта, 13 — зона Субарктического течения; **схема справа** — западная часть Берингова моря: 1 — Берингов пролив, 2 — северо-западная часть Анадырского залива, 3 — юго-восточная часть Анадырского залива, 4 — восточная часть Анадырского залива, 5 — наваринский шельф, 6 — корякский шельф, 7 — корякский свал глубин, 8 — западная часть Алеутской котловины, 9 — олюторский свал глубин, 10 — шельф Корякского и Олюторского заливов, 11 — карагинский свал глубин, 12 — Командорская котловина, 13 — центральная часть Алеутской котловины

Морфометрические характеристики выделенных районов, а также методы и обоснование расчета их площадей были подробно описаны И.В. Волвенко (2003) и в дальнейшем использованы при составлении атласов, каталогов и табличных справочников по количественному распределению нектона и сетного зоопланктона (Атлас ..., 2005, 2006; Нектон ..., 2005, 2006; Макрофауна ..., 2011, 2012; Сетной зоопланктон ..., 2016а, б). Деление акватории на биостатистические районы позволяет проследить динамику различных средних районных показателей на временном и региональном уровнях.

Диссертационная работа базируется на материалах исследований, проведенных в *западной части Берингова моря* — глубоководные Командорская (12-й район) и западная часть Алеутской котловин (8-й район), наваринский шельф (5-й район); в *северо-западной части Тихого океана* — Камчатская впадина (5-й рай-

он), открытые океанические воды Камчатки и Командорских островов (6-й район), приостровные океанические воды средних и северных Курильских островов (7-й район), открытые океанические воды средних и северных Курильских островов (8-й район), приостровные океанические воды южных Курильских островов (9-й район), открытые океанические воды южных Курильских островов (10-й район), зона Полярного фронта (12-й район, исследовалась часть района), зона Субарктического течения (13-й район). Кроме этого, в зимний период исследованиями была охвачена значительная часть акватории зоны Субарктического фронта — ее западная часть между 152 и 172° в.д. («район А») и в центральной — между 174° в.д. и 170° з.д. (приалеутские воды, или «район Б»), т.е. за пределами границ 13-го района.

Во всех рейсах при проведении исследований и расчетах показателей обилия придерживались стандартных рассчитанных площадей районов (табл. 1.3). Но в некоторых случаях площадь обследованной акватории могла незначительно отличаться или совсем не совпадать со стандартно принятой. Так, площадь 13-го района при проведении как летних, так и зимних исследований рассчитывалась в каждом конкретном случае отдельно. Это связано с тем, что лососи летом подходят к Курильским островам и п-ову Камчатка широким фронтом, а зимой распределены на огромной акватории, что не совпадает с границами 13-го района.

Таблица 1.3

Стандартные площади биостатистических районов северо-западной части Тихого океана и западной части Берингова моря, тыс. км² (Волвенко, 2003; Нектон ..., 2005, 2006)

Номер района	Площадь района	Номер района	Площадь района
<i>Северо-западная часть Тихого океана</i>		<i>Западная часть Берингова моря</i>	
1	4,44	1	19,49
2	7,86	2	48,37
3	5,82	3	44,27
4	7,48	4	27,27
5	163,87	5	37,12
6	277,47	6	18,77
7	153,13	7	15,20
8	229,49	8	203,96
9	39,31	9	9,23
10	136,17	10	26,55
11	376,85	11	16,77
12	1326,40	12	249,46
13	556,06	13	175,83

Примечание. Названия биостатистических районов приведены в подписи к рис. 1.1.

Также неполностью обследовалась площадь прикурильских районов при проведении исследований в июле-сентябре, так как основной задачей экспедиций была оценка обилия видов НБ-СТ-Т-комплекса, которые в эти месяцы распределены главным образом в южной части данных районов. Фактически обследованная площадь районов приведена в табл. 1.1 и 1.2. Пространственное распределение учетных станций обследованных районов показано на рис. 1.2 и 1.3.

Сроки исследований. В связи с лососевой ориентацией большей части исследований сроки их проведения были приурочены летом ко времени массовых подходов в российские воды половозрелых рыб, а осенью — ко времени миграций посткатадромной и нагульной молодежи в океан. Летние съемки в тихоокеанских прикурильских и прикамчатских районах имели одни и те же сроки проведения — с 31 мая по 7–10 июля. В западной части Берингова моря работы проводили со II декады июня по I декаду ноября. В зоне САФ и прилегающих водах экспедиции работали с начала февраля по май. Съемки в прикурильских водах во время миграций видов НБ-СТ-Т-комплекса проводились со II декады июля по сентябрь (табл. 1.1 и 1.2).

Ввиду комплексного характера исследований в морских экспедициях выполнялись одновременно гидрологические, ихтиологические, планктонологические и трофологические работы, а также осуществлялся сбор генетических материалов, на изучение изотопного и биохимического состава гидробионтов. При проведении данных работ использовались стандартные методы сбора и обработки материалов.

Гидрологические и океанологические исследования. Сбор гидрологической информации во всех рейсах осуществлялся сотрудниками лаборатории промышленной океанографии ТИНРО (А.Л. Фигуркин, Г.В. Хен, С.П. Дудков, Н.С. Ванин) и сотрудниками БИФ ТИНРО с помощью гидрологического комплекса Sea Bird Electronics либо автономного CTD-зонда SBE 19 Plus. Гидрологический комплекс Sea Bird Electronics включал в себя:

- *пробоотборник Carousel SBE 32;*
- *бортовой блок управления пробоотборником SBE 33;*
- *гидрологический CTD-зонд Sealogger SBE 911 plus или SBE-25.*

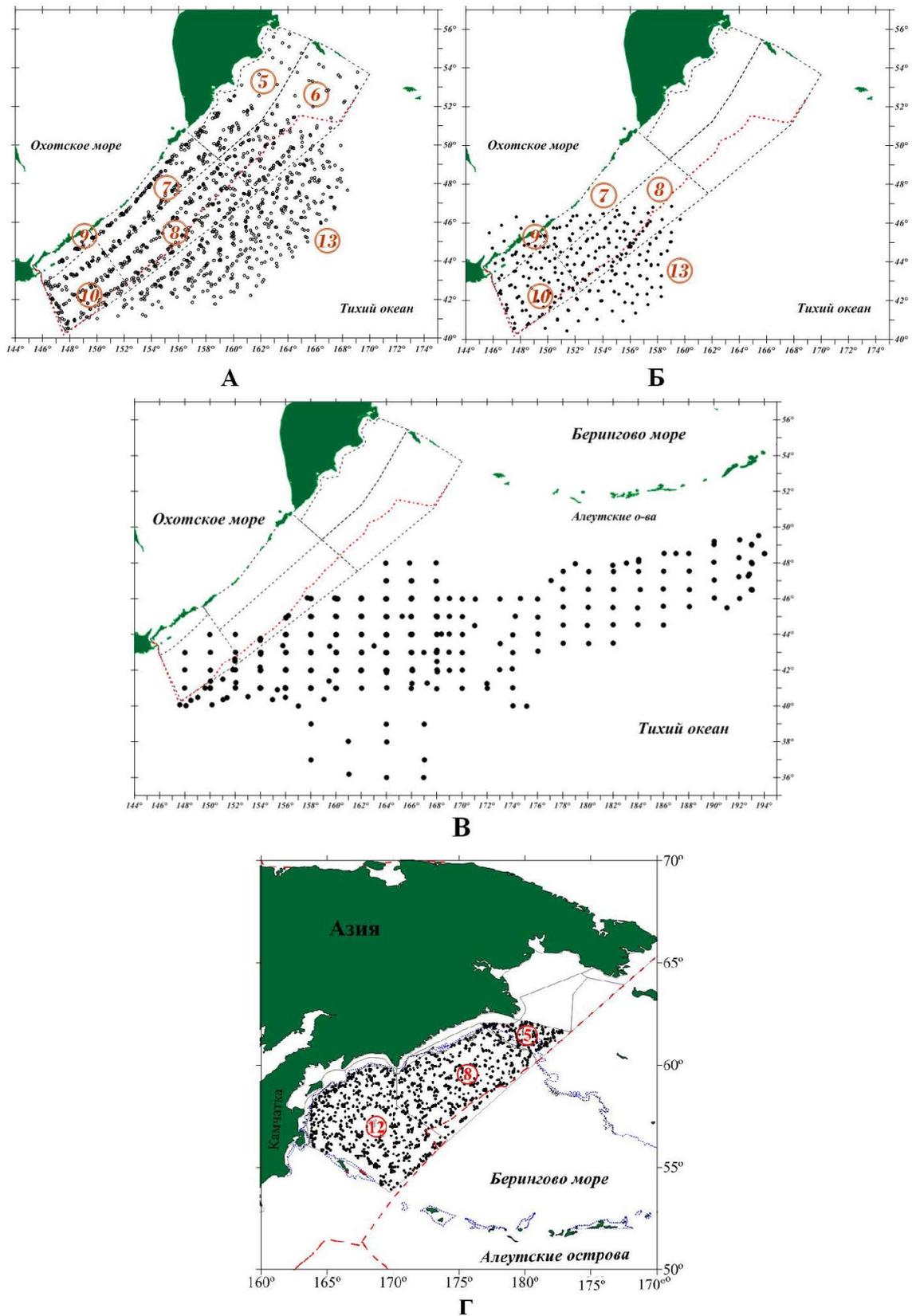


Рис. 1.2. Пространственное распределение учетных станций в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в июне-июле 2004–2018 гг. (А) и в июле-августе 2015–2017 гг. (Б), в зоне Субарктического фронта и прилегающих водах в феврале-апреле 2009–2011 гг. (В) и в западной части Берингова моря (Г) в июле-ноябре 2002–2020 гг. (цифры — номера биостатистических районов, красной пунктирной линией обозначена граница ИЭЗ РФ, черной — границы биостатистических районов)

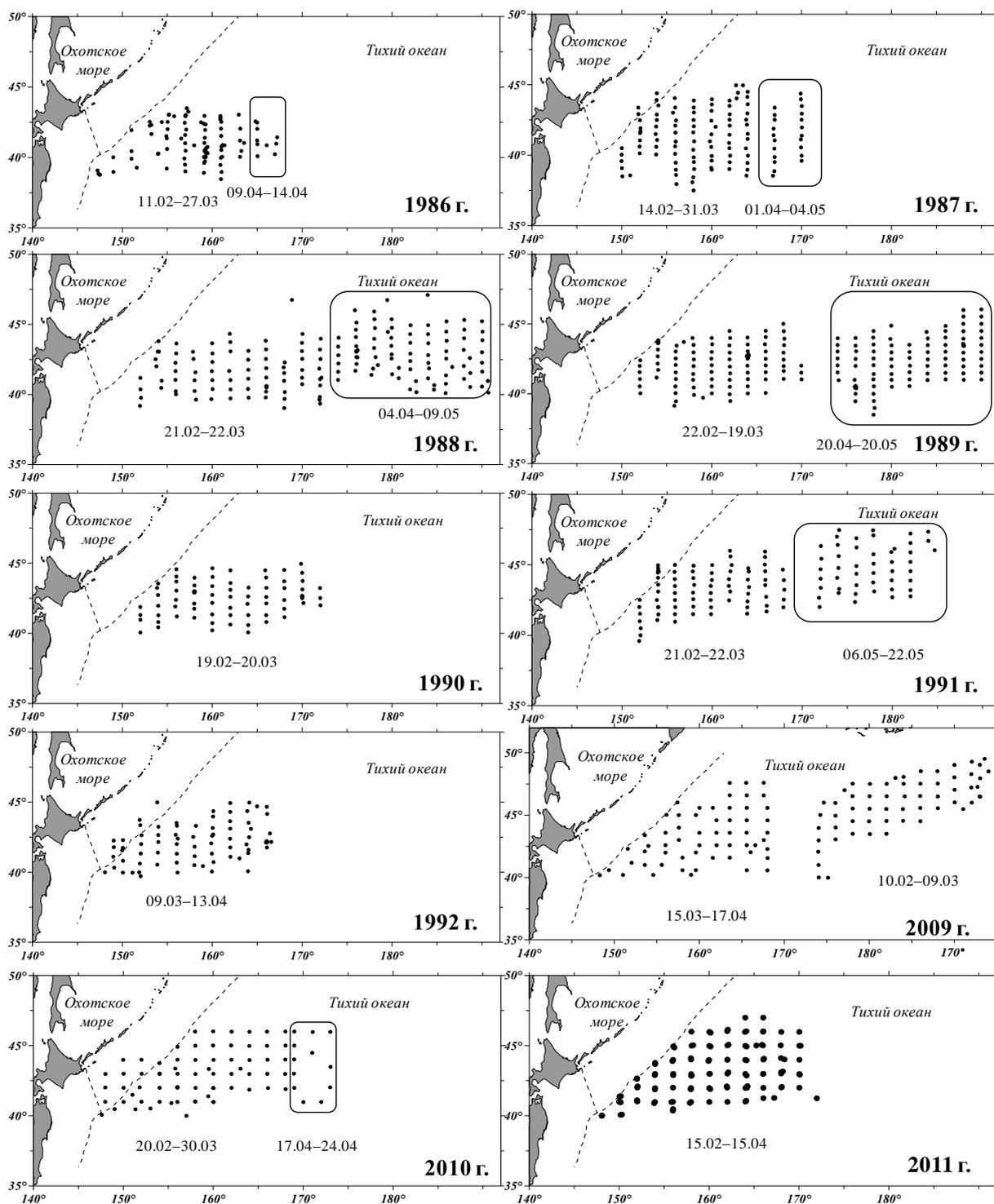


Рис. 1.3. Пространственное распределение учетных станций в зимне-весенний период в 1986–1992 и 2009–2011 гг. в зоне Субарктического фронта (и смежных водах) северо-западной части Тихого океана (прямоугольником выделены съемки, проведенные в апреле-мае) (Фигуркин, Найденко, 2013)

Данная конфигурация обеспечивает сбор гидрологической информации и передачи ее по кабель-тросу на борт судна в режиме реального времени, а также параллельный отбор проб воды для гидрохимических исследований. Океанологические станции выполнялись до глубины 1000 м, а в районах с меньшими глуби-

нами до дна. Для обработки данных использовалось стандартное программное обеспечение от фирмы производителя. Хранение данных осуществлялось как в «сыром» виде, так и с осреднением с интервалом 1 м. Расчеты и картирование выполнялись в программах: SURFER (www.goldensoftware.com); Ocean Data View V.4.5.4-2013; Matlab V. 2006a (The MathWorks, Inc.: www.mathworks.com); ОбЗреватель (OBZerver 3.1). С их помощью построены карты пространственного распределения океанологических характеристик и их аномалий; вертикальное распределение на отдельных станциях и разрезах, даны оценки термического состояния деятельного слоя и расходов воды в стрежнях течений и через проливы. Расчеты геострофической составляющей течений выполнены общепризнанным динамическим методом.

Для описания зимних условий обитания тихоокеанских лососей были использованы данные океанологических исследований, проведенных в зоне Субарктического фронта и сопредельных водах зимой 1986–1992 и 2009–2010 гг. (рис. 1.3). Океанологические исследования (наблюдения за температурой и соленостью) во всех съемках производили как минимум до горизонта 500 м. Полученные океанологические данные показали, что к концу зимы верхняя толща вод хорошо перемешана и практически однородна по температуре и солености до глубины 60–110 м в зоне субарктических вод, а в зоне их смешения с субтропическими водами — до 180–200 м. Это позволило использовать судовые и спутниковые зимние карты температуры поверхности океана (ТПО) для характеристики термических условий практически во всем слое обитания лососей, который в зимний период редко выходил за пределы верхней толщи 0–100 м (Старовойтов, 2003а; Шунтов, Темных, 2008а; Старовойтов и др., 2010а, б); а также идентифицировать положение фронтальных разделов между водами разных структур. Ключевым моментом для объяснения особенностей распределения лососей стала оценка состояния как всего западного циклонического Субарктического круговорота (ЗСК), так и его отдельных структурных элементов, поэтому анализировались данные ТПО на акватории, значительно большей, чем стандартно обследуемый полигон.

Классификация термического состояния вод была проведена сотрудником лаборатории промысловой океанографии ТИНРО А.Л. Фигуркиным (Фигуркин, Найденко, 2013) по данным о средней за февраль-март 1982–2018 гг. температуре поверхности океана в одноградусных квадратах (сайт <http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.oisst.v2.html>), по пяти градациям:

очень теплый — $T_i > T_{cp} + \sigma$;
 теплый — $T_{cp} + \sigma / 2 < T_i \leq T_{cp} + \sigma$;
 норма — $T_{cp} - \sigma / 2 \leq T_i \leq T_{cp} + \sigma / 2$;
 холодный — $T_{cp} - \sigma \geq T_i > T_{cp} - \sigma / 2$;
 очень холодный — $T_i < T_{cp} - \sigma$,

где T_i — температура в i -м году, °С; T_{cp} — ее среднемноголетнее значение, °С; σ — среднеквадратическое отклонение. На основании этих данных рассчитаны среднеплощадные значения ТПО для различных участков зоны Субарктического фронта и сопредельных вод западного Субарктического круговорота и проведена классификация лет по термическому режиму. Данные участки, характеристики которых приведены в главе 2, были выделены на основании анализа пространственных особенностей и многолетней динамики положения северной и южной границ фронтальной зоны, а также исходя из представлений об источниках ее изменчивости, основанных на известных схемах циркуляции вод северо-западной части Тихого океана (Kitani, 1972; Favorite et al., 1976; Ohtani, 1991a, b). По этим же рядам рассчитывались коэффициенты линейной корреляции многолетней изменчивости температуры на участках района исследований.

Гидрохимические исследования включали измерение концентраций растворенного кислорода и минеральных форм биогенных веществ (кремния и фосфатов, азота нитритов и нитратов). Отбор проб воды для гидрохимических исследований проводился сотрудниками лаборатории промысловой океанографии ТИНРО (А.Л. Фигуркин, Г.В. Хен, С.П. Дудков, А.С. Важова, Н.С. Ванин и др.) батометрами Нискина (5 л) на горизонтах 0, 20, 50, 100, 200, 500, 1000 м. На станциях с глубиной менее 1000 м пробы отбирали в придонном слое. Измерения в режиме реального времени позволяли варьировать глубины отбора проб в зависимости от особенностей вертикальных профилей температуры и солености.

Ихтиологические исследования. Параметры орудий лова и тралений. Обловы nekтона во всех рейсах проводили с помощью тралений разноглубинным тралом РТ 80/396 с мелкоячейной вставкой в кутце (дель 10 мм), вооруженным по 4-кабельной схеме. Параметры применяемого трала составляли: длина кабелей трала — 100–120 м (стандартно 120 м), верхняя подбора — щиток (лента брезентовая) шириной 60 см и длиной 8–10 м, оснащенная по краю кошельковыми наплавами (35 шт.) либо силуминовыми кухтылями АМГ-200 (30 шт.), нижняя подбора трала оснащалась стандартно якорной цепью длиной 12 м и массой 220 кг. В качестве грузов-углубителей использовались грузы массой каждый по 120–150 кг, а в качестве распорных средств — прямоугольные щелевидные доски Polar Jupiter площадью 6 м² (до 2009 г. прямоугольные v-образные доски площадью 5,5 м²) и массой 1600 кг каждая. Длина вытравленных ваеров (в зависимости от скорости течений, погодных и прочих условий) составляла от 250 м и более.

Вертикальное раскрытие трала зависело от скорости его буксировки, погодных условий и горизонта траления, поэтому при постановке трала учитывались направление ветра, течений и степень волнения водной поверхности. Соответственно, раскрытие трала могло меняться, но обычно его вертикальное раскрытие (среднее по съемкам) находилось в пределах 30–33 м, а горизонтальное — 46–48 м. Скорость тралений составляла в среднем не менее 4,5–4,6 уз. На всем протяжении экспедиции контроль за ходом трала (помимо визуальных наблюдений за ходом щитка трала по поверхности во время выполнения эпипелагических тралений с фиксацией характерного пенного следа) осуществлялся с помощью датчиков прибора SIMRAD FS 20/25, позволяющего производить фактические измерения вертикального и горизонтального раскрытия устья трала. Эти фактические показатели в каждом конкретном рейсе использовались в расчетах численности и биомассы гидробионтов.

Для полного и равномерного охвата акватории каждого исследуемого района станции (траления) одного разреза и между разрезами располагались на удалении около 60 миль. Продолжительность тралений составляла один час. Траления стандартно выполнялись круглосуточно в верхнем слое эпипелагиали в гори-

зонте хода верхней подборы 0 м. Для выявления вертикального распределения лососей в зимний период в океане были выполнены отдельные часовые траления в различных горизонтах до глубины 120 м. Выполнение тралений в течение суток проводилось с целью изучения вертикального распределения nekтона в темное время суток, расчета обилия видов, совершающих суточные вертикальные миграции, и для получения трофологических данных. К «ночным» тралениям условно отнесены траловые станции, выполненные в темное время суток (которое менялось в зависимости от продолжительности светового дня в течение года в разных районах) и выделенные на основе анализа видового состава уловов (по присутствию видов мезопелагического комплекса, которые совершают суточные вертикальные миграции в верхние слои эпипелагиали главным образом в темное время суток).

При использовании материалов 1986–1992 гг. учитывалось, что техническое обеспечение траловых работ в эти годы отличалось от обеспечения 2000-х гг. В 1986–1992 гг. облов проводили разноглубинными канатными тралами РТ/ТМ 108/528 (на судах типа СТМ) и РТ/ТМ 118/620 (на судах типа БАТМ, РТМС). Горизонтальное раскрытие тралов на судах данного типа составляло соответственно 70 и 80 м, вертикальное — 50 и 60 м. Поскольку в 1986–1992 и 2009–2011 гг. применялись тралы разной модификации, при построении графиков и карт распределения лососей в разные периоды лет использовали относительную величину — уловы данного вида лососей в тралениях, выраженные в процентах от их общего вылова в анализируемой съемке. Это позволило нивелировать различия, связанные с неодинаковыми параметрами применявшихся тралов, а также сравнивать годы с разной численностью лососей.

Всего в настоящей работе проанализированы данные 3232 тралений, из которых 1488 (из них 543 ночных) выполнено в курило-камчатских районах и сопредельных с ними открытых океанических водах летом 2004–2018 гг.; 383 (из них 167 ночных) — в зоне Субарктического фронта и прилегающих водах зимой 2009–2011 гг.; 1361 тралений (из них 421 ночное) — в глубоководных котловинах и наваринском районе западной части Берингова моря летом и осенью 2002–2020

гг. (Ихтиологическая база данных ТИНРО, № ГР 0220006765) (см. табл. 1.1–1.2). Также использованы материалы 1398 тралений, выполненных в зимний период в океане в 1986–1992 гг.

Методы обработки ихтиологических сборов. Во время проведения морских исследований сотрудниками ТИНРО (в некоторых рейсах принимали участие сотрудники региональных и академических институтов) проводился полный разбор траловых уловов гидробионтов. Всех рыб, головоногих моллюсков, гидроидных и сцифоидных медуз и прочих беспозвоночных определяли до вида. Неопределенные виды, а также те, точность видовой принадлежности которых вызывала сомнение, фиксировали для последующего уточнения их систематического положения.

Видовые названия рыб проверяли и уточняли в соответствии с классификацией, принятой по Эшмайеру (Eschmeyer, 1998) и Фрике (Fricke et al., 2018, 2020), а кальмаров — по К.Н. Несису (1982) с учетом последних on-line обновлений (SerpBase, 2018). Всех рыб, головоногих моллюсков, медуз и беспозвоночных просчитывали, проводили массовые промеры и взвешивали. Промысловых и наиболее массовых видов подвергали полному (или неполному) биологическому анализу (ПБА). При небольших уловах того или иного вида анализировали всё количество пойманных гидробионтов, при больших уловах выборка каждого вида составляла 50 экз. Схема ПБА рыб включала взятие чешуи (для определения возраста), измерение длины тела от рыла до конца средних лучей хвостового плавника (развилка хвостового плавника) (длина тела по Смитту AC или FL) и до основания лучей хвостового плавника (до конца чешуйного покрова) (длина АД или SL), общей массы тела и массы без внутренностей, определение пола, стадии зрелости гонад, наполнения желудка по 5-балльной шкале и состава пищевого комка (Правдин, 1939, 1966; Руководство по изучению питания рыб, 1986). Для тихоокеанских лососей определяли коэффициент зрелости или гонадосоматический индекс (сокращено ГСИ — отношение массы гонад к массе рыбы без внутренностей). В журналы биологических анализов заносили информацию о травмах, нанесенных хищниками, а также присутствие паразитов на теле рыб.

Вся полученная информация заносилась на компьютерные носители. Дальнейшая обработка данных выполнялась при помощи СУБД (средства управления базами данных) MS Access 2003.

Методы обработки ихтиологических данных. Оценка обилия. Численность и биомассу видов nekтона рассчитывали по стандартной методике, принятой в практике проведения ТИНРО аналогичных экосистемных съемок и подробно описанной в ряде публикаций (Волвенко, 1998; Нектон ..., 2004, 2005, 2006; Макрофауна ..., 2011, 2012).

Для каждой траловой станции (q) относительную численность (Nq) и биомассу (Mq) каждого вида на единицу обловленной площади — квадратный километр (соответственно экз./км² и кг/км²) вычисляли по формулам:

$$Nq = \frac{n}{A} \cdot \frac{p}{k} = \frac{n \cdot p}{1.852 \cdot v \cdot t \cdot 0.001 \cdot a \cdot k} \quad \text{и} \quad Mq = \frac{m}{A} \cdot \frac{p}{k} = \frac{m \cdot p}{1.852 \cdot v \cdot t \cdot 0.001 \cdot a \cdot k},$$

где n — число видов, а m — масса рыб в улове (экз., кг); S — площадь, обловленная во время траления (км²); v — скорость траления (уз); t — продолжительность траления (ч); a — горизонтальное раскрытие устья трала (м); p и k — поправочные коэффициенты; константы: 1,852 — число километров в морской миле, а 0,001 — число километров в метре (Волвенко, 1998; Нектон ..., 2004, 2005, 2006).

Численность (Ncp) и биомасса (Mcp) вида в пределах обследованного района находились как арифметическая средняя этих показателей на каждой отдельной станции (q).

Итоговые численность (N) и биомасса (M) гидробионтов рассчитывались по формуле:

$$N (M) = Ncp (Mcp) * S / 1000000,$$

где N , M — численность или биомасса вида (млн экз. или тыс. т); $Np(Mp)$ — средняя плотность распределения вида (численность (Ncp), экз./км² или биомасса (Mcp), кг/км²) в пределах исследуемого района; S — площадь района (км²).

Этот способ расчета отличается от классического «площадного» метода, описанного З.М. Аксютинной (1968), только введением двух поправок p и k , компенсирующих недоучет гидробионтов, обусловленный несовершенством орудия лова и

методики его применения. Введение поправки p позволяет совместить достоинства «площадного» и «объемного» подходов к оценке обилия животных, в случае проведения съемок в верхней эпипелагиали $p = 1$ (так как облавливается весь исследуемый слой и объемный метод не требуется). Вторая поправка ($0 < k < 1$) представляет собой коэффициент уловистости вида тралом и определяется величиной и формой тела, скоростью плавания и особенностью поведения гидробионтов, зависит от орудия лова и условий его применения, соответственно различается у разных видов и размерных групп. Значения данного коэффициента для разных видов и размерных групп nektona изменяются в пределах от 0,01 до 0,50. Некоторые из них получены методом подводных наблюдений (Попков, 1986), другие — сопоставлением данных траловой съемки с данными промыслового вылова (Шунтов, 1994; Шунтов и др., 1995; Шунтов, Темных, 1996) либо путем экстраполяции и аналогии по сведениям о размерах и поведении гидробионтов (Науменко, 1986; Баланов, Ильинский, 1992).

Правомерность применения коэффициента подробно освещена в ряде публикаций (Волвенко, 1998, 1999; Иванов, Суханов, 2002; Нектон..., 2004; Лапшин, 2009). Во всех рейсах коэффициент уловистости трала применялся индивидуально для каждого nektonного вида согласно градациям, принятым в практике экосистемных съемок: для мелких мезопелагических рыб, кальмаров, сайры, японского анчоуса, сеголеток минтая и сельди он составил $0,1$; сеголеток терпуга — $0,2$; лососей с размерами тела > 30 см — $0,3$; молоди лососей с размерами тела ≤ 30 см, минтая, сельди, дальневосточной сардины, взрослого терпуга — $0,4$; сельдевой акулы — $0,5$ (Шунтов, 1994; Шунтов и др., 1995; Волвенко, 1998; Нектон ..., 2005, 2006; и др.). Список применяемых коэффициентов приведен в Приложениях 1–6. Имеющаяся в ТИНРО «Ихтиологическая база данных», № ГР 0220006765 позволяет пересчитывать данные, применяя любые коэффициенты.

Следует отметить, что для мезопелагических видов, совершающих суточные вертикальные миграции и встречающихся в уловах только в ночное время, величины обилия были рассчитаны только по ночным тралениям. Такие виды отмечены в списках в Приложениях 1–6.

Как отмечалось выше, в западной части Берингова моря исследования проводились с начала июня до конца октября, что дало возможность проанализировать сезонную динамику состава и обилия нектонных сообществ и их трофодинамику. Для анализа сезонной динамики все данные были разделены подекадно. Для корректного расчета средних значений по пространственно-временному критерию (для отрезка времени в части исследованной акватории) было применено логарифмирование, так как распределение величин обилия практически для всех видов имеет логнормальный вид (Иванов, Суханов, 2002; Суханов, Иванов, 2009).

Среднюю удельную величину обилия по численности (N , экз./км²) и биомассе (B , кг/км²) вычисляли как среднее значение для всех тралений, в которых встречался данный вид, умноженное на вероятность встречи данного вида в уловах в конкретном районе или временном отрезке:

$$N = 10^{\frac{\sum_{i=1}^n \lg n}{T_p}} \times P \text{ или } B = 10^{\frac{\sum_{i=1}^n \lg m}{T_p}} \times P$$

где n и m — численность (экз./км²) и биомасса (кг/км²) вида в улове, в котором вид встречался; P — вероятность встречи вида, которую рассчитывали как отношение числа тралений, в которых встречался данный вид (T_p), к общему числу тралений (T_t): $P = T_p / T_t$.

Представленный подход к осреднению величин обилия позволяет избежать значительных искажений в оценке соотношения видов. Подробно методика расчета обилия видов по среднедекадным данным изложена в статье А.А. Сомова (2017).

На основании расчетов подекадного обилия массовых видов нектона в зависимости от сроков их миграций для западной части Берингова моря были выделены 3 периода: раннелетний — с I декады июня по II декаду июля; летний — с III декады июля по II декаду сентября; осенний — с III декады сентября по октябрь (Сомов, 2017). Для этих периодов проведено сравнение сезонной трофодинамики нектонных сообществ (Найденко, Сомов, 2019).

Рассчитанные относительные параметры обилия (экз./км², кг/км²) нектона, в том числе подекадные и сезонные, были использованы для построения схем распределения разных видов рыб и головоногих моллюсков в разных районах и для

разных сезонов. Вся обработка первичных материалов для построения схем проводилась с помощью пакетов MS Access, MS Excel, ArcView Gis, GS Surfer.

Планктонные исследования. Обязательной составной частью комплексных исследований являются работы по количественной оценке концентраций и запасов зоопланктона, формирующего основу кормовой базы рыб, кальмаров и прочих гидробионтов. Уже в 1980-х гг. востребованность и прикладной характер этих исследований диктовали необходимость изменения и усовершенствования гидробиологических методов. В этой связи большое значение имело внедрение в эти годы сотрудником ТИНРО А.Ф. Волковым (1984, 1986, 1996а, 2008а, б) двух принципиальных изменений в методики сбора и обработки планктонных проб. Разделение проб на размерные фракции требовалось для ускорения обработки и возможности увеличения количества и объема проб, а внесение поправок на уловистость разных планктонных видов сетями (коэффициенты уловистости сети) позволило изменить представление о количественном составе кормовых планктонных ресурсов.

Планктонные материалы, на которых базируется данное исследование, собирались параллельно с океанографическими и нектонными данными и обрабатывались по стандартной методике, принятой в практике ТИНРО (Волков, 1984, 1996а, 2008а, б), в экспедиционных и лабораторных условиях сотрудниками лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб.

Тип и параметры орудий лова планктона. Во всех рейсах для облова планктона применяли одинаковое орудие лова — большую сеть Джели (БСД), со стандартными параметрами: диаметром входного отверстия 38 см (с площадью 0,1 м²) и фильтрующим конусом из капронового сита № 48 (с размером ячеей 0,168 мм) (Куликова, 1954; Инструкция ..., 1974; Современные методы ..., 1983; Волков, 2008а, б). Во время съемок выполняли тотальные обловы планктона по сетке станций (которая совпадала с сеткой траловых и гидрологических станций) в двух вертикальных слоях воды — эпипелагиаль 0–200 м и верхняя эпипелагиаль 0–50 м — как в дневное, так и в ночное время. Всего выполнено более 3200 планктонных станции (на каждой станции по два облова в слоях 0–50 и 0–200 м).

Методы сбора и обработки планктонных проб. При первичной обработке (выполняемой гидробиологами ТИНРО непосредственно в рейсах) планктёров каждой пробы делили на 3 фракции — мелкую (с размерами животных до 1,2 мм), среднюю (1,2–3,2 мм) и крупную (> 3,2 мм), что позволило обратить внимание на характерное соотношение в уловах мелко-, средне- и крупноразмерного зоопланктона (Волков, 1984, 1996а, 2008а, б). Для фракционирования пробы процеживали через набор из трех сит с разной ячейей: 1,20–1,30 мм (№ 7), 0,50–0,57 (№ 15) и 0,11 мм (№ 61). Для отсева макропланктона использовали сито с ячейей 3–4 мм, изготовленное из тонкой капроновой жилки. Гидробионтов идентифицировали до вида, видовые названия проверяли и уточняли по таксономическому каталогу European Register of Marine Species (MarBEF Data System <http://www.marbef.org/data/erms.php>). Затем подсчитывали численность вида в каждой фракции каждого улова, определяли размер, пол, возраст и с учетом средних сырых масс рассчитывали биомассу.

Обоснованность метода подсчета численности с последующим переводом в биомассу через стандартные сырые массы подробно описана в ряде работ (Борисов и др., 2004; Волков, 2008а). Средние сырые массы планктёров для мелких форм планктона (менее 1,0–1,2 мм) принимали по опубликованным данным Л.А. Лубны-Герцык (1953), Л.В. Микулич и Н.А. Родионова (1975) и Э.Р. Чернышевой (1973), остальные — по данным К.М. Горбатенко (2007, 2009, 2018). Для каждого биостатистического района вычисляли среднюю удельную биомассу и численность вида (группы видов и в целом всех планктёров) с учетом коэффициентов уловистости сети, применяемых в связи с недоучетом гидробионтов во время их облова. Недоучёт планктона связан в первую очередь с просеиванием через сито наиболее мелких форм, а с другой — с поведением и активным избеганием сетей планктёрами, особенно крупноразмерными особями (Куликова, 1954; Павлов, 1969; Грезе и др., 1975; Виноградов, Шушкина, 1983; Волков, 1996а; Мусаева, Незлин, 1995; Горбатенко, 1997; Шушкина, Виноградов, 2002; Горбатенко, Долганова, 2006, 2007). Поэтому получение реальных оценок обилия возможно только с использованием коэффициентов уловистости сети, с чем со-

гласно большинство исследователей (Киселев, 1969; Грезе и др., 1975; Билева, 1979; Ковалев, 1980; Виноградов, Шушкина, 1983).

В разное время отечественными гидробиологами были проведены работы по сравнительной уловистости сетей в различных регионах (Михеев, 1977; Виноградов, Шушкина, 1983, 1987; Волков, 1986; Рудяков, Цейтлин, 1988; Мусаева, Незлин, 1995; Dolganova, Kidokoro, 2003; Волков и др., 2005). Поправки на уловистость сети БСД в практике проведения ТИНРО планктонных исследований были предложены частично на основании имеющихся публикаций (Куликова, 1954; Грезе и др., 1975; Виноградов, Шушкина, 1983, 1987; Тимонин 1983; и др.), а частично по экспертным оценкам (Горбатенко, Долганова, 2006, 2007).

Для зоопланктона дальневосточных морей применены следующие коэффициенты уловистости сети: для мелкой фракции — коэффициент 1,5 (Грезе и др., 1975); для средней фракции, которая состоит преимущественно из копепод, которые не долавливаются примерно вдвое (Виноградов, Шушкина, 1983), коэффициент 2,0 (Волков, 2008а) и равный; для крупной фракции дифференцированные по группам и размерам коэффициенты: 1) эвфаузииды, мизиды, и щетинкочелюстные длиной до 10 мм — 3,0, 10–20 мм — 5,0, более 20 мм — 10,0; 2) гиперииды длиной до 5 мм — 1,5, 5–10 мм — 3,0, более 10 мм — 5,0; 3) копеподы длиной до 5 мм — 2,0, более 5 мм — 3,0; 4) полихеты, мелкие медузы, птероподы — 1,0 (Волков, 1984, 1996а, 2008а).

На основе информации о встречаемости, численности и биомассе видов и групп планктона по двум вертикальным слоям воды (0–200 и 0–50 м), по ночным и дневным ловам, по всем сезонам для различных районов СЗТО и дальневосточных морей в ТИНРО были созданы две базы данных (БД): общая БД «Сетной зоопланктон» (№ ГР 2016620026) и локальная БД «Зоопланктон» лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб. Материалы общей базы представлены в табличных справочниках (Сетной зоопланктон ..., 2016а, б). В настоящей работе использованы материалы обеих баз данных и материалы табличных справочников.

Для анализа структурных изменений, происходящих в планктонном сообществе, выделены трофические группировки зоопланктона, объединяющие в сво-

ем составе виды с определенной трофической принадлежностью: «преимущественно фитофаги», «преимущественно зоофаги» и эврифаги. Следует отметить, что функциональные группы, обобщенные характеристики которых в первом приближении можно считать сходными, выделяются условно, так как при изучении трофических взаимоотношений в многовидовых системах детальный анализ всех процессов, происходящих между видами и видовыми популяциями, фактически невозможен (Шушкина, Виноградов, 1987). Трофическую принадлежность гидробионтов устанавливали на основании обширных литературных сведений о составе пищевых рационов и данных о морфологии и специализации ротового аппарата животных (Беклемишев, 1954; Камшилов, 1955; Гейнрих, 1963; Миронов, 1967; Арашкевич, 1969, 1978; Вышкварцева, 1977; Грезе, 1977; Петипа, 1981; Косихина, 1982; Слабинский, 1982; Сорокин, 1985; Дриц, Уткина, 1988; Раймонт, 1988а, б; Пономарева, 1990; Gilmer, Harbison, 1991; Gibbons, 1992; Shin-ichi, Tarashi, 1993; Shin-ichi, Yasuhisa, 1994; Kotory et al., 1995; Pakhomov, Perissinotto, 1996; Nakamura, Turner, 1997; Долганова, 2001; Горбатенко, 2018; и др.). Для каждого вида устанавливалась трофическая принадлежность, определялись биомасса, запас и продукция, затем виды формировались в функциональные группы, и рассчитывались их общая биомасса, запас и продукция путем суммирования показателей отдельных видов.

Определение продукции. Продукция зоопланктона для летнего и осеннего сезонов была рассчитана на основе данных о биомассе зоопланктонных видов, полученных во время проведения морских исследований, и опубликованной информации об их суточной удельной продукции (Дулепова, 2002, 2008, 2016; Coyle, Pinchuk, 2003; Шебанова, 2007, 2009, 2016а, б, 2020; Шебанова, Чучукало, 2007; Шебанова и др., 2010, 2011, 2012, 2014; Чучукало и др., 2013; Шебанова, 2016а, б; Горбатенко, 2021а; и др.). Сезонная продукция вычислялась произведением суточной продукции на 90 сут.

Трофологические исследования. Работы по изучению питания и пищевых взаимоотношений гидробионтов в совокупности с гидробиологическими данными о кормовой базе, являются неотъемлемой частью рыбохозяйственных исследова-

ний, направленных на организацию рационального использования биологических ресурсов. Поэтому с начала создания ТИНРО трофологическим исследованиям уделялось большое внимание. Работы включали не только сбор информации по питанию nekтона, необходимой для познания жизненных циклов и экологии видов, но и усовершенствование имеющихся и внедрение новых методик сбора и обработки материалов, а также методов анализа и интерпретации полученных данных.

Методы сбора и обработки трофологических материалов. В экспедициях, трофологические материалы которых использованы в настоящем исследовании, сбор и обработку проб на питание проводили в соответствии с существующими методиками (Богоров, 1934, 1947; Шорыгин, 1946; Правдин, 1966; Методическое пособие ..., 1974) и стандартными методами, отработанными и принятыми в практике ТИНРО (Руководство по изучению питания рыб, 1986; Чучукало, 2006; Волков, 2008а). Сбор и обработка проб проводились сотрудниками лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб при участии сотрудников лаборатории по изучению морского периода жизни тихоокеанских лососей и перспективных объектов промысла.

Пробы на питание отбирались из каждого улова. Для массовых видов рыб и кальмаров проба составляла 25–50 экз. каждого вида и размерной группы. Для видов, не имеющих высокую численность, проба включала всех пойманных особей. Желудки обрабатывались сразу же после вскрытия (без предварительной фиксации формалином), что давало возможность более точно определять наличие «свежей пищи», степень переваренности, пищевых компонентов. Степень переваренности определяли в разных отделах пищеварительного канала гидробионтов по 5-балльной шкале: 1 — организмы хорошей сохранности, без видимых признаков разрушения; 2 — организмы слегка переварены, видовое определение и подсчет их вполне возможны; 3 — полупереваренные организмы, частично разрушенные, определение и подсчет по отпавшим частям возможны; 4 — сильно переваренные, разрушенные организмы, но определимы по отдельным частям тела (костям, конечностям, каудальным ветвям, панцирю и др.); 5 — неопределимая,

сильно переваренная масса. После этого содержимое желудка взвешивалось, определялись таксономическая принадлежность пищевых объектов, их размер и масса, рассчитывались общие и частные индексы наполнения желудка.

Индекс наполнения желудков (ИНЖ), полученный в результате количественно-весовой обработки, характеризует «накормленность» рыбы и служит показателем интенсивности питания. ИНЖ находят путем деления массы пищевого комка ($W_{пищи}$) на общую массу рыбы ($W_{рыбы}$), умножая на 10000 для мирных (ИНЖ выражается в продецимилле, ‰) и на 100 для хищных рыб (тогда ИНЖ выражается в процентах, %):

$$ИНЖ = W_{пищи} / W_{рыбы} \times 10000 \text{ (или } 100).$$

Весовой метод дает возможность рассчитать долю той или иной жертвы в рационе хищника, и определить роль жертвы в трофической структуре nekтона (Кончина, Павлов, 1995).

Всего было проанализировано питание 123 281 экз. рыб и кальмаров, из них летом в курило-камчатских районах — 40 532 экз., зимой-весной в зоне САФ с прилегающими водами — 7 542 экз. и летом и осенью в западной части Берингова моря — 75 207 экз.

Для определения суточных ритмики и рациона питания рыб и кальмаров применяли метод прямых вскрытий через определенные промежутки времени. Этот метод дает возможность определять скорости переваривания и кратность потребления корма. Обычно для этих целей исследования проводят в течение 1–3 (или более) суток, когда пробы на питание берутся через каждые 4 ч. Метод наиболее прост и чаще всего используется в практике рыбохозяйственных исследований (Чучукало, 2006). Далее различными методами, с учетом особенностей питания каждого изучаемого вида, рассчитывали суточные пищевые рационы (СПР) рыб и кальмаров: рацион планктофагов, имеющих два и более пика в питании в течение суток, определяли по методу А.В. Коган (1963) или Ю.Г. Юровицкого (1962); рацион планктофагов с одним суточным максимумом в питании рассчитывали по методу Н.С. Новиковой (1949); рацион рыб со смешанным питанием оценивали с применением двух методик — А.В. Коган (1963) или Н.С. Новиковой

(1949) (отдельно рыбную или кальмарную части рациона с учетом скорости переваривания этих объектов). Все эти методы были дополнены, усовершенствованы и подробно описаны в работах В.И. Чучукало (1996, 2006), А.Ф. Волкова (2008а), К.М. Горбатенко и В.И. Чучукало (1989). Например, при расчетах СПР лососей с двумя пиками питания и с потреблением планктонной и нектонной пищи применяли модифицированный метод Ю.Г. Юровицкого (1962):

$$СПР = 2 \times (Пл_{max1} + Пл_{max2}) + Рыба + Кальмар,$$

где $Пл_{max1}$ и $Пл_{max2}$ — 2 пика потребления планктона; расчет нектона производится методом суммирования «свежесъеденных» порций (Горбатенко, Чучукало, 1989).

Рассчитанный СПР (R) выражался в процентах (%) от массы тела гидробионта. Зная суточный пищевой рацион, находили рационы за определенный промежуток времени (месяц, сезон, год).

Месячный (сезонный, годовой) рацион (или масса потребленной пищи (M) тем или иным видом нектона за месяц (сезон, год)) рассчитывали по следующей формуле:

$$М = B_i \times (R / 100) \times t,$$

где M — масса потребленной пищи, т; B_i — биомасса вида-потребителя (i -того хищника), т; R — суточный рацион, % массы тела; t — период, количество суток.

Потребление конкретным видом нектона конкретных кормовых объектов или групп рассчитывалось аналогично:

$$M_j = B_i \times (R / 100) \times t,$$

где M_j — масса конкретного потребленного кормового объекта или конкретной группы (j -той жертвы), т; B_i — биомасса вида-потребителя (i -того хищника), т; R — суточный рацион, % массы тела; t — количество суток.

Суточный (месячный, сезонный, годовой) пищевой рацион того или иного вида нектона рассчитывался отдельно для его каждой возрастной или размерной группы исходя из того, что потребление корма гидробионтом значительно изменяется в зависимости от его размера, физиологического состояния и других факторов.

Определение величины рационов (разного ранга) нектонных видов является ключевым моментом для дальнейших разнообразных экосистемных расчетов.

В настоящей работе для анализа трофодинамики нектонных сообществ верхней эпипелагиали обследованных районов были получены различные характеристики трофической структуры нектона, основанные на данных о величине СПР гидробионтов и запасах кормовой базы:

- *число и величина трофических связей между видами (по типу потребляемый кормовой организм (жертва) → потребитель (хищник));*
- *число, величина и состав трофических группировок нектона и зоопланктона;*
- *число, величина и состав трофических уровней;*
- *пищевая обеспеченность нектона (объемы потребления пищи нектоном, коэффициенты использования кормовой базы).*

Трофические (пищевые) связи между видами — это отношения между видами, когда один вид питается другим. Взаимоотношения на пищевом уровне между различными макро- и микроорганизмами, через которые в экосистемах протекает трансформация энергии и вещества, образуют трофическую цепь. Совокупность трофических цепей, связанных между собой отдельными звеньями и создающих сложную структуру, в свою очередь формирует трофическую сеть (Одум, 1986; Экологический энциклопедический словарь, 1989; Миркин, Наумова, 2001). Количественные пищевые связи показывают, сколько (масса) конкретного кормового организма/жертвы потребляется конкретным нектонным видом/хищником (см. формулу выше). Количество трофических связей вида-потребителя (хищник) определяется числом потребляемых им организмов (видов-жертв). Общее число пищевых связей по типу «кормовой объект → потребитель — нектонный вид» показывает, насколько разветвленной является пищевая сеть.

В работе было подсчитано общее количество пищевых связей в сообществах верхней эпипелагиали обследованных районов и в исследуемые сезоны и годы. Из общего числа пищевых связей были выделены главные и второстепенные. Связи, показывающие потребление кормового объекта нектонным видом в весовом выражении на уровне $\geq 0,5$ кг/км²/сут, рассматриваются как главные, а менее

0,5 кг/км²/сут — как второстепенные и случайные. Общая величина главных связей определена как сумма отдельных пищевых связей в весовом выражении $\geq 0,5$ кг/км²/сут между кормовым объектом и его потребителем (нектонным видом). Долю (%) главных связей рассчитывали от общего числа пищевых связей и от веса всех связей (т.е. от массы пищи, потребленной нектоном в верхней эпипелагиали исследуемых районов). У минтая, скумбрии и кальмаров важной характеристикой питания является каннибализм по отношению к собственным личинкам и молоди (Соколовский, Глебова, 1985а, б; Маркина, 1987; Шунтов и др., 1993а; Глубоков и др., 2000; Глубоков, 2005; Степаненко, Грицай, 2013; Шунтов, 2016б; Чучукало, 2006; Волков, 2015а). Соответственно, выделены пищевые связи, основанные на каннибализме.

Одним из показателей структуры трофической сети является связность (C), рассчитываемая как отношение числа трофических связей к максимально возможному их числу (Dunne et al., 2002; Allhoff et al., 2015).

Используя данные о количестве и величине пищевых связей между видами, при помощи графического редактора для визуализации данных Gephi 0.8.2 были построены схемы трофических отношений гидробионтов в эпипелагических сообществах обследованных районов. На схемах в группу «прочие рыбы» отнесены виды, имеющих низкую встречаемость и биомассу в уловах, а в группу «молодь кальмаров» — особи с длиной мантии до 4 см. Полученные схемы демонстрируют количество и состав трофических уровней, а также направление и величину потоков органического вещества между уровнями.

Трофические уровни (TL — *trophic level*) планктонных и нектонных видов, представленные в данных схемах, рассчитывали в программе TrophLab (June 2000 version) по формуле:

$$TL = 1 + \sum_{j=1}^G DC_{ij} \times TL_j,$$

где DC_{ij} — доля j -той жертвы в пище i -того потребителя; TL_j — средний трофический уровень каждой j -той жертвы; G — число пищевых компонентов в пище i -того потребителя (Gascuel, Pauly, 2009). Трофические уровни не всегда измеряют-

ся натуральными целыми числами, так как организмы питаются разными кормовыми объектами и, соответственно, находятся более чем на одном трофическом уровне, что определяет дробность рассчитанных трофических уровней.

Под понятием «поток органического вещества» понимали следующее. Потребленная гидробионтом пища представляет собой органическое вещество (в форме химических элементов и их соединений) и энергию (в виде химических связей органических соединений), которые передаются от продуцентов (организмы I трофического уровня) к консументам (хищникам) первого и последующего порядков (организмы II и последующих трофических уровней). Перемещение органического вещества по пищевым цепям от одного трофического уровня к другому (более высокому) образует потоки органического вещества. В настоящей работе рассчитано количество органического вещества, поступающего в виде пищи от планктона и мелко- и среднеразмержного нектона к более крупному нектону. Все виды и группы нектона, встречающиеся в пище рыб и кальмаров, объединены в группу «нектонная пища».

При оценке кормовой базы (сформированной как планктонными, так и нектонными организмами) к мелкоразмерному нектону отнесены: молодь рыб (минтай, северный одноперый терпуг (*Pleurogrammus monoptyerygius*) и прочие донные рыбы размером ≤ 5 см), мелкие виды рыб (трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, миктофиды, дальневосточная серебрянка *Leuroglossus schmidti* и др.) и мелкие особи кальмаров (с длиной мантии ≤ 4 см).

Одной из основных проблем изучения пищевой обеспеченности являются вопросы пищевой конкуренции. Конкурентные трофические отношения между видами наступают в случаях, когда они питаются одними и теми же кормовыми организмами, запасы которых недостаточны для нормальной жизнедеятельности данных видов. Однако на современном этапе исследований четких критериев для оценки силы пищевой конкуренции не выработано. В большинстве случаев можно только констатировать ее присутствие у экологически близких видов или ее отсутствие относительно использования общих кормовых объектов (Чучукало, 2002, 2006). В настоящей работе возможность возникновения конкурентных от-

ношений между массовыми видами рыб и кальмаров рассматривали на основе данных о степени сходства состава пищевых рационов, совпадения сроков и времени нагула, сопоставления объемов потребления кормовых ресурсов и их запасов.

При сравнении состава пищевых рационов массовых видов nekтона был рассчитан индекс пищевого сходства (ИПС) А.А. Шорыгина (1952), который представляет собой сумму минимальных значений (долей, p) пищевых объектов (i) в рационе (%) двух сравниваемых видов x и y :

$$ИПС = \sum_{i=1}^n \min(p_{xi}, p_{yi}).$$

При полном совпадении состава рациона индекс равен 100 %, при отсутствии совпадения — 0 %. Для анализа сходства состава пищи массовых видов nekтона была построена дендрограмма кластерного анализа в программной среде R методом Варда.

Важными показателями пищевой обеспеченности nekтона являются количественные оценки, основанные на различных соотношениях величин потребленных кормовых ресурсов с их запасами. Следует заметить, что стандартных методик по оценке пищевой обеспеченности nekтона не существует, а выбор методов исследований зависит от их информационной обеспеченности (Чучукало, Дулепова, 2002).

В представленной работе степень использования кормовой базы рассчитывали как отношение суммарного рациона (потребленной пищи) рыб и кальмаров, питающихся исследуемом слое эпипелагиали, к запасу кормовых ресурсов в этом слое:

$$k_{use} = (R_{nekton} \times n) / B_{forage},$$

где k_{use} — коэффициент использования кормовой базы, R_{nekton} — рацион (потребленная пища) nekтона, n — временной промежуток (количество суток), B_{forage} — запас кормовых ресурсов. Чем больше данный показатель, называемый коэффициентом использования кормовой базы, стремится к единице, тем значительнее пресс на кормовые ресурсы и тем ниже его пищевая обеспеченность (Желтенкова, 1955а, б; Чучукало, 2006). Данный коэффициент применялся, например, при ана-

лизе использования кормовой базы nekтоном эпипелагиали Охотского и Берингова морей (Чучукало, 2006). В настоящей работе коэффициент использования кормовой базы рассчитывали за сутки и сезон. Кроме этого, находили степень выедания ресурсов — как процентную долю (%) потребленных рыбами и кальмарами кормовых ресурсов (за сутки или сезон) от их запаса B_{forage} (или продукции — P_{forage}):

$$\text{Степень (\%)} = ((R_{nekton} \times n) * 100) / B_{forage} (P_{forage}).$$

Для оценки условий нагула nekтона также можно применять и другие показатели с использованием данных о величине рациона nekтона и запасах кормовых ресурсов:

- отношение объема кормовой базы (B_{forage}) к величине месячного рациона ($R_{nekton} \times 31$), предложенный в свое время В.П. Шунтовым с соавторами (1988а, б), т.е. в данной формуле числителем является объем кормовой базы.

- отношение относительной биомассы (т/км^2) планктона (Z или B_{forage}) в верхнем слое эпипелагиали к относительной биомассе (т/км^2) nekтона (H или B_{nekton}) в этом же слое, показывающий, сколько единиц потенциальных планктонных ресурсов приходится на единицу массы nekтона, названный как показатель Z/H (для общей биомассы планктона $Z_{общ}/H$, для наиболее важных кормовых групп $Z_{гр}/H$), использованный в работах С.В. Найденко и А.А. Хоружего (2014, 2017).

Вышеперечисленные показатели довольно часто применяются в экосистемных оценках (Шунтов и др., 1993а, 2007, 2010а; Иванов, 2005; Волков, 2008б; Заволокин, 2014; Шунтов, 2016а) и были рассчитаны для анализа пищевой обеспеченности nekтона верхней эпипелагиали обследованных районов (Найденко, Хоружий, 2014, 2017; Найденко, Сомов, 2019, 2022).

Для корректного сравнения структурных характеристик разных районов все показатели (биомасса nekтона, запас планктона, суточное потребление кормовых ресурсов) рассчитаны на единицу площади — квадратный километр, так как площади районов летних и зимних исследований различаются.

Статистический анализ материала выполнен по общепринятым методикам (Лакин, 1973; Боровиков, 2001) с применением пакета Statistica (версия 6.0). Для математической обработки количественных материалов создавались базы ихтиологических, гидробиологических и трофологических данных в виде электронных таблиц, имеющих связи по ключам (районы, координаты, даты сбора, виды и т.д.), что позволило проводить качественный и количественный анализ динамики различных показателей и представлять данные в виде итоговых таблиц, гистограмм и графиков.

При описании количественных признаков использовались ординарные статистические процедуры: вычисление среднего значения, его стандартной ошибки и стандартного отклонения. В качестве точечных оценок, описывающих анализируемые выборки, как правило, использованы средние значения, интервальных — стандартные ошибки. Все ошибки к средним и различным параметрам соответствуют доверительной вероятности 0,95.

Для определения количественной меры взаимосвязи между переменными проводился корреляционный анализ по общепринятой методике (двумерная описательная статистика). Достоверность связей оценивалась на уровне значимости $p \approx 0,05$.

Для оценки статистической значимости различий средних значений (в частности, индексов наполнения желудков разных размерных групп лососей в разные месяцы) использовался однофакторный дисперсионный анализ ANOVA. В ходе анализа проверялась нулевая гипотеза о равенстве средних, с помощью метода LSD (Least Significant Difference method) — группирование выборок с наименее значимой разницей.

Однофакторный дисперсионный анализ применялся также при анализе сезонных изменений в nektonных сообществах (при сравнении выборок подекадно-го обилия nekтона).

ГЛАВА 2. КРАТКИЕ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И КЛИМАТО-ОКЕАНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Особенности и разнообразие физико-географических, климатических, гидрологических и гидрохимических характеристик водной среды составляют основу абиотического фона морских экосистем (Зенкевич, 1963; Моисеев, 1969; Гершанович и др., 1990). В соответствии с этими особенностями происходит формирование региональных условий обитания видов, которые определяют пространственно-временную изменчивость структурных характеристик пелагических сообществ (Шунтов, 2001). Поэтому для понимания динамики функционирования морских сообществ необходимо учитывать как общую динамику климато-океанологических процессов, происходящих во всей Северной Пацифике, так и абиотические условия в ее конкретных районах.

Обследованная акватория от северного наваринского шельфа до южнокурильского района весьма обширна (около 3540 млн км²), поэтому физико-географические характеристики приведены отдельно для каждого из исследованных районов. Для описания региональных особенностей и характеристик конкретных районов не проводилось самостоятельного оригинального исследования, а использовались многочисленные литературные источники, в том числе ряд обобщающих сводок (Морошкин, 1955, 1966; Удинцев, 1955, 1972; Леонов, 1960; Бурков, 1980; Добровольский, Залогин, 1982; Леонтьев, 1982; Суховой, 1986; Самко, 1992; Истоки Ойясио, 1997; Гидрометеорология ..., 1999, 2001; Шунтов, 2001; Мазарович, 2006; Хен, 2010; и др.).

Берингово море — одно из самых больших и глубоких морей мира, которое относится к окраинным морям смешанного материково-океанического типа. Оно считается огромным заливом Тихого океана, оконтуренным грядой Алеутских и Командорских островов. Его площадь равна 2,3 млн км², объем — 3,8 млн км³, средняя глубина — 1640 м, наибольшая глубина — 4097 м (Гершанович, 1963; Ларина, 1968; Суховой, 1986; Гидрометеорология ..., 1999, 2001; Шунтов, 2001; Мазарович, 2006). Наибольшая часть моря находится в субарктической

климатической зоне, но акватория севернее 64° с.ш. относится к арктической зоне, а южнее 55° с.ш. — к зоне умеренных широт.

В рельефе дна Берингова моря четко выделяются основные морфологические зоны: шельф и островные отмели, материковый склон и глубоководная котловина (рис. 2.1) (Добровольский, Залогин, 1982; Гидрометеорология ..., 1999, 2001; Мазарович, 2006).

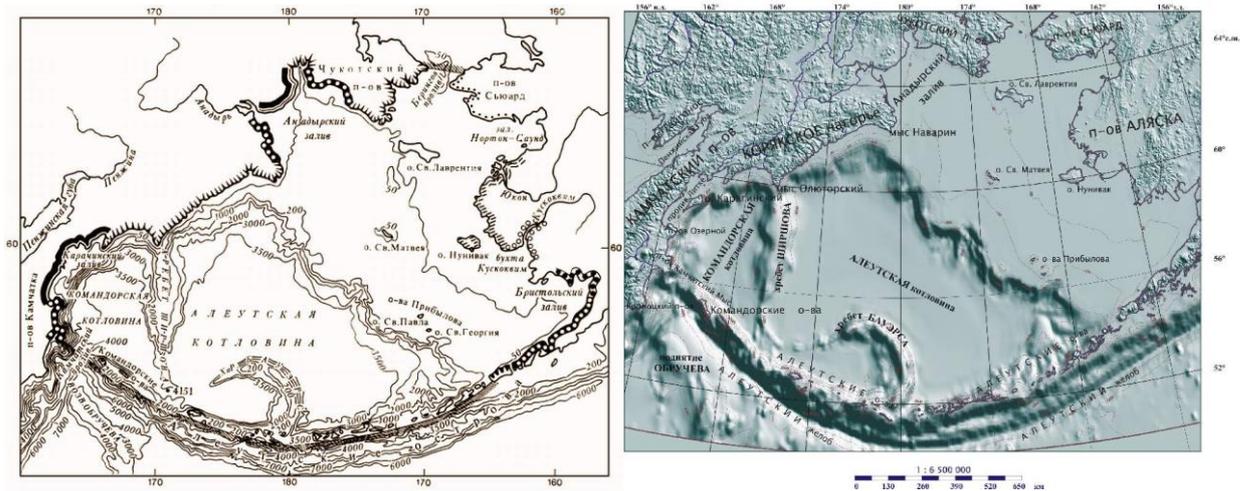


Рис. 2.1. Схема Берингова моря с глубинами (слева) (Гидрометеорология ..., 1999, 2001) и рельефом дна (справа) (Мазарович, 2006)

Шельфовая зона с глубинами до 200 м в основном расположена в северной и восточной частях моря и занимает более 40 % его площади. Эта зона (материковая отмель у берегов Камчатки и островов Командоро-Алеутской гряды) узкая, и ее рельеф весьма сложен. Материковый склон занимает примерно 13 % площади моря и характеризуется сложным рельефом дна, расчленен подводными долинами и каньонами, глубоко врезаемыми в дно моря. Глубоководная зона (более 3000 м), занимающая более 40 % площади моря, расположена в его юго-западной и центральной частях, имеет относительно ровное дно без изолированных впадин (Гидрометеорология ..., 1999, 2001, Шунтов, 2001; Мазарович, 2006). Разделение моря на две части — юго-западную глубоководную и северо-восточную мелководную — определяет особенности распределения гидробионтов (Шунтов, 2001).

Большое значение для формирования многих природных процессов имеют проливы, обеспечивающие водообмен моря с Тихим океаном и арктическим бассейном. За счет того, что глубины в некоторых из проливов достигают 1000–2000

м, а в Камчатском — 4000–4500 м, водообмен происходит не только в поверхностных, но и в глубинных горизонтах. Восточные проливы Алеутских островов мелководные, что обуславливает некоторую обособленность восточной части моря от Тихого океана (Добровольский, Залогин, 1982). Водообмен с Северным Ледовитым океаном из-за узости (82 км) и мелководности (менее 50 м) Берингова пролива ограничен.

Географическое положение, рельеф дна и условия водообмена оказывают большое влияние на циркуляцию вод и распределение гидрологических характеристик моря. Циркуляция вод Берингова моря определяется общим циклоническим движением вод, поступающих из Тихого океана через проливы Алеутской гряды (Аляскинское струйное течение) (Лучин и др., 1989; Stabeno, Reed, 1994; Гидрометеорология ..., 1999; Шунтов, 2001) (рис. 2.2).

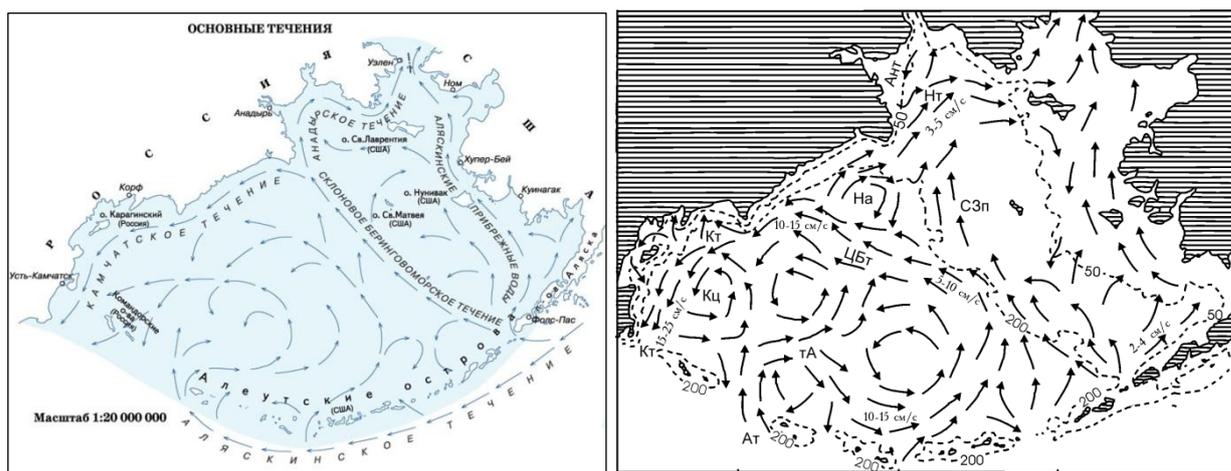


Рис. 2.2. Генерализованная схема течений Берингова моря (слева по: Лучин и др., 1989, и справа по: Xhen, 1989): *Hm* — Наваринское течение, *Ha* — наваринский антициклонический круговорот, *Am* — Анадырское течение, *C3n* — северо-западный поток, *ЦБт* — Центрально-Берингоморское течение, *Km* — Камчатское течение, *Kц* — командорский циклонический круговорот, *тА* — течение Атту, *Ат* — Аляскинское течение

При ослаблении Аляскинского течения создаются аномальные условия водообмена в проливах Берингова моря (Хен, 1988). Воды, поступающие через прол. Ближний, сливаясь с водами, поступающими из прол. Амчитка, формируют основной поток в центральной части моря. Этот объединенный поток тихоокеанских вод поддерживает здесь существование двух устойчивых круговоротов — большого циклонического, охватывающего центральную глубоководную часть моря, и менее значительного, антициклонического. В пределах большого цикло-

нического круговорота выделяются три меньших по масштабу круговорота — северо-восточнее хребта Бауэрс, восточнее хребта Ширшова и над Командорской котловиной (рис. 2.2, слева) (Лучин и др., 1989; Khen, 1989).

Основной поток, формирующий Центрально-Беринговоморское течение и пересекающий море в северо-западном направлении, разделяется у берегов Азии, поворачивая на юго-запад в виде холодного Камчатского течения и на северо-запад в виде Наваринского течения. Наваринское течение переносит относительно теплые и соленые воды из глубоководной части моря на северный шельф (Лучин и др., 1989; Stabeno, Reed, 1994; Гидрометеорология ..., 1999). Здесь выделяются два антициклонических круговорота в районе излучины материкового склона к югу от мыса Наварин и в шельфовой части моря южнее о. Лаврентия (Лучин и др., 1989). Соответственно, океанологические условия в шельфовой части моря, в частности в наваринском районе, зависят от интенсивности и направления адвекции вод в этот район, которые меняются год от года в соответствии с размерами и положением Лаврентьевского холодного пятна донных шельфовых вод, связанными с суровостью предшествующей зимы. Наиболее интенсивное распространение вод на шельф наблюдается после мягких зим (Зуенко, Басюк, 2017).

Воды, входящие через восточные проливы Алеутской гряды, пересекая центральную котловину в северо-западном направлении, также разделяются на две ветви: северо-западную, направляющуюся к Анадырскому заливу и далее на северо-восток, в Берингов пролив, и северо-восточную, движущуюся к зал. Нортон-Саунд, а затем к северу, в Берингов пролив (Западно-Аляскинское течение). Реальная картина циркуляции вод Берингова моря более сложная и подвержена межгодовой, сезонной и внутрисезонной изменчивости (Шунтов, 2001). Генерализованная схема течений Берингова моря приводится в ряде публикаций и имеет как сходные контуры, так и различия (Добровольский, Арсеньев, 1959; Арсеньев, 1967; Ohtani, 1973; Favorite et al., 1976; Хен, 1988; Котенев, 1995; Гидрометеорология ..., 1999; Шунтов, 2001).

Таким образом, циклонический круговорот, сформированный течениями Атту, Центрально-Беринговоморским и Камчатским, находится над глубоковод-

ной частью моря, а относительно теплое Наваринское течение, огибая Анадырский залив, создает антициклоническую циркуляцию. Характер циркуляции вод в северной части Берингова моря обеспечивает распределение и перенос из районов воспроизводства некоторых видов планктона.

Большая часть водных масс Берингова моря имеет субарктическую структуру, при этом в глубоководной части моря выделяются четыре водные массы: поверхностная, холодная промежуточная, теплая промежуточная и тихоокеанская глубинная (Натаров, 1963; Арсеньев, 1967; Шунтов, 2001). Поверхностная водная масса (от поверхности до глубины 25–50 м) образуется в результате весенне-летнего прогрева и характеризуется температурой 7–10 °С на поверхности и 4–6 °С у нижней границы слоя и соленостью около 33 ‰. Холодная промежуточная водная масса (на глубинах от 20–50 до 150–200 м, с диапазон температуры от 1,0–2,0 до 3,5 °С) является результатом осенне-зимнего охлаждения, а промежуточная теплая водная масса формируется в Тихом океане, поступает в Берингово море через Алеутские проливы и находится на глубинах 200–600 м (местами до 900 м) с температурами до 3,4–3,0 °С (Гидрометеорология ..., 1999, 2001; Шунтов, 2001). На формирование и распространение холодного промежуточного слоя влияют антициклонические круговороты над свалом глубин и мезокруговороты на шельфе моря (Фигуркин, 1992). Берингоморские глубинные водные массы (с температурой от 3,0 до 1,5 °С и соленостью 34,3–34,9 ‰), занимая глубоководные котловины, образуются за счет трансформации тихоокеанских глубинных вод, поступающих через глубоководные проливы Алеутской гряды. Распределение водных масс имеет довольно сложную и динамичную во времени картину. При этом отмечаются различия в структуре вод восточной и западной, мелководной и глубоководной частей моря (Шунтов, 2001).

Многими исследователями подчеркивается, что Берингово море является одним из богатейших районов Мирового океана по концентрациям питательных солей, что обеспечивает высокую биопродуктивность вод этого моря (Мокиевская, 1959; Леонов, 1960, Иваненков, 1964; Hood, 1983; Сапожников, 1995а, б; Лучин и др., 2001; Шунтов, 2001). Пространственное и вертикальное распределение

биогенных элементов постоянно меняется и зависит в основном от особенностей движения вод (наличия мезоциркуляций), плотностной стратификации толщи вод, сезонной интенсивности вегетации фитопланктона и метеорологических условий. Общими чертами вертикального распределения биогенов являются минимальные концентрации нитритов, фосфатов и кремния в поверхностных слоях и увеличение их количества с глубиной. В соответствии с этим по гидрохимическим характеристикам выделяют поверхностный слой с минимальным содержанием биогенных элементов (с максимумом кислорода), слой скачка биогенных элементов (основной галоклин или слой падения концентрации кислорода) и промежуточный слой с минимумом кислорода и максимумом фосфатов на нижней границе (Мокиевская, 1959; Сапожников и др., 1995; Ванин, Хен, 2009).

Наиболее высокие концентрации нитритов (до 5,0–8,0 мкг/л) отмечены в подповерхностных слоях 10–75 м, с глубиной они уменьшаются, а в глубинных водах вновь возрастают. За счет продукционных процессов содержание фосфатов в поверхностных слоях низкое (от 0 до 7–10 мкг/л), но в подповерхностных слоях оно увеличивается. Концентрации кремния возрастают от 0–50 до 1000 мкг/л в поверхностных слоях и достигают 5500–6500 мкг/л в придонных слоях (Гидрометеорология..., 2001; Шунтов, 2001). При этом максимальные концентрации нитритов и фосфатов приурочены к глубоководным районам. Между глубоководными районами и шельфом происходит обмен биогенными элементами, который усиливается за счет мезомасштабных вихрей (Сапожников, 1993; Okkonen et al., 2004; Mizobata et al., 2006). Содержание кислорода также изменяется с глубиной: от 9,5 до 14,5 мг/л в слое от поверхности до 100 м, снижается на горизонтах от 150–200 до 500–600 м, затем на глубине вновь постепенно увеличивается и достигает 3,2–3,4 мг/л (Гидрометеорология..., 2001). Максимальное количество растворенного кислорода в деятельном слое наблюдается весной.

Сезонные изменения в содержании биогенных элементов, происходящие главным образом в поверхностном слое, связаны с развитием фитопланктона в теплый период. Расход биогенов приводит к резкому понижению их concentra-

ций в верхнем квазиоднородном слое, но в пределах ХПС вертикальные градиенты, вследствие конвективного перемешивания, незначительны (Ванин, Хен, 2009).

Значительные концентрации биогенов и благоприятные климато-океанологические особенности Берингова моря обуславливают условия первичного продуцирования и, соответственно, эффективного функционирования экосистемы данного региона (Шунтов, 2001).

Кроме физико-географических и гидрохимических особенностей на состояние природных условий того или иного водоема значительное влияние оказывают климатические изменения атмосферы и водной среды. Берингово море является северным и поэтому довольно суровым по климатическим характеристикам. В юго-восточной части моря наблюдается наиболее высокое среднегодовое значение температуры воздуха — 4–5 °С, а в северной части самое низкое — минус 8 °С. При этом 50-метровый слой воды по всей акватории моря летом прогревается до 10 °С, а зимой охлаждается до 1–3 °С (Хен, 1988).

Активное воздействие на данный регион оказывает муссонный климат и соответствующая ему циркуляция воздуха, интенсивность которой тесно связана с характером развития и взаимовлияния основных центров действия атмосферы. В течение года Берингово море находится под влиянием как постоянных атмосферных центров — Полярного¹ и Гавайского² максимумов, так и сезонных — Алеутского минимума³ и Сибирского максимума⁴, а также Дальневосточной депрессии⁵ (Дашко, 2005).

На Дальнем Востоке в зимний период барические образования — Сибирский антициклон и Алеутская депрессия — характеризуются устойчивостью и активным развитием (Гидрометеорология ..., 1999). Эти два атмосферных центра в холодное время года формируют вдоль восточноазиатского побережья устойчи-

¹ Полярный максимум (область повышенного давления, возникающая из-за сильного выхолаживания).

² Гавайский максимум (синоним Северо-Тихоокеанский Субтропический антициклон, область высокого атмосферного давления в районе Гавайских островов).

³ Алеутский минимум (Алеутская депрессия, область низкого атмосферного давления близ Алеутских островов, проявляющаяся в основном зимой).

⁴ Сибирский максимум (Сибирский или Азиатский антициклон, обширная область высокого давления, которая находится над Центральной Азией и Сибирью в течение почти всего зимнего периода, главным образом вследствие сильного охлаждения материка).

⁵ Дальневосточной депрессии (тип циркуляции из области низкого давления, формирование вследствие быстрого прогрева материка и еще холодного моря) (Дашко, 2005).

вые северные и северо-западные ветра, приносящие холодный (арктический и полярный континентальный) воздух из Арктики и азиатского континента. Летом Сибирский антициклон разрушается и смещается в западные районы, в это же время происходит заполнение Алеутской депрессии, а погодные условия определяются Северо-Тихоокеанским Субтропическим антициклоном, смещенным к северу. Для летнего периода характерно преобладание над морем южных ветров, ослабевание циклонической деятельности, вынос морского тропического воздуха и морского полярного воздуха. С уменьшением градиентов атмосферного давления снижаются интенсивность и сила ветров. Северо-Тихоокеанский антициклон осенью ослабевает и постепенно отступает к востоку (к берегам Америки), циклоническая деятельность активизируется и создаются условия для углубления Алеутской депрессии (Гидрометеорология ..., 1999). В целом в западной части моря хорошо выражены черты резко континентального климата, а в восточной — преобладают черты морского климата.

Значимым показателем климатических условий для субарктических морей является ледовитость (площадь покрытия льдом поверхности моря). Степень ледовитости показывает величину суровости термических условий в зимне-весенний период. Многолетние колебания ледовитости дальневосточных морей отражают крупномасштабные климатические изменения, происходящие в атмосфере и океане. Ледовитость Берингова моря существенным образом зависит от положения и интенсивности двух максимумов — Полярного и Гавайского (Гидрометеорология ..., 1999). Ледовитые зимы наступают при слабо выраженном, ориентированном на северо-запад, гребне Гавайского максимума. Теплые малоледовитые зимы формируются при смещении гребня Гавайского антициклона к северу американского континента. Но наибольшее влияние на льдообразование оказывают региональные зимние центры действия атмосферы — Сибирский максимум и Алеутская депрессия (Гидрометеорология ..., 1999).

Вследствие климатических изменений в Беринговом море отмечается чередование холодных и теплых периодов, на которые указывают различные климатические индексы. Динамика климатических индексов показывает устойчивое по-

тепление во всей северной части Тихого океана начиная с середины 20-го столетия, которое происходит неравномерно и имеет «климатические сдвиги». На основе анализа изменчивости одного из климатических индексов — PDO (Pacific Decadal Oscillation, тихоокеанское декадное колебание, определяемое по температуре поверхности океана (ТПО)) — обнаруживаются три климатических сдвига: первый в 1976 г. в сторону повышения (теплой фазы); второй в 2007 г. — понижение и третий в 2014 г. — новое повышение (Хен и др., 2008, 2019). Соответственно, период с 1947 по 1976 г. характеризуется как «холодный», а с 1977 г. до середины 1990-х гг. — как «теплый» (Хен, 1991; Mantua et al., 1997; Minobe, 1997; Лучин, Соколов, 2007; Хен и др., 2008; Шунтов, Иванов, 2019). Годы с 1998 по 2001 определяются как холодные. В эти годы произошли усиление зимней конвекции и охлаждение нижней части деятельного слоя (Фигуркин и др., 2005). При этом в Беринговом море зимы последних лет прошлого века были наиболее суровыми и по ледовым условиям (рис. 2.3) (Хен и др., 2004; Ustinova et al., 2004). В этот период даже в начале календарного лета в море сохранялись значительные площади льда (Басюк, Дудков, 2008).

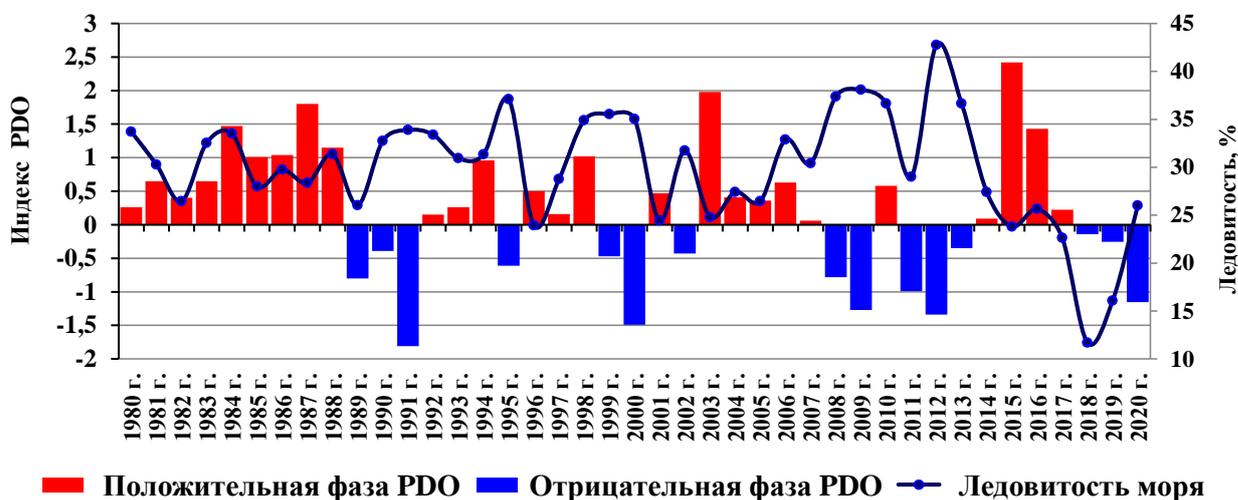


Рис. 2.3. Межгодовая динамика индекса тихоокеанского декадного колебания (PDO, зима) и ледовитости (%) Берингового моря (построено по данным сайта Bering Sea Climate Website <https://www.beringclimate.noaa.gov/data/BCresult.php> и Е.О. Басюка, Ю.И. Зуенко (2019) с дополнениями за 2019, 2020 гг.)

В начале 2000-х гг. в зимний период сформировались условия, когда центры действия атмосферы (Алеутская депрессия, Сибирский максимум), ослабевав, смещались в юго-западном направлении, а градиент между ними уменьшился, и

климато-океанологическая ситуация в Беринговом море изменилась в сторону потепления. Активность и продолжительность зимних муссонов снизились, при этом сокращалась ледовитость и наблюдался рост поверхностной температуры моря (Глебова и др., 2009).

Так, зимой 2000/2001 и 2002/2003 гг. в Беринговом море отмечали сокращение площади ледового покрова. Относительно легкие ледовые условия наблюдались до 2006 г. (Хен и др., 2006). Температура воды в 2002–2005 гг. была выше среднемноголетних значений, а в 2006 г. — близкой к средней (Eisner, 2016; Eisner et al., 2016). Следует отметить, что область положительных аномалий температуры воды в летний период 2002–2006 гг. отмечалась почти на всей акватории моря (Басюк и др., 2007). По различным показателям период с 2001 по 2006 г. для этого региона типизировали как «теплый» (Хен, Сорокин, 2008; Хен и др., 2006, 2007, 2009; Волков, 2012а, б, 2014, 2016а, б; Шунтов, Иванов, 2019). Самым теплым годом в этот период стал 2003 г., выделяющийся высокой положительной аномалией температуры за время наблюдений с 1950 по 2006 г. (Khen, Basyuk, 2004).

Однако в 2007 г. в Беринговом море наступило резкое похолодание (Coyle et al., 2011; Overland et al., 2012; Miller et al., 2015). В многолетнем ходе индекса PDO наметился «климатический сдвиг» в сторону понижения. Начиная с 2007 по 2013 г. (за исключением 2011 г.) наблюдалось значительное увеличение ледовитости, которая достигла значений, максимальных за последние 30 лет (рис. 2.3). Температура воды в эти годы была ниже среднемноголетнего значения (Eisner, 2016; Eisner et al., 2016). Зимой 2011/2012 г. активное развитие ледовитости продолжалось лишь до середины февраля, что обеспечило более теплые зимние условия (Плотников и др., 2019). После 2013 и 2014 гг. уровень ледовитости в Беринговом море вновь снизился, а 2015 г. по ряду показателей, в том числе по минимальному за последние годы ледовому покрову, снова ознаменовал наступление очередного теплого цикла (Волков, 2016а, б; Хен и др., 2019). С 2014–2015 гг. наблюдался сдвиг индекса PDO в сторону повышения, обусловив мягкие зимы (Хен и др., 2007, 2009, 2019; Coyle et al., 2011; Overland et al., 2012; Miller et al., 2015).

Кроме этого, в 2014–2015 гг. одновременно с изменениями в атмосферных процессах в поверхностных водах у берегов Аляски образовалась большая область («The Blob») аномально высоких температур, которая сохранилась и в конце 2018 г., что также оказало определенное влияние на гидрологический режим вод всего моря (Bond et al., 2015; Хен и др., 2019; Ross et al., 2019). Так, зимой 2015/2016 г. распространение льда и площадь области холодных вод в северо-западной части моря летом были минимальными, а температура в придонном и поверхностном слоях на шельфе и над континентальным склоном максимальной за последние 35 лет (Zador, Siddon, 2016).

Количество льда в Беринговом море в любом из месяцев зимы 2017/2018 г. было самым низким за всю историю наблюдений, начиная с 1979 г. (Басюк, Зуенко, 2019). В то же время 2019 г. характеризовался как среднетеплый, что же касается 2020 г., то показатели аномалий PDO этого года были на уровне показателей холодных лет (рис. 2.3).

Отмеченные климатические изменения, безусловно, отражаются на условиях обитания гидробионтов. В частности, в восточной части Берингова моря в холодные и теплые периоды лет были отмечены структурные перестройки в планктонных сообществах (Волков и др., 2009; Волков, 2012а, б, 2014, 2016а, б).

Таким образом, северное и окраинное море, расположенное в области субарктической структуры вод, характеризуется довольно суровыми климатическими условиями, которые различаются в западной глубоководной и восточной мелководной его частях. Общее циклоническое движение вод, интенсивность водообмена с Тихим океаном и сток в Северный Ледовитый океан определяют особые условия циркуляции вод. Но именно этот комплекс физико-географических и климато-океанологических характеристик Берингова моря, а также высокое содержание биогенов создают условия для масштабного первичного продуцирования и высокой биопродуктивности данного региона.

Тихоокеанские прибрежные и океанические воды Курильских островов и Камчатки. Акватория данного региона, простираясь от о. Кунашир на юге до Командорских островов на севере (от 40 до 56° с.ш.) и включая прибрежные и

океанические воды (с запада на восток от 145 до 170° в.д.), весьма обширна. Площадь района исследований составляет почти 1230 млн км². От вод Охотского моря отделяется полуостровом Камчатка и Курильской дугой, состоящей из более 30 относительно крупных и множества мелких островов. От вод Берингова моря данный регион отделен с северо-востока островами Командоро-Алеутской островной дуги. Восточный берег полуострова сильно изрезан, образует крупные заливы (Авачинский, Кроноцкий, Камчатский, Озерной, Карагинский, Корфа) и различные бухты (рис. 2.4).

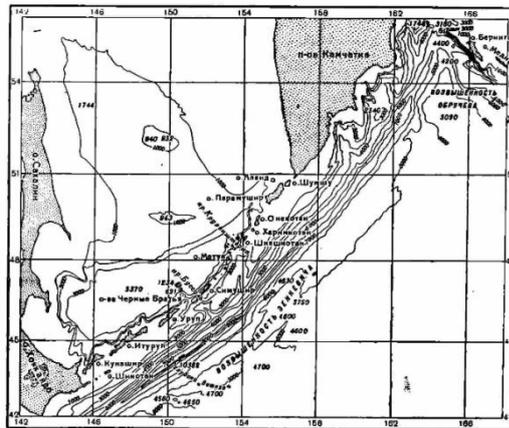


Рис. 2.4. Батиметрическая карта п-ова Камчатка и Курильских островов (по: Удинцев, 1955)

Водообмен с Охотским морем осуществляется через Курильские проливы, общее количество которых составляет 26, а их глубина редко превышает 500 м. Наиболее глубоководными являются проливы Буссоль и Крузенштерна (соответственно 2318 и 1920 м). Водообмен с Беринговым морем осуществляется через проливы Камчатский (ширина около 190 км, максимальная глубина свыше 4000 м) и Ближний (ширина около 370 км, максимальная глубина свыше 1500 м).

Важными особенностями рельефа дна данного региона являются узкий шельф и крутой склон, что характерно для всей открытой части Тихого океана, а также наличие у восточных подводных склонов Курильских островов и южной части п-ова Камчатка узкой глубоководной Курило-Камчатской впадины, а у Командоро-Алеутской дуги — Алеутского жёлоба (рис. 2.4.) (Удинцев, 1955, 1972; Ларина, 1968; Тектоника ..., 1980). Курило-Камчатская впадина представляет собой узкий Курило-Камчатский жёлоб длиной около 2170 км и шириной от 20 до

60 км (средняя 59 км) и имеет глубину более 8000 км (максимальная 9717 м). На его склонах расположены многочисленные террасы, уступы, подводные долины, спускающиеся до максимальной глубины (Удинцев, 1955, 1972; Корсунская, 1958; Тектоника ..., 1980; Суховой, 1986; Кусакин, Лукин, 1995; Шунтов, 2001; Волвенко, 2003). На севере района исследований находятся Алеутский океанический жёлоб и зона субдукции (длина 3400 км и максимальная глубина 7679 м), которая проходит по южному побережью Аляски и тянется до побережья п-ова Камчатка. Курило-Камчатская и Командоро-Алеутская островные дуги (и глубоководные желоба) обрамляют с запада и севера Северо-Западную котловину Тихого океана, рельеф дна которой выровненный, местами осложненный крупными разломами и вулканическими горами. Сложность геологического строения и рельефа дна в области внешнего склона островных дуг во многом определяется процессами вулканического и тектонического характера.

Узкая прибрежная отмель и крутые склоны горных хребтов Курило-Камчатской и Командоро-Алеутской дуг, резкий свал глубин, глубоководные желоба и сложный рельеф морского дна, характерные для данного региона (Удинцев, 1955, 1972; Ионин, 1967; Медведев, 1967; Буллард, 1981; Леонтьев, 1982; Ушаков, Ясаманов, 1984; Шунтов, 2001), оказывают влияние на условия обитания гидробионтов и обуславливают их распределение.

Как уже было отмечено выше, район исследований имеет значительную широтно-меридиональную протяженность, расположен между океаном и материком, что накладывает отпечаток на формирование климатических условий и обуславливает их различия в разных участках района. Северная и южная части исследуемого района по климатическим условиям различаются наиболее заметно.

Климато-океанологический режим данного района связан со взаимодействием атмосферных центров над азиатским материком, Северной Пацификой и североамериканским побережьем. Летом синоптические условия в данном районе определяются положением и интенсивностью Северо-Тихоокеанского максимума (синоним Гавайского), центр которого располагается над субтропической частью севера Тихого океана, и Дальневосточной депрессии, формируемой интенсивным

прогревом воздуха над восточной окраиной азиатского континента. В зимний период основную роль играют Сибирский антициклон и Алеутская депрессия. Мощность и дислокация основных атмосферных центров над океаном и материком, направления и перенос воздушных масс влияют на температуру воздуха, поверхностную температуру и циркуляцию вод исследуемого района (Тихий океан..., 1966).

Акватория тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов почти полностью расположена в низкобореальной подзоне северной умеренной (бореальной) зоны, и только южная часть данного района граничит с субтропической зоной Северного полушария (Муромцев, Гершанович, 1986; Парин, Несис, 1986; Гершанович и др., 1990). Соответственно, на формирование климатических условий данного района оказывает влияние муссонный климат умеренных широт. В данном районе отмечаются сравнительно небольшие межсезонные колебания температуры воздуха, в то время как сезонные колебания температуры воды на поверхности могут достигать 10–15 °С. При этом минимальные температуры отмечаются в марте, а максимальные — в августе-сентябре. Сезонная динамика температуры в некоторых участках в районе средних Курильских островов не всегда может быть четко выражена из-за наличия здесь мощных апвеллингов. В этих локальных холодных «пятнах» воды температура в разгар лета составляет 2–4 °С и даже ниже (Шунтов, 2001). Для летнего периода характерна мозаичность пространственной структуры температуры вод на поверхности с общим понижением ее значений с юга на север и с востока на запад (рис. 2.5).

Циркуляция вод данного региона является составной частью северотихоокеанского Субарктического круговорота. Особенности этой циркуляции в пределах акватории тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов определяются положением западного Субарктического круговорота и его компонентов. В циркуляционной системе района исследований выделяют основные геострофические течения — Восточно-Камчатское (поток вод вдоль п-ова Камчатка), Курило-Камчатское (или Курильское; поток холодных вод Восточно-Камчатского течения вдоль о-вов Курильской гряды до прол. Буссоль), Ойясио (продолжение Куриль-

ского течения от прол. Буссоль вдоль Курильской гряды и о. Хоккайдо), Субарктическое течение и северо-восточную ветвь течения Курисио (ряд антициклонических вихревых образований или меандров) (рис. 2.6) (Dodimead et al., 1963; Favorite et al., 1976; Бурков, 1980; Ohtani, 1991a, b; Самко, 1992; Истоки Ойясио, 1997; Самко и др., 1998; Самко, Новиков, 2003).

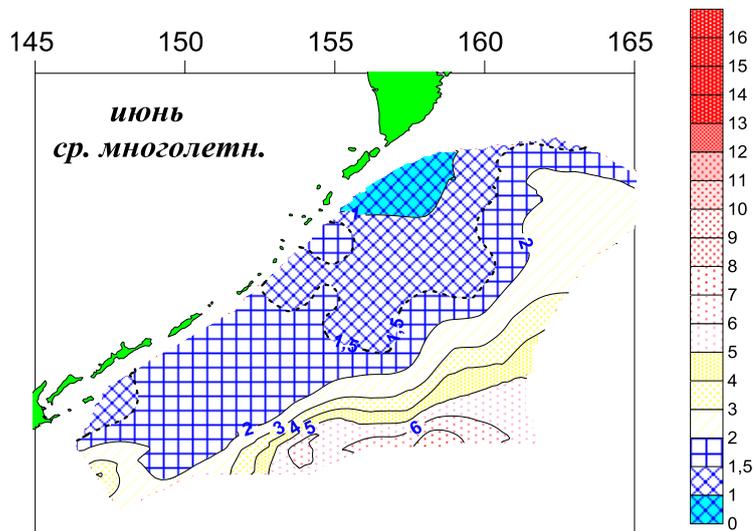


Рис. 2.5. Среднемноголетнее распределение температуры в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в июне 2004–2018 гг. (по данным А.Л. Фигуркина)

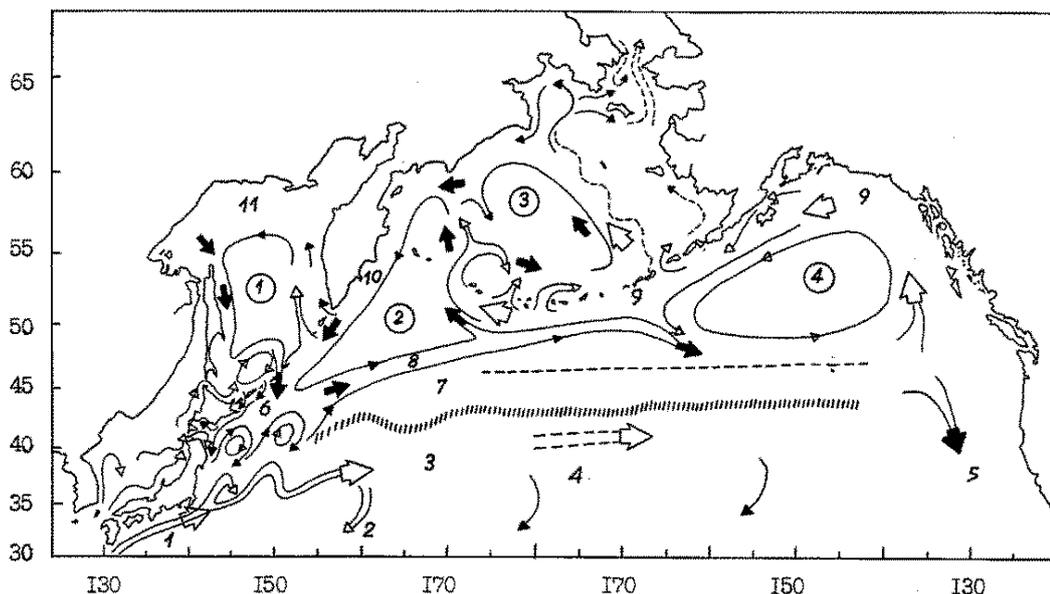


Рис. 2.6. Генерализованная схема течений в субарктической Пацифике (Ohtani, 1991b). Цифры в кружках — круговороты: 1 — охотоморский, 2 — западный Субарктический, 3 — берингоморский, 4 — аляскинский. Течения: 1 — Курисио, 2 — Противотечение Курисио, 3 — продолжение Курисио, 4 — Северо-Тихоокеанское, 5 — Калифорнийское, 6 — Ойясио, 7 — Западный ветровой дрейф, 8 — Субарктическое, 9 — Аляскинское, 10 — Восточно-Камчатское. Линия с косой штриховкой — субарктическая граница, пунктирная линия — промежуточный фронт

Восточно-Камчатское течение формируется в Беринговом море, его интенсивность может в определенной степени зависеть от интенсивности Аляскинского течения. Далее, следуя в юго-западном направлении, примерно у южной части п-ова Камчатка течение разделяется на два потока, между которыми располагается антициклоническое образование вихревой природы (Favorite et al., 1976; Булатов, Лобанов, 1983; Lobanov, Vulatov, 1993; Рогачев и др., 1996; Самко и др., 1998; Rogachev, 2000).

Восточно-Камчатское течение переходит в Курильское, которое на участке до прол. Буссоль бывает ослабленным, поступая через северные проливы в Охотское море. В прол. Буссоль выделяется отмель глубиной около 515 м, постоянные течения в нем на глубине следуют из Охотского моря в Тихий океан, а на поверхности в обратном направлении. Южнее прол. Буссоль в Курильское течение вливаются охотоморские воды, за счет чего течение усиливается, формируя новое течение – Ойясио (Горбанев, Добровольский, 1972; Истоки Ойясио, 1997). При этом в период с зимы по лето в формировании этого течения принимают участие воды Курильского течения и Охотского моря, а осенью — в основном охотоморские воды, поступающие в придонных слоях через проливы Буссоль и Фриза (Самко, Новиков, 2003). Со стороны океана течение Ойясио оконтуривает океанический фронт Ойясио, имеющий сложную конфигурацию (Самко, 1992).

В тихоокеанском южнокурильском районе из Охотского моря через проливы Екатерины и Фриза поступает поток теплой воды — течение Соя (охотоморская ветвь Цусимского течения) (Самко и др., 1998). Однако на океанологический режим данного района гораздо большее влияние оказывает северо-восточная ветвь течения Куроисио, которая, представляя собой трансформированные воды зоны смешения субарктических и субтропических вод, выделяется в виде отдельных антициклонических вихрей или меандров и может распространяться севернее 43° с.ш. (Самко, 1992). За счет встречного движения этих течений в данном районе образуется сложное циркуляционное поле (Старицын, Фукс, 1986; Мичурин, Фукс, 1988; Самко, 1992; Истоки Ойясио, 1997). Вихревые образования Куроисио, продвигаясь на северо-восток и смешиваясь с водами Ойясио и Курило-

Камчатским течением, становятся более холодными и менее соленными (Булатов, Лобанов, 1983; Lobanov, Vulatov, 1993; Булатов, 1994; Talley et al., 1995; Рогачев и др., 1996; Rogachev, 2000). Интенсивность потока течений Курильского и Ойясио летом минимальная, зимой — максимальная, а для северо-восточной ветви Куро-сио и Субарктического течения летом отмечается максимум интенсивности, зимой — минимум (Самко, Новиков, 2004). Конфигурация векторов течений и их скоростей имеет сезонную и межгодовую изменчивость.

Вся акватория северо-западной части Тихого океана в пределах российской экономической зоны занята субарктическими водными массами. В юго-восточной части, где происходит смешение вод субарктической и субтропической структур, выделяется трансформированная субтропическая водная масса, а в зоне поступления вод из Охотского моря — охотоморская (Морошкин, 1955, 1966; Бурков, 1980; Морошкин, Сабинин, 1984; Виноградова, Монин, 1990; Самко, 1992; Шунтов, 2001). Основными характеристиками структуры субарктической водной массы (САВ) являются монотонное повышение солености с глубиной и сложное не-монотонное изменение температуры (Галеркин, 1982), а также наличие холодных и теплых промежуточных слоев (ХПС и ТПС) (Мороз, Новожилов, 1985). На севере района исследований выделяются исключительно воды САВ. Летом в этих водах минимальные значения температуры ($0,5\text{--}2,0\text{ }^{\circ}\text{C}$) отмечаются в ХПС (глубина залегания которого в среднем составляет 100 м), максимальные ($3,5\text{--}3,6\text{ }^{\circ}\text{C}$) наблюдаются в слое ТПС на глубине 500–600 м (Moroz, 1996).

Водная масса субтропической структуры (СТВ), напротив, характеризуется монотонным изменением температуры с глубиной в течение всего года и немонотонным изменением солености. При этом подповерхностный слой имеет повышенную соленость, а промежуточный — пониженную. Обычно в «чистом виде» субтропическая структура водных масс прослеживается в южнокурильском районе, на участках действия вихрей северо-восточной ветви течения Куро-сио. Основной характеристикой охотоморской водной массы считается всесезонное присутствие холодного промежуточного слоя, который по температурным показателям ниже, чем ХПС субарктической водной массы. В данном регионе, кроме вы-

шеперечисленных трех основных водных масс, выделяются и различные их модификации (Hirano, 1957; Самко, 1989; Talley, Yuan, 1994; Hanawa, 1995; Talley, Nagata, 1995; Talley et al., 1995; Moroz, 1996; Самко и др., 1998; Самко, Новиков, 2001). При перемешивании разных типов вод происходит обмен физическими, химическими и биологическими свойствами.

Несмотря на наличие вод различной структуры, на большей части акватории района исследований вертикальная стратификация представлена в основном субарктической структурой с такими характерными для неё элементами, как верхний квазиоднородный слой (ВКС), сезонный термоклин, холодный подповерхностный слой и тёплый промежуточный слой. Летом (июнь-июль) толщина ВКС зависит в основном от особенностей циркуляции и составляет около 30 м (до нижней границы, где вертикальный градиент температуры начинает превышать $0,1^{\circ}\text{C}/\text{м}$). Под прогретым в летний период поверхностным квазиоднородным слоем сохраняется холодный промежуточный слой (ХПС), сформированный охлаждением в предшествующий осенне-зимний сезон. Ниже ХПС располагается тёплый промежуточный слой — воды, не затрагиваемые зимним конвективным перемешиванием. ХПС и ТПС разделены еще одним слоем повышенных вертикальных градиентов — главным термо-гало-пикноклином, который условно соответствует 200-метровой глубине (Морошкин, 1955; Самко и др., 1998). Таким образом, водные массы имеют не только сложное и мозаичное пространственное распределение, но и сложную вертикальную стратификацию.

Преобладание тех или иных водных масс в исследуемых районах определяет среднее по району значение ТПО. По средней величине ТПО, рассчитанной для каждого биостатистического района (по данным, полученным для июня) (рис. 2.7), знаку аномалии (относительно среднего значения за 2004–2018 гг.), преобладающему в данных районах, и осреднению информации в целом для всей обследованной акватории были выделены гидрологические типы лет.

Так, 2004–2009, 2014 и 2017 гг. характеризуются как «теплые» (особенно 2004 г.), остальные как «холодные» или «норма» (2010–2013, 2015–2016, 2018 гг.). Гидрологические условия каждого конкретного года являются одним из факторов,

обуславливающих сроки и продолжительность нереста, а также успешность развития гидробионтов, в частности зоопланктонных видов.

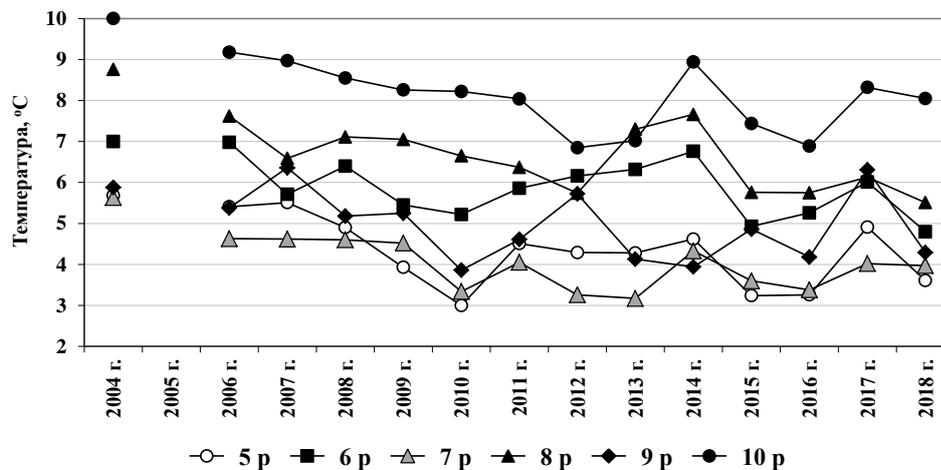


Рис. 2.7. Межгодовая динамика средней по биостатистическим районам температуры поверхности океана в июне 2004–2018 гг. (данные любезно предоставлены А.Л. Фигуркиным)

Северо-западная часть Тихого океана считается одним из высокопродуктивных районов Мирового океана, в том числе и по содержанию биогенных элементов (Гершанович и др., 1990; Шунтов, 2001). Прикамчатским и прикурильским районам также свойственны зоны с высокими концентрациями фосфатов, нитритов, кремния и других элементов, но в связи с высокой динамичностью вод, распределение биогенов здесь имеет сложный мозаичный характер. Тем не менее, несмотря на мозаичность распределения, величина концентраций в прикурильских океанических водах на промежуточных глубинах (200–500 м) находится в пределах 2,0–3,8, 30–46 и 70–150 мкг-ат/л (Шунтов, 2001). В снабжении эвфотической зоны биогенами исключительную роль играют апвеллинги, особенно мощные у средних Курильских островов: здесь отмечаются наиболее значительные концентрации биогенных элементов (Шунтов, 2001). У южных Курильских островов, где интенсивность подъема вод значительно ниже, большое значение имеет перенос биогенов течениями Ойясио и Курило-Камчатским.

Исходя из вышеизложенного следует заключить, что район тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов характеризуется высокой географической изменчивостью и геоморфологической структурированностью рельефа дна; многокомпонентностью и сложностью циркуляционной системы, меняющейся во

времени; образованием фронтов; наличием вихрей, апвеллингов, обеспечивающих подъем из глубинных вод биогенов и высокий уровень первичного продуцирования; наличием водных масс различной структуры их взаимодействия, мозаичным пространственным распределением и сложной вертикальной стратификацией, а также значительной динамикой климатических показателей. Весь комплекс данных характеристик и особенностей отражается на составе биоты и определяет амплитуду сезонной и межгодовой динамики биологических явлений (Шунтов, 2001).

Северо-западная часть Тихого океана, включая зону Субарктического фронта. В зимний период исследования в водах Тихого океана проводили в районах с координатами 40–49° с.ш. и 147–174° в.д. и 40–49° с.ш. и 174° в.д. — 166° з.д. Данная акватория лишь частично перекрывается с областью летних исследований, в основном в южнокурильском районе и открытых океанических водах (см. рис. 1.2).

Рельеф дна конкретно в этой части Тихого океана характеризуется наличием Северо-Западной глубоководной впадины, отделенной от северо-восточной части океана Северо-Западным (Императорским) хребтом, и нескольких поднятий (рис. 2.8) (Строение дна..., 1984). К востоку от Северо-Западного хребта находится Императорский разлом, который протягивается на 2400 км с северо-запад на юго-восток от Алеутских островов в виде глубокого и узкого ущелья, обрамленного хребтами.

Северо-Западная впадина (абиссальная плита) примыкает к глубоководным желобам (на севере — Алеутскому, с запада — Курило-Камчатскому), имеет протяженность около 3000 км, ширину около 1000 км и максимальную глубину почти 6200 м (южнее возвышенности Обручева и восточнее Идзу-Бонинского желоба). Рельеф ее дна выровненный, осложненный местами крупными разломными трогами и вулканическими горами. Возвышенность Обручева, расположенная на севере котловины, представляет собой обширное подводное поднятие по изобате 4000 м с глубинами вершинной поверхности порядка 3500 м. На юго-востоке котловины расположено поднятие Шатского, вытянутое в северо-восточном направ-

лении на 1700 км при максимальной ширине около 500 км и представляющее собой возвышенность, основание которой залегает на глубинах 5500 и 6000 м, а вершинная поверхность — на 2400 и 3100 м. Восточнее поднятия Императорских гор расположено поднятие Хесса, вытянутое (по изобате 5000 м) в северо-западном направлении на 1200 км при ширине около 600 км и имеющее сходное строение с поднятием Шатского. Императорский (Северо-Западный) хребет и возвышенности Шатского и Хесса отличаются выровненными вершинными поверхностями и сверху покрыты карбонатными отложениями повышенной мощности (Строение дна..., 1984).

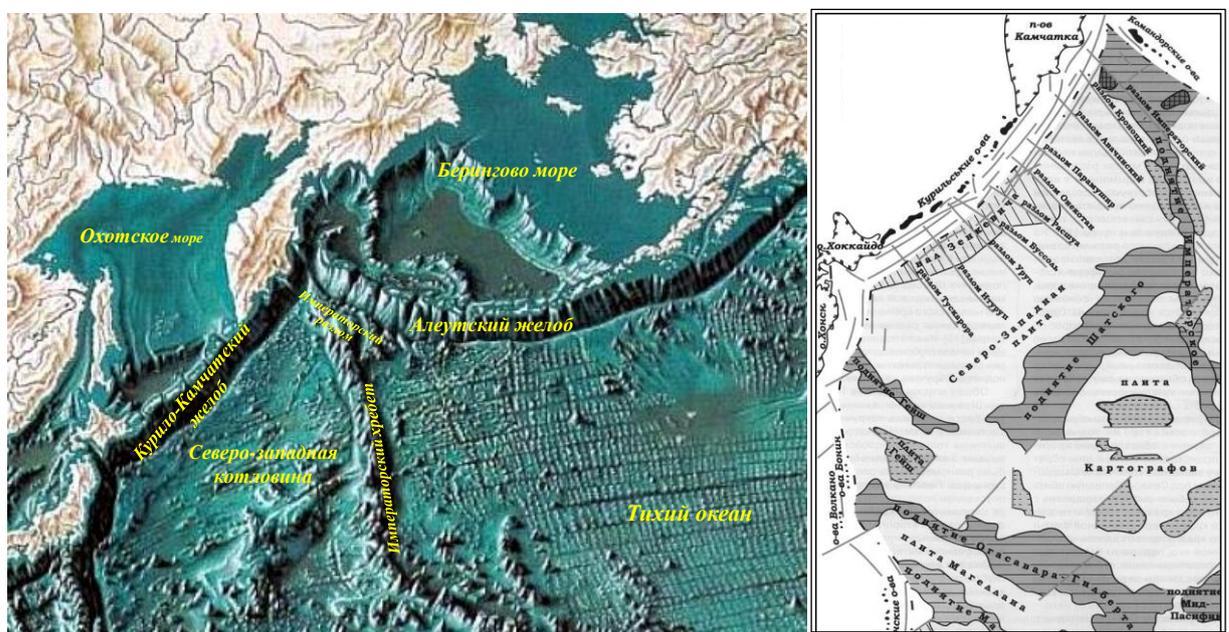


Рис. 2.8. Рельеф дна (слева, по: Строение дна..., 1984) и расположение основных морфоструктур (справа, по: Омельчук, 2009) северо-западной части Тихого океана

Циркуляция вод района зимних исследований, так же как и прикурильских районов, является составной частью северотихоокеанского Субарктического круговорота. Основными крупными элементами движения вод данного обширного региона являются западный Субарктический круговорот (ЗСК) и течения: Восточно-Камчатское (его продолжение Курильское), Субарктическое, Аляскинское, Куроисио (его продолжение Северо-Тихоокеанское), Ойясио, а также зона смешения вод различной структуры (см. рис. 2.6). За счет этого данный район характеризуется повышенной динамической активностью вод и наличием фронтальных зон.

Соответственно, для района зимних исследований характерно наличие вод, различающихся по происхождению и термохалинным характеристикам (субтропической и субарктической берингоморской и охотоморской структур), а также зоны, где происходит смешивание этих вод (воды смешения). Данная зона, в пределах которой происходит перемешивание холодных субарктических с пониженной соленостью и более теплых и соленых субтропических вод, известна как зона Субарктического фронта (САФ). При этом фронтальная зона, расположенная по широте в среднем между 40 и 45° с.ш., не является однородной: на севере и юге водные массы субарктической и субтропической структур имеют переходные зоны (Kitani, 1972). Учитывая всю сложность и постоянную изменчивость фронтальных зон, довольно сложно составить одну схему, учитывающую все их многообразие (Булатов, Самко, 2002).

Южная граница субарктических вод СЗТО в пик зимнего охлаждения совпадает с положением изотерм 3,5–4,0 °С, являющихся верхним пределом температуры, наблюдавшейся в теплых промежуточных водах субарктической структуры; а северная граница субтропических вод — с положением изотерм 8,0–9,0 °С, показывающим место выхода главного термоклина вод субтропиков на поверхность (Булгаков и др., 1972; Favorite et al., 1976; The Okhotsk Sea..., 1995).

Зона смешения имеет наименьшую ширину на участке между японскими островами и 150° в.д. Это самый динамичный участок Субарктического фронта (и по величине скоростей, и по контрасту характеристик взаимодействующих вод), где субтропические воды течения Куроисио и субарктические воды Ойясио сходятся наиболее близко. На данном участке, известном как фронт Ойясио (Kitani, 1972; Истоки Ойясио, 1997; Ohshima et al., 2005), отмечается наиболее южное проникновение субарктических вод, а также наиболее сложная и быстро меняющаяся пространственная и вертикальная структура вод. Межгодовые вариации положений границ вод субарктической и субтропической структур на этом участке (№ 1, называемый Ойясио-запад, рис. 2.9) составляют 60–120 миль.

На участке 150°00'–157°30' в.д. (№ 2, Ойясио-восток, рис. 2.9) северная и южная границы вод зоны смешения остаются почти параллельными и с продвижением

на восток постепенно сдвигаются на север. Межгодовые вариации положений каждой из них ограничены 40–70 милями; ширина зоны смешения, по-прежнему, остается узкой — 90–110 миль; пространственные градиенты температуры — высокими.

В пределах акватории восточнее 156–157° в.д. ширина зоны смешения постепенно увеличивается до 300 миль (на 162–165° в.д.) (участки № 3 и 4, зона смешения юг и север, рис. 2.9). В основном это происходит из-за смещения северной границы субтропических вод на юг, что связано с отделением от потока Куросио части вод, их поворотом на юг и вовлечением в антициклоническую субтропическую рециркуляцию (Фигуркин, Найденко, 2013).

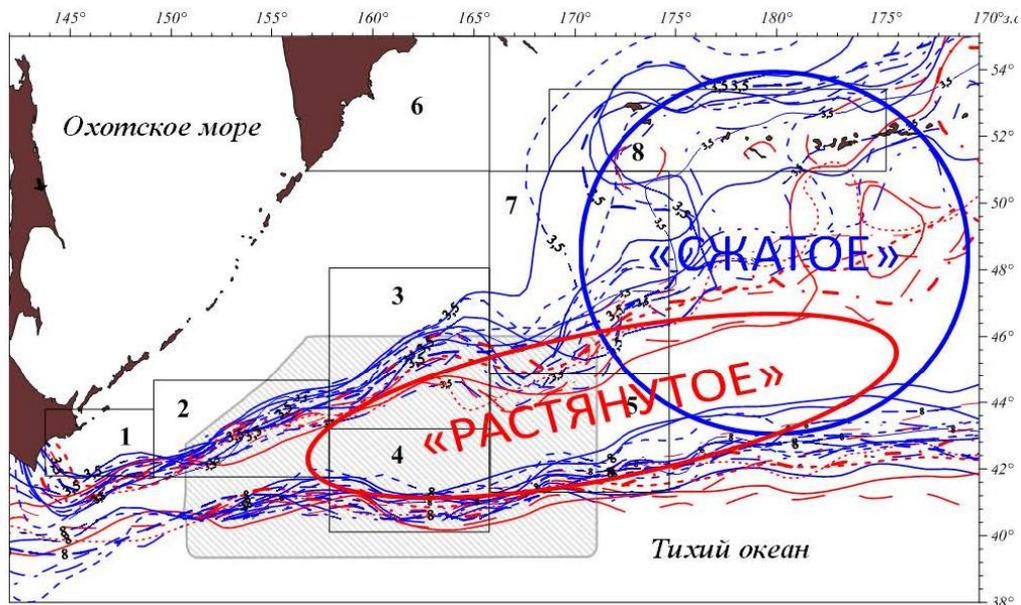


Рис. 2.9. Предельные положения южной границы субарктических вод (изотерма 3,5 °С) и северной границы субтропических вод (изотерма 8,0 °С) в феврале-марте 2000-х гг. Показаны границы участков осреднения данных ТПО и их номера (1–8); заштрихована акватория стандартных съемок, красные линии — расположение изотерм в годы при «растянутом» положении западного Субарктического циклонического макрокруговорота, синие линии — расположение изотерм в годы при «сжатом» положении западного Субарктического циклонического макрокруговорота (по: Фигуркин, Найденко, 2013; с дополнениями А.Л. Фигуркина за 2013–2020 гг.)

В районе от 163–164 до 167–169° в.д. ширина зоны смешения обычно заметно уменьшается (до 150–200 миль на участке № 5, зона смешения восток, рис. 2.9). При этом основной вклад в уменьшение ширины зоны смешения на данном участке вносит смещение южной границы субарктических вод на юг, но в некоторые годы сужения зоны смешения не происходит вследствие интенсивности распространения субарктических вод берингоморского и восточнокамчатского происхождения на участке № 7 (зона смешения север, рис. 2.9).

Восточнее 168–170° в.д. ширина межфронтальной зоны (участок № 5, зона смещения восток, рис. 2.9) резко увеличивается во все годы, соответственно, уменьшаются пространственные градиенты температуры. Возрастают межгодовые различия в положении северной границы субтропических вод, но еще более значительными становятся изменения южной границы субарктических вод и траектории Субарктического течения, формируемого вдоль данной границы. Важным моментом является и то, что на этом участке восточная граница субарктических вод совершает масштабные перемещения в направлении не только север-юг (до 350 миль), но и восток-запад: межгодовые различия в долготе положения изотермы 3,5 °С вдоль южного склона Алеутской гряды достигают 600–750 миль (от 170° в.д. до 170° з.д.) (Фигуркин, Найдено, 2013).

При западном положении (168–175° в.д.) изотермы 3,5 °С в широтном диапазоне 49–53° с.ш. (интенсивное Алеутское течение) восточная периферия фронтальной зоны южной границы субарктических вод ориентирована в меридиональном направлении. Соответственно, сильно сокращается площадь субарктических вод берингоморского происхождения, а также площадь всего западного Субарктического циклонического макрокруговорота (называемое «сжатое» состояние)⁶. При сильном зимнем выхолаживании изотерма 3,5 °С ориентирована существенно более зонально в направлении с юго-запада на северо-восток и восточная граница западного Субарктического макрокруговорота либо более размыта, либо сдвинута далеко на восток («растянутое» состояние). Отмечено (Фигуркин, Найдено, 2013), что при экстремально западном положении изотермы 3,5 °С вдоль Алеутских островов (интенсивное Алеутское течение) фронт Ойясио нередко сдвигается на юг и, наоборот, при экстремально восточном положении изотермы 3,5 °С (слабое Алеутское течение) фронт Ойясио занимает более северное положение. «Растянному» состоянию западного Субарктического макрокруговорота в поле температуры соответствует более зональная конфигурация южной границы субарктических вод, при «сжатом» состоянии круговорота граница субарктических вод на участке 168–175° в.д. ориентирована меридианально (рис. 2.9).

⁶ Терминология «сжатое» и «растянутое» состояние западного субарктического циклонического макрокруговорота цитируется по К.А. Рогачёву и Н.В. Шлык (2005).

Осредненная для исследуемых лет классификация термических условий в зоне смешения и в ее выделенных участках, а также оценка состояния западного Субарктического макрокруговорота выглядят следующим образом:

2009 г. — очень теплый в районах Ойясио и зоне смешения и теплый со стороны Восточно-Камчатского и Алеутского течений; интенсивность продвижения океанской ветви ВКТ — слабая; интенсивность продвижения Алеутского течения — чуть меньше среднего. Состояние ЗСК ближе к «сжатому», исключая слабую интенсивность Алеутского течения;

2010 г. — теплый в районах Ойясио и зоне смешения, но холодный со стороны Восточно-Камчатского и Алеутского течений. Интенсивность продвижения океанской ветви ВКТ — норма; Алеутское течение очень слабое. Состояние ЗСК — «растянутое»;

2011 г. — норма на западном участке Ойясио, теплый и очень теплый во всех остальных районах (по абсолютным значениям близок к рекордно теплым 1991 и 2009 гг.). Соответственно, слабые обе ветви ВКТ и очень сильное Алеутское течение. Состояние ЗСК — ярко выраженное «сжатое».

В целом в феврале-апреле в районе исследований распределение температуры по горизонтам характеризовалось её повышением в южном направлении. На поверхности температура увеличивалась с 2–4 °С на севере района до 9–11 °С на юге, а пространственное расположение изотерм зависело от интенсивности течений и распространения вод разной структуры. На рис. 2.10 приведено распределение температуры вод для 2009–2011 гг., определенных как «теплые», и более холодных 2012 и 2013 гг., а также 2018–2020 гг., по сравнению с которыми отличия в распределении ТПО в годы исследований были явными.

На 100-метровом горизонте диапазон изменения температуры практически не изменялся. На горизонте 200 м температура на севере исследуемой области составляла 3,0–3,5 °С, на юге — 7,0–8,0 °С. Солёность на горизонтах 0, 100, 200 м, как и температура, увеличивалась в южном направлении, а на 500-метровом горизонте, наоборот, уменьшалась. По распределению температуры и солёности про-

являлись фронтальные зоны, которые совпадали с границами вертикальных термохалинных структур.

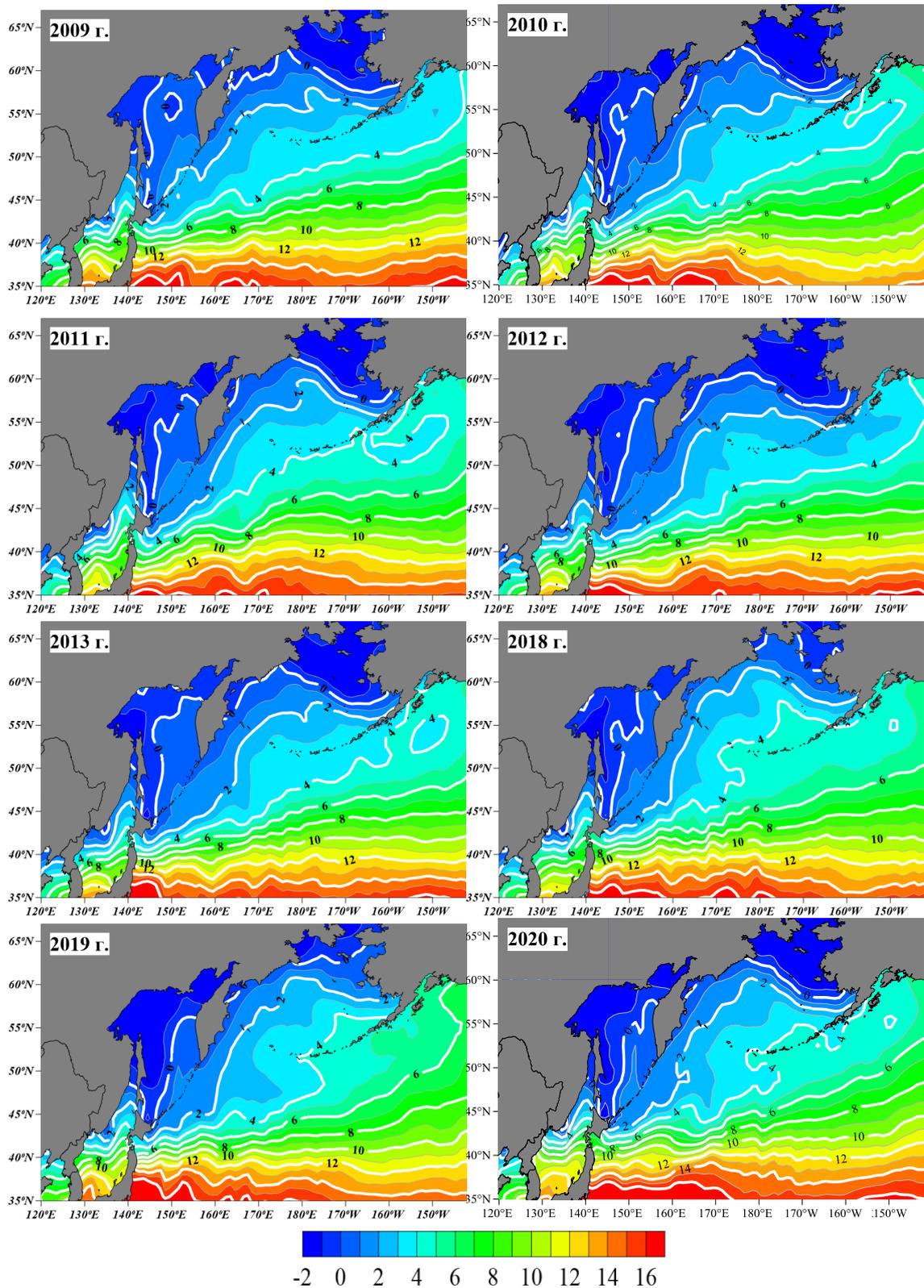


Рис. 2.10. Распределение температуры поверхности воды в Северной Пацифике в феврале-марте 2009–2013, 2018–2020 гг. (построено А.Л. Фигуркиным по данным средней за февраль-март температуры поверхности океана в одноградусных квадратах, <http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.oisst.v2.html>)

Таким образом, в районе зимних исследований за счет потоков вод берингоморской и охотоморской систем течений и суровых климатических условий, с одной стороны, и проникновения теплых субтропических вод, с другой стороны, формируются различные по термохалинным характеристикам участки акватории. Значительная часть исследуемой акватории, как правило, занята водными массами смешанной структуры. В зоне смешения толщина квазиоднородного поверхностного слоя (температура от 3,8–4,0 до 8,0 °С, соленость 33,2–33,8 ‰) может достигать 180–220 м, галоклин выражен гораздо слабее, чем в субарктических водах, или вовсе отсутствует, в промежуточной толще температура монотонно понижается, а соленость растет с глубиной.

От общего состояния западного Субарктического циклонического макрокруговорота, от положения фронтальной зоны на участке океанской ветви Восточно-Камчатского течения, которое изменяется год от года в зависимости от интенсивности продвижения Алеутского течения, и от ширины зоны смешения вод зависит пространственное распределение тихоокеанских лососей, в частности горбуши охотоморских стад. Вероятно, водные массы, формирующиеся в зимне-весенний период в пределах зоны Субарктического фронта (ограниченной с севера субарктическими водами охотоморского и берингоморского происхождения, а с юга трансформированными субтропическими водами), в зависимости от положения и конфигурации фронта с определенной вертикальной и термохалинной структурой и циркуляционным полем, являются ландшафтными зонами, благоприятными для зимнего обитания тихоокеанских лососей (Старцев, Рассадников, 1997; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; Фигуркин, Найденко, 2013). В целом положение и продвижение вод субтропической структуры на север обуславливают распространение в этом направлении видов НБ-СТ-Т-комплекса, а более интенсивное продвижение субарктических вод на юг определяет южные границы распределения субарктических и бореальных видов.

ГЛАВА 3. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ ТИХООКЕАНСКИХ ВОД КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И КАМЧАТКИ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

В пелагических сообществах между планктонными и нектонными организмами складываются многочисленные трофические связи, которые формируют систему трофических уровней, описываемую законами трофодинамики. Одним из них является закономерность перераспределения вещества и энергии по трофическим уровням в зависимости от состава и количественного соотношения элементов трофической сети.

Изучение структуры трофической сети и происходящих в ней изменений является важным аспектом исследований, необходимых для понимания особенностей функционирования сообществ, мониторинга состояния и рационального использования их ресурсов. Работ по изучению трофических отношений в нектонных сообществах северо-западной части Тихого океана опубликовано немного. Российские исследования по данной теме базируются главным образом на материалах, собранных в экспедициях ТИНРО во второй половине 1980-х и первой половине 1990-х гг. (Иванов О.А., 1998; Беляев, 2003; Найденко, 2003; Иванов А.Н., 2005; Чучукало, 2006).

В летний период 2004–2018 гг. в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки были собраны обширные гидробиологические, ихтиологические и трофологические материалы, которые позволили оценить состояние кормовой базы и ее использование массовыми видами нектона. Лишь некоторые результаты этих исследований были опубликованы (Шунтов, 2016а; Шунтов, Темных, 2008а; Шунтов и др., 2010а–в; Найденко, Кузнецова, 2011; Заволокин, 2014). Однако многие вопросы, касающиеся трофической структуры нектонных сообществ, ее динамики и современного состояния, особенно верхнего слоя эпипелагиали данного региона, изучены и освещены в литературе недостаточно полно.

Целью настоящей главы является изучение трофической структуры нектонных сообществ верхнего слоя эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских ост-

ровов и Камчатки, ее ретроспектива и современное состояние. Основные результаты главы опубликованы в работах С.В. Найденко и А.А. Хоружего (2014, 2017).

3.1. Состав и динамика обилия нектонных сообществ

Общее число видов рыб и рыбообразных, обитающих в пелагиали и формирующих нектонные сообщества данного биотопа в прикурильских водах Тихого океана, свыше 360 (Иванов, Суханов, 2013), а у восточной Камчатки — 127 (Федоров, Парин, 1998). В фауне головоногих моллюсков в различных источниках указывается от 40 до 50 видов (Несис, 1982; Иванов, Суханов, 2013; Шевцов и др., 2013). В верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских прикурильских и прикамчатских вод по данным экспедиций ТИНРО, проведенных в 2004–2018 гг., в траловых уловах учтено 112 видов нектона: из них 88 видов рыб и рыбообразных и 24 вида головоногих моллюсков (Хоружий, 2010; Хоружий и др., 2013; Хоружий, Найденко, 2014; Khoruzhiy, Naydenko, 2015; Ivanov, Khoruzhiy, 2019). Общая биомасса рыб и кальмаров, рассчитанная для акватории тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки, за период исследований в верхнем слое эпипелагиали изменялась от 1346 до 11229 тыс. т (рис. 3.1, Приложение 7).

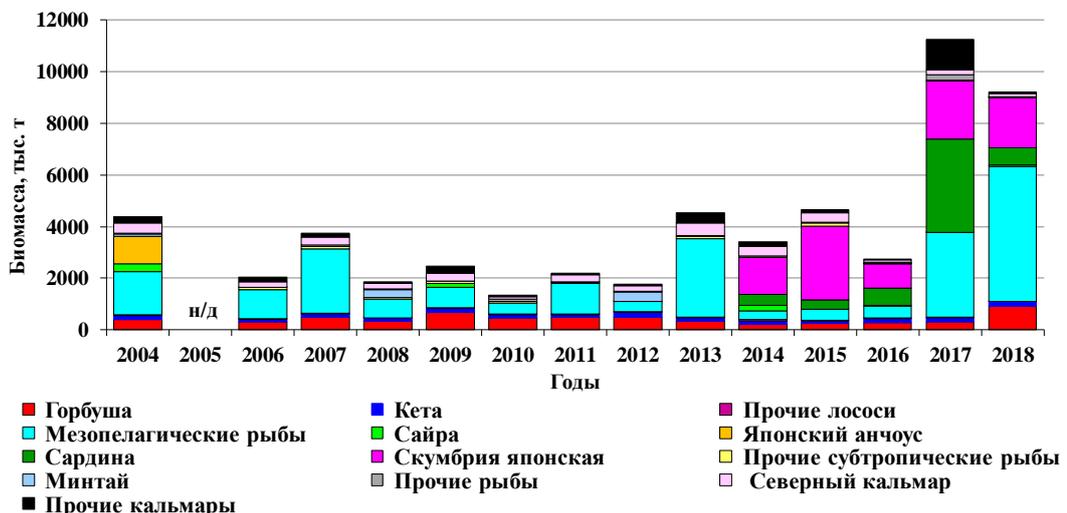


Рис. 3.1. Состав и биомасса (тыс. т) нектона в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. Здесь и далее *n/d* — нет данных, так как исследования в 2005 г. не проводились

Основу биомассы ихтиоценоза формировали южные виды рыб (совершающие активные нагульные миграции в прикурильские воды в летне-осенний период), тихоокеанские лососи (как мигрирующие через данный регион к местам нереста,

так и неполовозрелые рыбы) и мезопелагические рыбы (совершающие в верхние слои эпипелагиали суточные миграции). Для удобства изложения материала южные мигранты объединены в группу — низкобореально-субтропическо-тропические (НБ-СТ-Т) активно мигрирующие виды рыб.

Среди НБ-СТ-Т мигрирующих видов рыб в годы исследований по численности и биомассе доминировали сардина (*Sardinops melanostictus* сем. Clupeidae), два вида скумбрии — японская и пятнистая крупночешуйная (*Scomber japonicus* и *S. australasicus* сем. Scombridae), морской лещ (*Brama japonica* сем. Bramidae), сайра (*Cololabis saira* сем. Scomberesocidae) и японский анчоус (*Engraulis japonicus* сем. Engraulidae). Другие южные мигранты (ремнетел *Trachipterus ishikawai* сем. Trachipteridae, луна-рыба *Mola mola* сем. Molidae, восточный лоцман *Naucrates ductor* сем. Carangidae, японский гипероглиф *Hyperogliphe japonica* сем. Centrolophidae, тунец большеглазый *Thunnus obesus* сем. Scombridae, большая корифена *Coryphaena hippurus* сем. Coryphaenidae) встречались реже и имели невысокую долю в нектонном сообществе исследуемых районов.

Массовые НБ-СТ-Т-виды рыб определяли значительную межгодовую динамику биомассы нектона данного региона. Так, в 2004 г. в тихоокеанских водах Курильских островов биомасса южных мигрантов была оценена в 1,4 млн т, из которых более 1,0 млн т составил японский анчоус (рис. 3.1), распространенный главным образом в трансформированных субтропических водах 13-го района. В последующие годы значительных миграций этого вида в район исследований отмечено не было. В 2006–2013 гг. биомасса НБ-СТ-Т-рыб (в основном сайры и японского морского леща) не превышала 0,25 млн т.

Начиная с 2014 г. в видовой структуре ихтиоцены данного региона произошли существенные изменения. По совокупности интегральных характеристик (суммарная биомасса и численность, видовое богатство и разнообразие, выравненность видовой структуры), описывающих летнее состояние нектонных сообществ, период летних наблюдений достоверно разбивается на два временных отрезка с низким (2004–2013 гг.) и высоким (2014–2018 гг.) обилием сардины и скумбрии (Хоружий и др., 2015; Khoruzhiy, Naydenko, 2015; Ivanov, Khoruzhiy, 2019).

При этом наиболее значительная межгодовая динамика обилия nekтона наблюдалась в прикурильских южных (9 и 10-м) и глубоководных (8 и 13-м) районах (рис. 3.2). Среднеголетняя за 2004–2013 гг. биомасса рыб и кальмаров на единицу площади в верхнем слое эпипелагиали этих районов составила 3114 ± 452 кг/км², а в период с 2014 по 2018 г. увеличилась в 3,5 раза (10923 ± 4268 кг/км²). Данный показатель в 2004–2018 гг. был наиболее высоким (17000 кг/км²) в южно-курильских 9 и 10-м районах, в которых максимальная биомасса наблюдалась в 2017 и 2018 гг. (рис. 3.2, 3.3). В северные прикамчатские 5 и 6-й районы южные виды распределяются в незначительном количестве, и биомасса nekтона здесь изменяется в основном за счет обилия мезопелагических видов и лососей. В этих районах биомасса рыб и кальмаров в 2003–2013 гг. составила в среднем $1135,6 \pm 273,2$ кг/км², а в 2014–2018 гг. снизилась до $704,2 \pm 163,0$ кг/км².

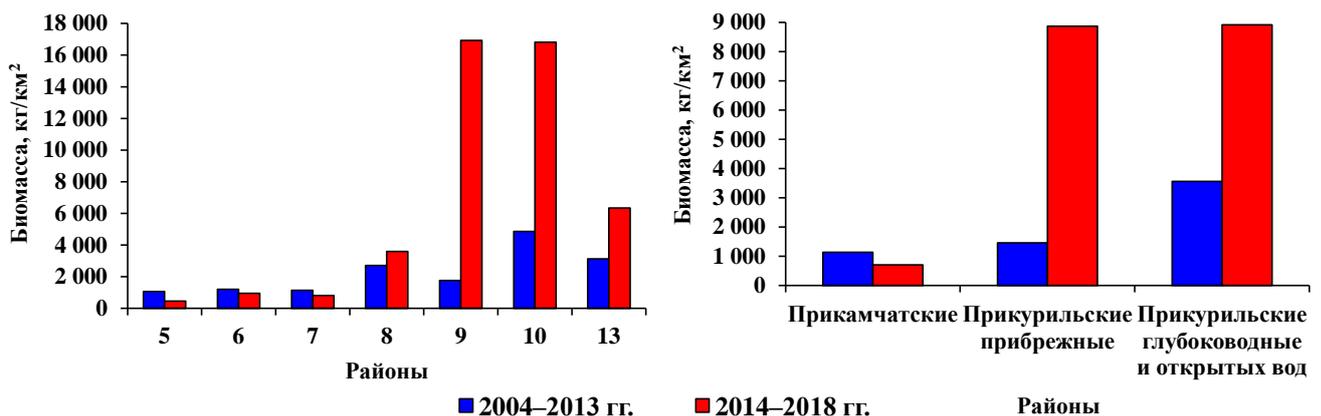


Рис. 3.2. Межгодовая динамика биомассы (кг/км²) nekтона в верхней эпипелагиали разных районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2013 и 2014–2018 гг. Наименование и расположение районов приведено на рис. 1.1

Следует отметить, что в летне-осенний период в 1970–1980-е гг. в nekтонном сообществе прикурильских вод СЗТО и водах Субарктического фронта сардина и японская скумбрия доминировали. Но на рубеже 1980–1990-х гг. в климатико-океанологическом режиме и биоте рассматриваемого региона произошли существенные перестройки, отразившиеся на снижении численности многих массовых видов nekтона, в том числе сардины, скумбрии, анчоуса, сайры (Шунтов, 1986; Новиков, Свирский, 1987; Новиков, 1989; Иванов П.П., 1989; Шунтов и др., 1994а, 1997; Василенко и др., 1997; Иванов А.Н., 2005; Беляев, 2003).

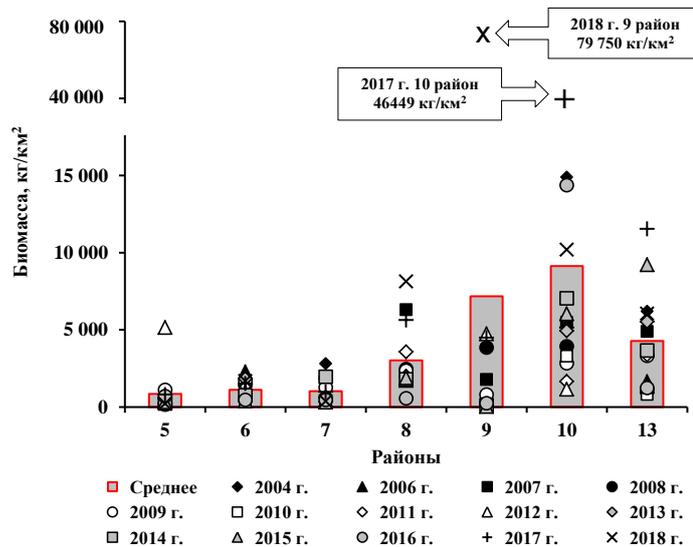


Рис. 3.3. Межгодовая динамика биомассы ($\text{кг}/\text{км}^2$) nekтона в верхней эпипелагиали разных районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

У сардины сокращение запасов и, как следствие, нагульной части ареала началось после появления в конце 1980-х гг. низкоурожайных поколений (Беляев и др., 1991; Wada, Jacobson, 1998; Zhigalin, Belayev, 1999; Кляшторин, Любушин, 2005). В связи с этим миграции этого вида в тихоокеанские воды Курильских островов сократились, и в 1990-е гг. биомасса сардины в прикурильских водах снизилась (Шунтов и др., 1993в, 1994а; Иванов, 1998; Шунтов, 2016а). Запасы скумбрии также сократились и к 1991 г. составляли всего 370 тыс. т (Василенко, 1990). В результате произошло снижение общей биомассы nekтона, и в конце 1990-х и начале 2000-х гг. в верхней эпипелагиали исследуемой акватории возросла доля кальмаров, тихоокеанских лососей и миктофид (Иванов, 1998; Иванов, Суханов, 2002; Шунтов, 2016а). Увеличение численности и расширение в северном направлении ареала нагула сардины и скумбрии вновь началось в 2011–2014 гг. Так, в 2011 г. наблюдалось появление сардины в Японском море, в частности у юго-западного побережья о. Сахалин (Великанов и др., 2012), а также с 2013 г. в прикурильских водах СЗТО (Ivanov, Khoruzhiy, 2019). Массовые подходы дальневосточной сардины и японской скумбрии на нагул в экономическую зону России, которые наблюдают в течение последних лет, свидетельствуют о повышении численности этих видов, но из-за недостаточной изученности функционирования морских экосистем трудно прогнозировать масштабы «новой сардиновой эпохи» (Ivanov, Khoruzhiy, 2019).

Началом нагульных миграций НБ-СТ-Т-видов являются прогрев поверхностного слоя океана, продвижение и распределение определенных водных масс. Сардина и скумбрия в район исследований начинают подходить в июне и распределены в это время главным образом в его самой южной части, а по мере прогрева вод они продвигаются севернее, и чем выше численность, тем шире ареал нагульных миграций. Осенью, когда начинается выхолаживание поверхностных вод океана, сардина и скумбрия мигрируют в южные широты (Кеня, 1982; Новиков, 1986; Василенко, 1990; Kuroda, 1991; Wada, Jacobson, 1998; Беляев, 2003; Иванов, 2005).

В 2014–2018 гг. массовые скопления сардины наблюдались в основном в транзитной зоне восточной ветви течения Курошио и в смешанных водах с температурой 10–16 °С, а японская скумбрия облавливалась преимущественно в прогретых субарктических водах в пределах фронта Ойясио при поверхностной температуре 12–18 °С. При этом в июне-июле основные концентрации сардины и японской скумбрии отмечались в южной части обследованной акватории: на юге 10-го и на юго-западе 13-го районов, а в августе-сентябре — на гораздо большей акватории, главным образом в глубоководных (10, 8 и 13-м) районах (рис. 3.4, 3.5). В июне-июле биомасса сардины в тихоокеанских водах Курильских островов изменялась от 374 до 3605 тыс. т, а японской скумбрии — от 959 до 2838 тыс. т (см. рис. 3.1). Соответственно, варьировала их доля в общей биомассе nekтона: у сардины от 7 до 32 %, а скумбрии — от 20 до 61 %. В августе биомасса сардины на единицу площади увеличивалась в среднем в 1,5 раза, а у скумбрии — 2,2 раза (рис. 3.6).

Пятнистая скумбрия, в отличие от японской, подходит в район исследований несколько позже — в конце июля и августе-сентябре, распределяясь главным образом в 7–8 и 13-м районах (рис. 3.6, 3.7). Наиболее крупные особи в основной массе встречаются в южных районах, а более мелкие — за пределами ИЭЗ РФ (в 13-м районе). Биомасса этого вида скумбрии ниже, чем японской. Максимальная относительная биомасса (2696 кг/км²) пятнистой скумбрии отмечалась в 2015 г. в 13-м районе.

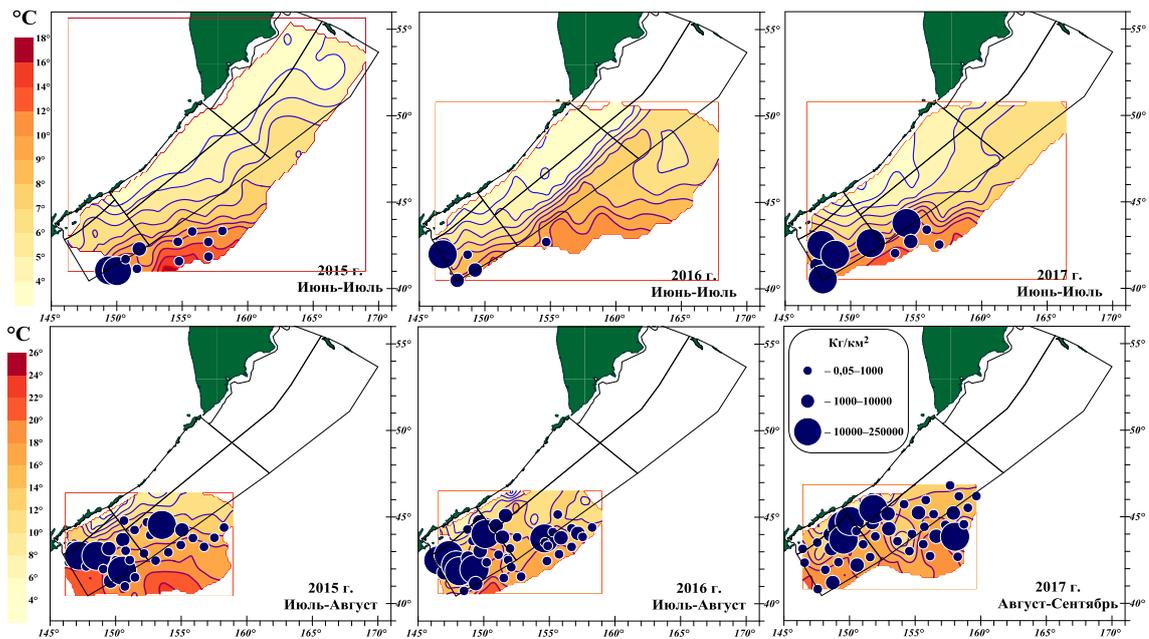


Рис. 3.4. Пространственное распределение сардины в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов в июне-июле и июле-сентябре 2015–2017 гг. *Изолинии* — температура воды на поверхности. Обозначены границы биостатистических районов

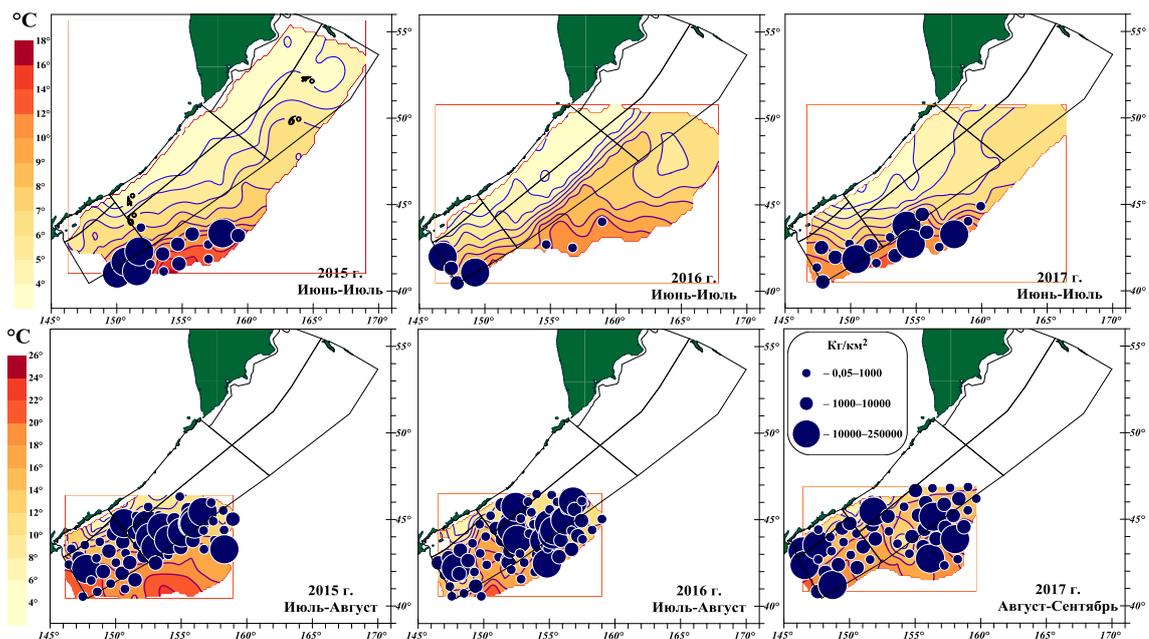


Рис. 3.5. Пространственное распределение японской скумбрии в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов в июне-июле и июле-сентябре 2015–2017 гг. Обозначения как на рис. 3.4

Таким образом, в 2014–2018 гг. общая биомасса южных мигрантов изменялась от 1639 до 5867 тыс. т ($\bar{X} = 3102$ тыс. т), а их доля в общей биомассе нектона — от 29 до 70 % ($\bar{X} = 55$ %). При этом два вида скумбрии и сардина в местах их нагула составляли основу биомассы не только активно мигрирующих НБ-СТ-Т-видов рыб, но и нектонного сообщества верхней эпипелагиали.

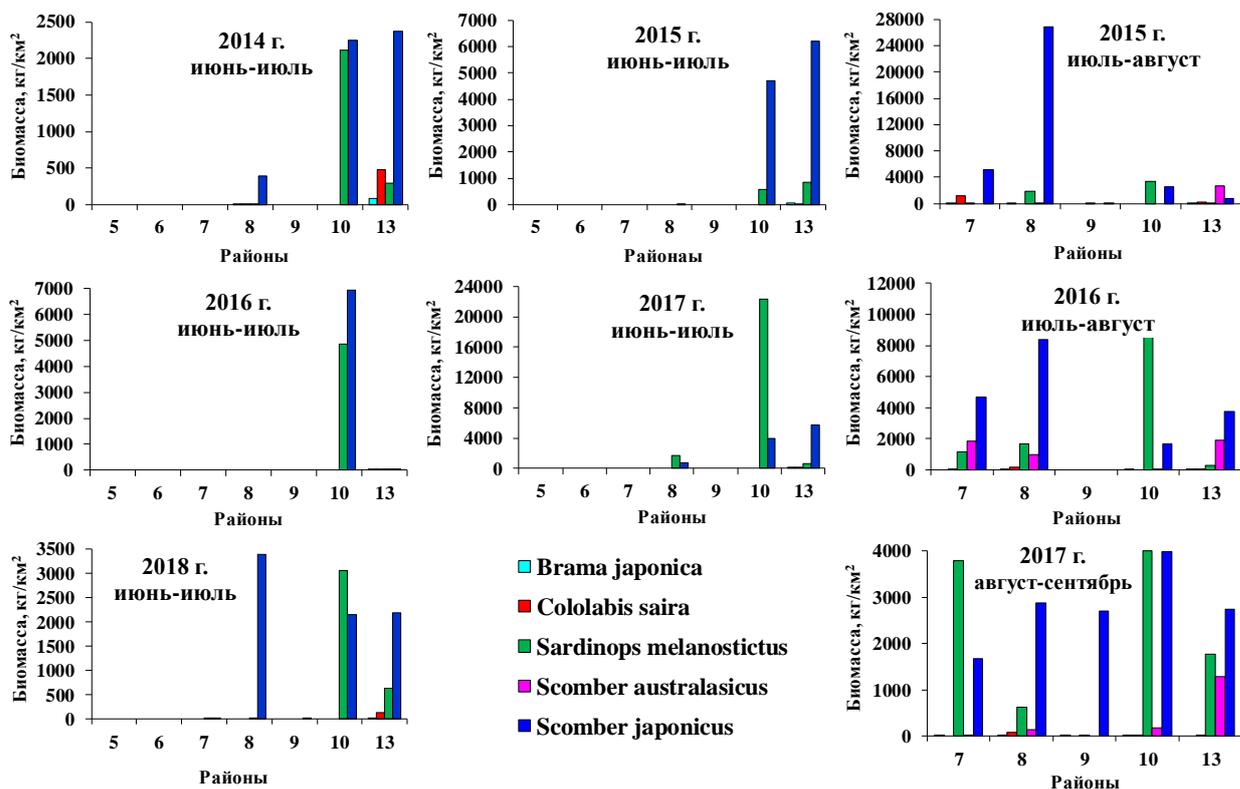


Рис. 3.6. Биомасса (кг/км²) НБ-СТ-Т-рыб-мигрантов в верхней эпипелагиали разных районов тихоокеанских вод Курильских островов летом 2014–2018 гг.

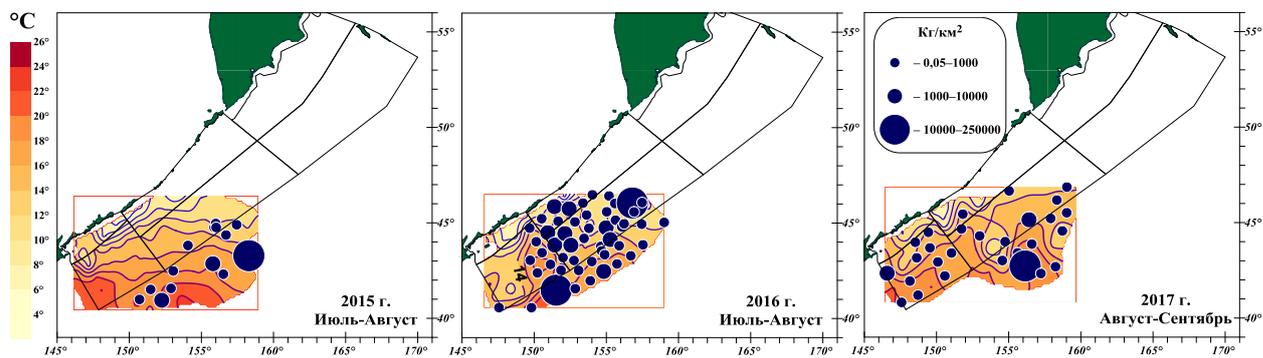


Рис. 3.7. Пространственное распределение пятнистой скумбрии в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов июле-сентябре 2015–2017 гг. Обозначения как на рис. 3.4

Довольно высокую биомассу и долю в нектонном сообществе рассматриваемых районов в летне-осенний период имеют тихоокеанские лососи (см. рис. 3.1). В первой половине лета (июнь, начало июля) через данный район проходят миграции половозрелых рыб к местам нереста, летом и осенью — неполовозрелых и созревающих преднерестовых рыб, а в течение осени через тихоокеанские прикурильские и прикамчатские воды мигрирует молодь лососей на зимовку в океан. Соответственно, в данном регионе одновременно встречаются не только разные виды лососей, но и их разные размерно-возрастные группы, популяции, группировки и стада.

В июне-июле 2004–2018 гг. биомасса лососей изменялась от 368 до 1118 тыс. т, составив в среднем 590 тыс. т. Самую высокую биомассу лососей отмечали в 2007, 2009, 2012 и 2018 гг. (рис. 3.8). Из этих лет выделяются 2009 и 2018 гг., когда в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки было учтено соответственно 680 и 913 тыс. т горбуши (Шунтов, Темных, 2007, 2009, 2018).

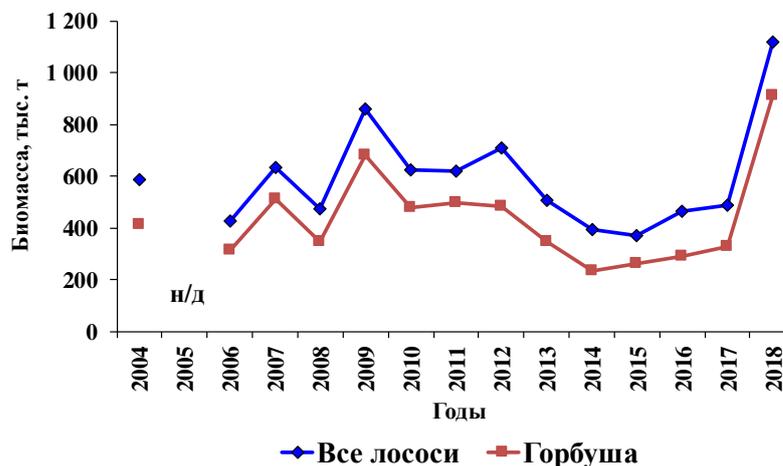


Рис. 3.8. Биомасса (тыс. т) тихоокеанских лососей, учтенная в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2014–2018 гг.

Следует отметить, что в тихоокеанских водах Курильских островов и восточной Камчатки биомасса лососей в 1979–1990 и 1991–1996 гг. оценивалась всего соответственно в 152 и 382 тыс. т (Шунтов, Темных, 2011а). Увеличение в последние десятилетия подходов лососей к российским берегам соотносится с общей динамикой численности лососей в Северной Пацифике. Начиная с 1980 г. как на американском, так и на азиатском побережье отмечается рост численности и вылова этих рыб (Irvine et al., 2009, 2012; данные НПАФК <https://npafc.org/statistics>). В период с 1991 по 2000 г. российский вылов лососей был выше, чем в предыдущие два десятилетия, почти в два раза (Шунтов, Темных, 2011а). В период с 2001 по 2010 г. среднемноголетний вылов составил 284 тыс. т, а с 2011 по 2018 г. — уже 437 тыс. т (Найденко, Темных, 2019).

Детальные исследования, проведенные в прикурильских и прикамчатских водах в 2004–2018 гг., показали, что доминирующими видами во время основных подходов лососей в июне-июле являются горбуша и кета. Среднемноголетняя доля горбуши в общей массе лососей составляет 73,8 %, а кеты — 22,1 %, при этом

основу биомассы кеты формируют половозрелые рыбы. Таким образом, в начале лета через данный регион проходят главным образом преднерестовые лососи, а доля неполовозрелых нагуливающих рыб в этот период невелика. Траектория движения разных видов и стад лососей к Курильским островам и их перераспределение в пределах данной акватории довольно сложные. Но в общих чертах для лососей характерны подходы широким фронтом из открытого океана с востока и юго-востока, при этом перемещение горбуши из зоны Субарктического фронта имеет северо-западное направление (Шунтов, Темных, 2011а). В качестве примера на рис. 3.9–3.10 показано распределение горбуши и половозрелой и неполовозрелой нагульной кеты в исследуемом регионе в июне — начале июля 2017 г.

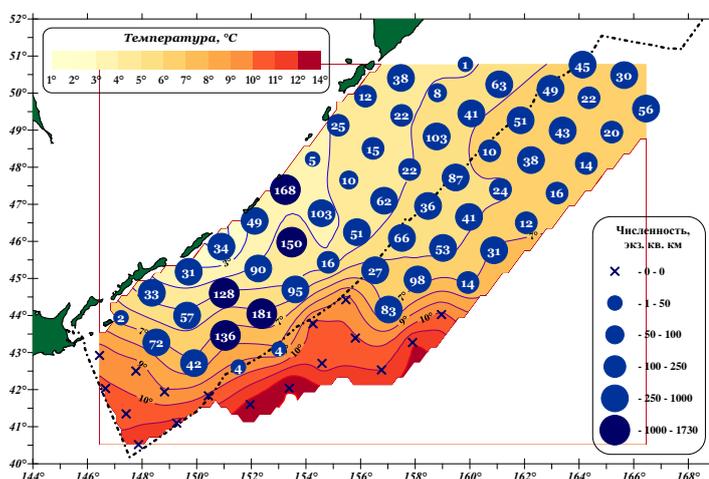


Рис. 3.9. Пространственное распределение горбуши в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2017 г.

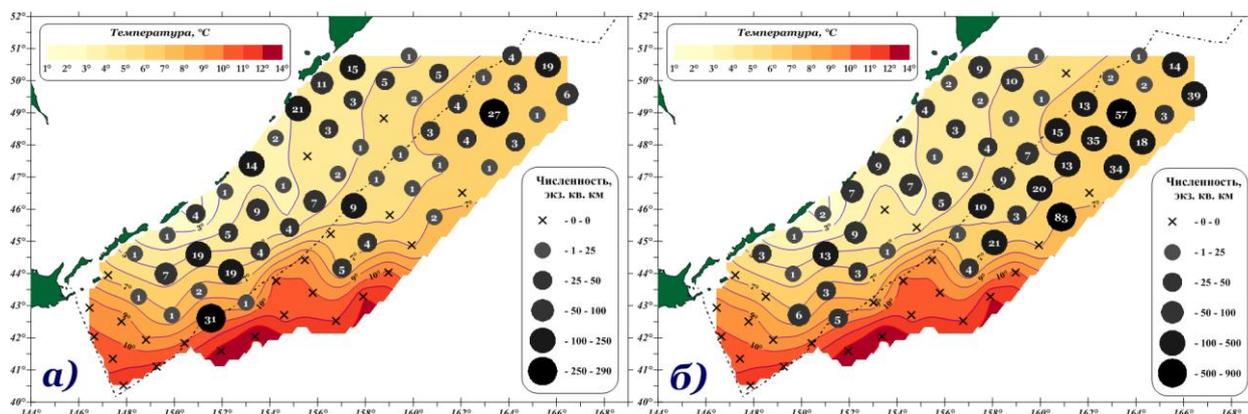


Рис. 3.10. Пространственное распределение кеты (половозрелой (а) и неполовозрелой нагульной (б)) в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2017 г.

При сравнении распределения лососей и массовых НБ-СТ-Т-рыб (см. рис. 3.4 и 3.5) отчетливо прослеживается их пространственная разобщенность. Кроме этого,

к моменту массового подхода сардины и скумбрии в прикурильские воды, основные миграции половозрелых лососей здесь уже, как правило, заканчиваются, а созревающие и неполовозрелые лососи перераспределяются по акватории, мигрируя далее в охотоморские и берингоморские районы (Шунтов, Темных, 2011а).

Важным элементом нектонных сообществ верхнего слоя эпипелагиали рассматриваемого региона является группа интерзональных бати- и мезопелагических видов рыб (преимущественно сем. *Myctophidae*, *Microstomatidae*, *Paralepididae*, *Notosudidae*)⁷, которые в темное время суток совершают вертикальные суточные миграции из нижних слоев (Willis et al., 1988; Beamish et al., 1999; Brodeur et al., 1999; Watanabe et al., 1999; Sassa et al., 2002). В исследуемом регионе бореально-субтропический комплекс тихоокеанских миктофид (Беккер, 1964, 1967) слагают наиболее массовые виды: японский нотоскопел (*Notoscopelus japonicus*), светлопёрый стенобрах (*Stenobranchius leucopsarus*), диаф-тета (*Diaphus theta*), символор калифорнийский (*Symbolophorus californiensis*) и лампаникт Джордана (*Lampanyctus jordani*). Западная тарлетонбиния (*Tarletonbeania crenularis*) и цератоскопел Варминга (*Ceratoscopelus warmingii*) обычно менее обильны, а большой лампаникт (*Nannobranchium regale*) встречался только в питании нектона, в частности скумбрии.

Из семейства малоротковых (*Microstomatidae*) в районах исследований встречаются широкобореальные виды: серебрянка (*Leuroglossus schmidti*), охотский липоляг (*Lipolagus ochotensis*), а также редкий вид белая нансения (*Nansenia candida*). Из семейства веретенниковых (*Paralepididae*) самым многочисленным видом является низкобореальный большеротый лестидиопс (*Lestidiops ringens*), а северный (*Arctozenus risso*) и атлантический (*Magnisudis atlantica*) веретенники малочисленны и встречаются реже. Из семейства нотосудиевых (*Notosudidae*) в районе исследований отмечен низкобореальный вид короткоперый скопелозавр Харри (*Scopelosaurus harryi*). Некоторые виды мезопелагических рыб — коричневый ицихт (*Icichthys lockingtoni*, сем. *Centrolophidae*), кювьеров алет (*Tetragonurus*

⁷ Собственно батипелагических видов в верхней эпипелагиали данного региона мало, и биомасса их низкая, поэтому на рисунках и по тексту использовано обозначение — группа мезопелагических рыб.

cuvieri, сем. Tetragonuridae), нитехвостый угорь (*Nemichthys scolopaceus*, сем. Nemichthyidae) и зубастая бентальбелла (*Benthalbella dentata*, сем. Scopelarchidae) — довольно редки.

Наиболее значительные концентрации субтропическо-тропического японского нотоскопела, низкобореально-субтропического символофора калифорнийского и низкобореального лампаникта Джордани отмечены главным образом в 10-м южно-курильском и на юге 8 и 13-го районов, а бореальные виды — серебрянка и светлопёрый стенобрах — в открытых водах 7, 8 и 13-го районов. Бореальный вид диаф-тета на исследуемой акватории имеет широкое распространение⁸.

За счет мезопелагических рыб относительная биомасса nekтона в некоторые годы, в частности в 2007, 2013 и 2018, достигала значительных величин — 3376–7882 кг/км². Обилие этой группы рыб в верхнем слое эпипелагиали значительно варьирует в зависимости от интенсивности их вертикальных миграций к поверхности. В годы исследований биомасса мезопелагических рыб в верхнем слое эпипелагиали варьировала от 281 (2012 г.) до 5085 (2018 г.) тыс. т (см. рис. 3.1). Доля наиболее массовых мезопелагических рыб в общей биомассе nekтона изменялась от 9 до 65 % (рис. 3.11).

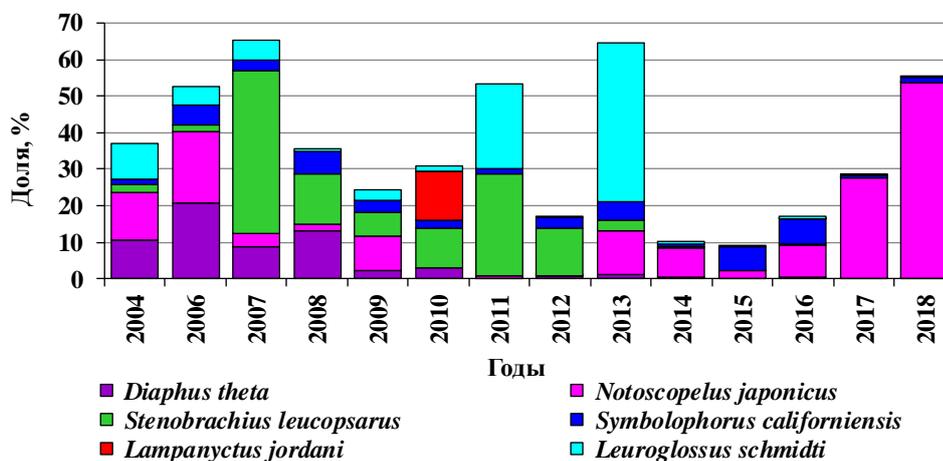


Рис. 3.11. Доля (%) массовых видов мезопелагических рыб в nekтоне верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2014–2018 гг.

Среднемноголетние биомасса и доля мезопелагических рыб составили 1510 тыс. т и 37 %. При этом наиболее высокую среднемноголетнюю долю в nekтоне в пределах всей обследованной акватории имели японский нотоскопел (11,5 %) и

⁸Зоогеографические характеристики видов приведены по О.А. Иванову и В.В. Суханову (2013). Мезопелагические НБ-СТ-Т-рыбы не совершают активных пространственных миграций, поэтому в группу НБ-СТ-Т не включены активно мигрирующие рыбы.

светлоперый стенобрах (8,9 %), а доли серебрянки, диаф-тета, симболофора и лампаникта Джордана были ниже — соответственно 6,7; 4,4; 3,4 и 1,0 %.

Кроме рыб, весомую долю в нектонном сообществе тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки имеют головоногие моллюски. Из этих беспозвоночных в верхнем слое эпипелагиали наибольшую встречаемость имеют представители отряда Teuthida следующих семейств: Gonatyidae (кальмары командорский *Beryteuthis magister*, северный *Boreoteuthis borealis*, камчатский *Gonatus kamtschaticus*, Мадоки *Gonatopsis madokai* и окутания бескрылая *Okutania anonycha*), Euploteuthidae (кальмар-светлячок *Watasenia scintillans*), Onychoteuthidae (кальмары курильский крючьеносный *Onychoteuthis borealijaponica* и гигантский крючьеносный *Moroteuthis robusta*), Ommastrephidae (тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus*) и Volitaenidae (кальмар япетелла прозрачная *Japetella diaphana*) (Атлас ..., 2003, 2005; Шевцов и др., 2013). В июне-июле 2004–2018 гг. биомасса кальмаров в верхней эпипелагиали исследуемой акватории изменялась от 132 до 1355 тыс. т (рис. 3.12), а их доля в нектоне — от 2 до 23 %.

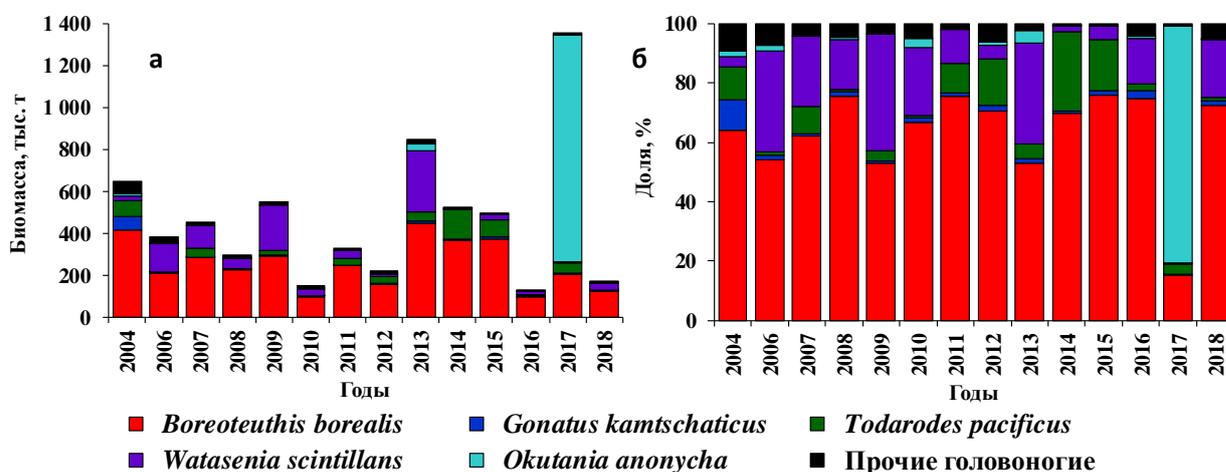


Рис. 3.12. Биомасса (а, тыс. т) и доля (б, %) массовых видов кальмаров в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2014–2018 гг.

Основу биомассы кальмаров формировали пять видов: северный, кальмар-светлячок, тихоокеанский, камчатский и окутания бескрылая. Одним из наиболее массовых видов кальмаров в СЗТО является северный кальмар, ареал которого охватывает акваторию севернее 37° с.ш. от о. Хонсю, вдоль Курильских, Командорских и Алеутских островов, п-овов Камчатка и Аляска (Несис, 1982; Okutani,

1995, 2005; Филиппова и др., 1997; Атлас..., 2003, 2005; Зуев и др., 2007; Шевцов и др., 2013). Этот вид, принадлежащий к эпипелагическо-океанической экологической группировке (Иванов, Суханов, 2002), совершает (и молодь, и взрослые особи) значительные вертикальные суточные миграции в пределах эпи- и мезопелагиали вплоть до абиссальных глубин (Зуев и др., 2007; Шевцов и др., 2013). Восточнее южных Курильских островов совместно находятся мелко- и крупно-размерная группировки северного кальмара (Nesis, Nezlin, 1993; Katugin et al., 2007), при этом первая группировка обитает в более холодных субарктических районах, а вторая предпочитает более южные океанические районы, в частности фронтальную зону (Зуев и др., 2007). В период исследований северный кальмар встречался в пределах всей обследованной акватории (рис. 3.13).

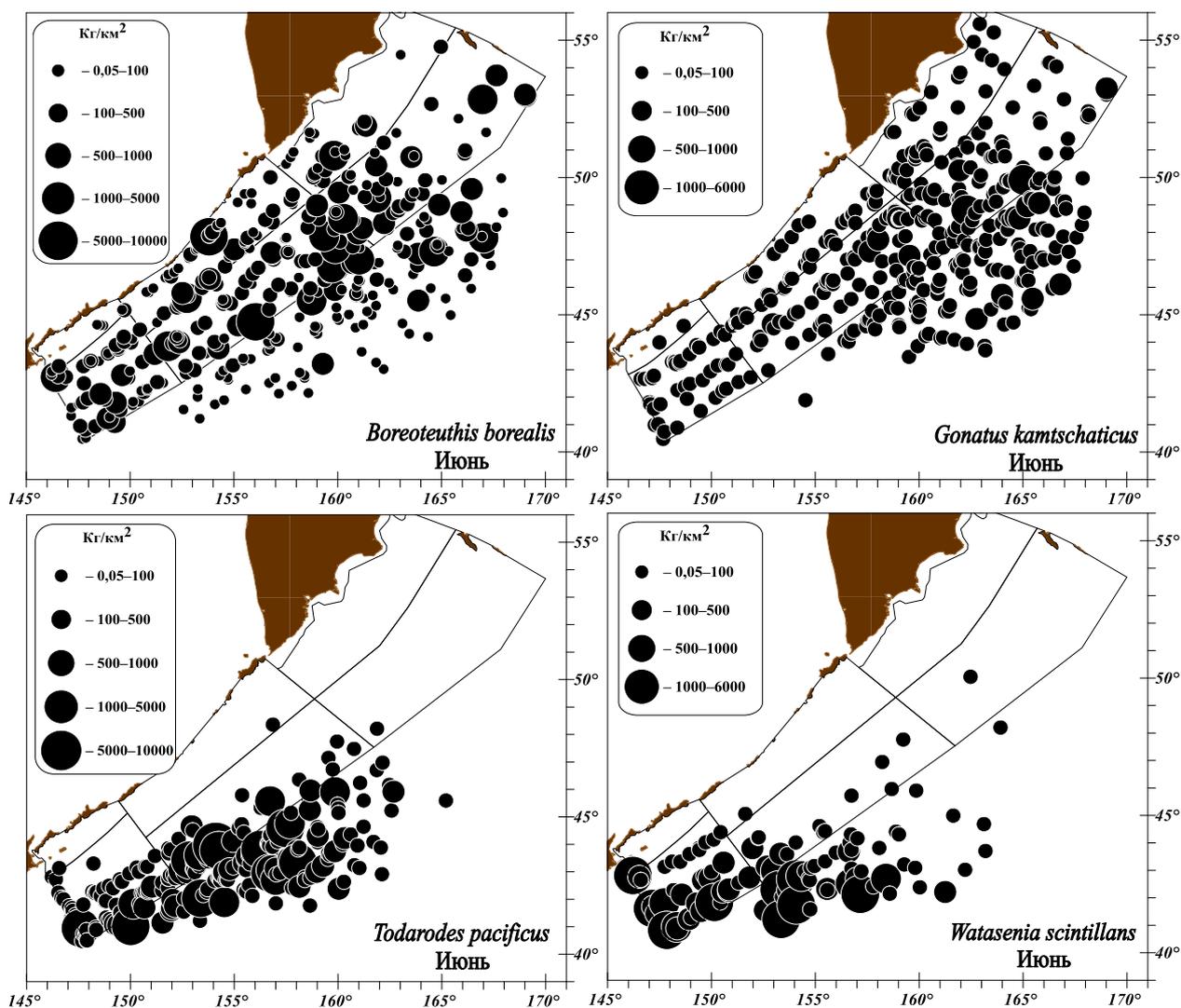


Рис. 3.13. Пространственное распределение наиболее массовых видов кальмаров в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2014–2018 гг. Нанесены границы биостатистических районов

Но судя по тому, что численность этого умеренно-бореального вида в теплых смешанных водах на юге 13-го района была невысокой, а основные концентрации отмечались в 6–8, 10-м и в северной части 13-го районов, то, по всей видимости, здесь концентрировалась в основном мелкоразмерная группировка (рис. 3.14). Биомасса северного кальмара, учтенная в верхнем слое эпипелагиали, в годы исследований варьировала от 99 до 450 тыс. т, составив в среднем 216 тыс. т (см. рис. 3.12).

Такое же широкое распространение в пределах исследуемой акватории имел камчатский кальмар, но его основные концентрации отмечались в северной части 8 и 13-го районов и в прикамчатских водах (см. рис. 3.13). Биомасса камчатского кальмара была значительно ниже, чем северного, и изменялась от 2,4 до 65,3 тыс. т ($\bar{X} = 16,7$ тыс. т).

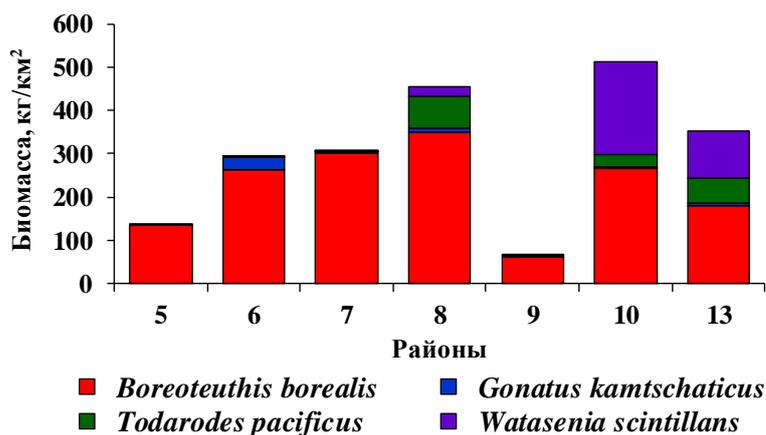


Рис. 3.14. Биомасса (кг/км²) массовых видов кальмаров в верхней эпипелагиали разных районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2014–2018 гг.

Высокую биомассу и долю среди кальмаров в некоторые годы имели кальмар-светлячок и тихоокеанский (см. рис. 3.12). Кальмар-светлячок, встречающийся в СЗТО до 50° с.ш. (Несис, 1982; Tsuchiya, 1993; Шевцов и др., 2004; Атлас..., 2005; Okutani, 2005), в период исследований присутствовал в уловах в водах разной структуры, но в июне-июле его максимальная плотность была отмечена в 10-м и южной части 8 и 13-го районов (см. рис. 3.14), т.е. в водах Субарктического фронта (по изотерме 8 °С) и в трансформированных теплых (более 10 °С) субтропических водах. Биомасса кальмара-светлячка, учтенная в верхнем слое эпипелагиали всей обследованной акватории, изменялась от 3,7 до 289,2 тыс. т ($\bar{X} = 70,7$ тыс. т).

Тихоокеанский кальмар также имеет широкое распространение, встречаясь в том числе вдоль японских и Курильских островов и восточной Камчатки (Шевцов, 1978; Несис, 1982; Атлас..., 2005; Okutani, 2005; Shevtsov et al., 2005). Распределение тихоокеанского кальмара на обследованной акватории, как и предыдущего вида, приурочено к смешанным водам субтропического происхождения, вдоль южной границы Субарктического фронта, поэтому его максимальная плотность отмечалась в основном в 10, 8 и 13-м районах (см. рис. 3.13).

В годы исследований биомасса этого вида в верхней эпипелагиали обследованной акватории изменялась от 1,0 до 140,7 тыс. т, при этом наибольшее обилие было отмечено в 2014 и 2015 гг. (см. рис. 3.12). Следует отметить, что в июне-июле 2015 г. на акватории всех районов было учтено 86 тыс. т тихоокеанского кальмара, а при проведении исследований в августе-сентябре на значительной меньшей акватории его биомасса составила 1279 тыс. т.

Еще одним видом, который в некоторые годы может иметь высокую численность и биомассу, является кальмар окутания бескрылая, обитающий в Тихом океане севернее 40° с.ш. (Шевцов и др., 2004; Атлас..., 2005; Katugin et al., 2005). На обследованной акватории этот кальмар встречался в основном в субарктических водах 8 и 13-го районов. Самую высокую его биомассу (1080 тыс. т) за период исследований отмечали в 2017 г.

Таким образом, летом в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки биомасса рыб и кальмаров может многократно увеличиваться в первую очередь за счет масштабного северного перераспределения активно мигрирующих НБ-СТ-Т-рыб, что отмечается в данном регионе с 2014 г. Присутствие в верхней эпипелагиали другой группы бати- и мезопелагических рыб, в зависимости от их собственной динамики численности, также может сильно различаться по годам. Межгодовые колебания обилия лососей и кальмаров по сравнению с НБ-СТ-Т-рыбами-мигрантами и бати- и мезопелагическим комплексом рыб были менее значительны (рис. 3.15).

В целом результаты исследований nekтона позволяют заключить, что в 2014–2018 гг. в составе, обилии и соотношении рыб и кальмаров верхнего слоя

эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки произошли заметные межгодовые изменения. В соответствии с этим выделены годы с высокой процентной долей в составе нектонного сообщества следующих групп:

- НБ-СТ-Т мигрирующих рыб и бати- и мезопелагических рыб — 2004 г.;
- бати- и мезопелагических рыб — 2006–2008, 2011 и 2013 гг.;
- тихоокеанских лососей — 2009–2010 и 2012 гг.;
- с доминированием НБ-СТ-Т мигрирующих рыб в 2014–2018 гг.

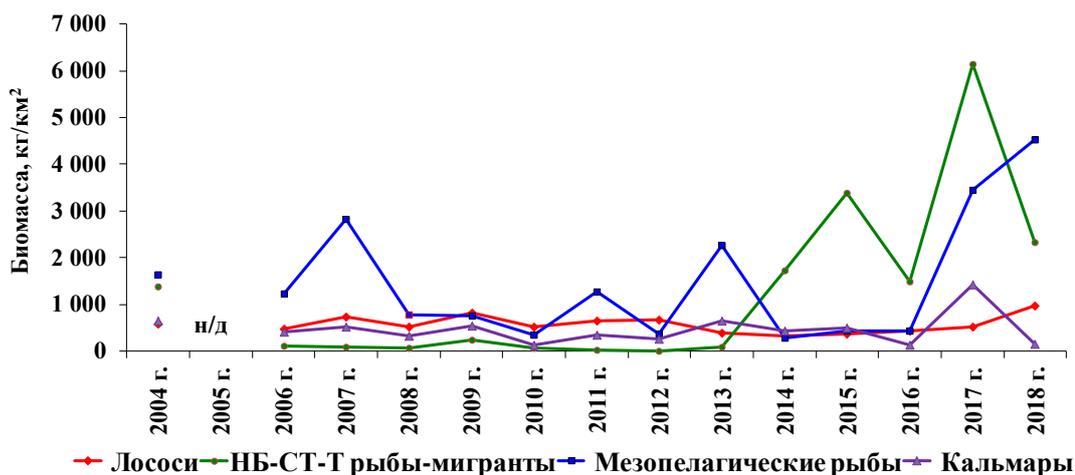


Рис. 3.15. Межгодовая динамика биомассы на единицу площади ($\text{кг}/\text{км}^2$) разных групп нектона в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2014–2018 гг.

Следует отметить, что в 2004 и 2018 гг. в нектоне рассматриваемого региона преобладали НБ-СТ-Т-мигранты и мезопелагические рыбы, но эти годы существенно различались по видовому составу: в 2004 г. доминировали японский анчоус, диаф-тета и японский нотоскопел, а в 2018 г. — японская скумбрия, сардина и японский нотоскопел. Поэтому 2018 г. отнесен к «сардино-скумбриевому» типу лет.

Массовые подходы НБ-СТ-Т активно мигрирующих рыб начинаются во второй половине июня и начале июля и главным образом в южную часть обследованной акватории, и только в июле-августе они распространяются севернее. В это время основная масса половозрелых лососей уже заканчивает миграции через прикурильские и прикамчатские открытые воды глубоководных районов. Таким образом, районы и время миграций и нагула этих массовых групп нектона перекрываются лишь частично.

3.2. Состав и динамика обилия кормовой базы нектона

Хорошо известно, что основными компонентами кормовой базы эпипелагических рыб и головоногих моллюсков являются фито- и зоопланктонные организмы, а также молодь и мелкоразмерные виды рыб и кальмаров, а для хищников более высокого порядка первостепенное значение имеют нектонные организмы (Беляев, 2003; Чучукало, 2006). При этом основу питания планктоноядных представителей нектона составляет, главным образом макрозоопланктон (сетной планктон, размером более 5 мм). Доступность, концентрация и обилие зоопланктонных кормовых объектов, являются важнейшими характеристиками их кормовой базы.

В ряде обобщающих публикаций (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Волков, 2008а; Шунтов и др., 2007; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а) уже отмечалось, что в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки запасы кормового планктона довольно значительны. На огромном количестве материала показано, что видовой и количественный состав планктона изменяется с глубиной, от высоких широт к низким, от побережья в сторону открытого моря (или океана), а также характеризуется существенной межгодовой, сезонной и суточной изменчивостью (Виноградов, 1968; Беклемишев, 1969; Семина, 1974; Беклемишев и др., 1977; Волков, 1996б; Бархатов, 1997; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Радченко и др., 2010). Сезонные и межгодовые изменения общей биомассы планктона связаны с обилием массовых видов и динамикой гидрологического режима вод, а суточные — с вертикальными миграциями планктёров. Различия в продуктивности прибрежных и океанических, прикамчатских и прикурильских тихоокеанских районов обусловлены разной динамикой вод, наличием фронтальных разделов и выраженности апвеллингов (Шунтов, 2001).

Состав и биомасса фитопланктона. Информация по фитопланктону тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки, собранная как в академических рейсах (в том числе в 1950-х гг. на НИС «Витязь», в 1990-х гг. на НИС «Академик А.А. Несмеянов» и др.), так и на судах рыбохозяйственной науки, содержится в целом ряде работ (Гайл, 1934; Пономарева, 1956; Смирнова и др., 1956; Киселев,

1959; Чучукало, Волков, 1986; Семина, Микаэлян, 1993; Лапшина, 1996; Конова-лова, 1998; Шунтов и др., 1998; и др.). Полученные данные о количественном со-ставе и пространственном распределении фитопланктона, его сезонной и межго-довой динамике подробно описаны в обобщающих работах В.П. Шунтова (2001) и Е.П. Дулеповой (2002). Сведения о концентрациях сетного фитопланктона, соб-ранные в эпипелагиали исследованных районов в 2000–2018 гг., содержатся в бо-лее поздних публикациях (Шунтов, 2009; Радченко и др. 2010; Лепская и др., 2011; Кузнецова, Шебанова, 2016, 2017а; и др.)

В настоящем подразделе ряды наблюдений по данным комплексных съе-мок, проведенных ТИПРО в 2004–2018 гг., приводятся только по сетному фито-планктону размером от 0,2 мм, т.е. для крупной фракции фитопланктона, которая входит в мелкую фракцию сетного планктона.

В тихоокеанских курило-камчатских районах основу фитопланктона со-ставляют диатомовые (или бациллариофициевые) и динофитовые (динофлагел-ляты, или перидиней) микроводоросли (Семина, Микаэлян, 1993; Лапшина, 1996; Шунтов, 2001; Радченко и др., 2010; Лепская и др., 2011; Кузнецова, Шебанова, 2017а). В июне-июле 2004–2018 гг. в составе сетного фитопланктона обнаружено 6 родов диатомовых (*Coscinodiscus*, *Thalassiotrix*, *Thalassiosira*, *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, *Nitzschia*) и один род динофитовых (*Ceratium*) микроводорослей. Диатомовые и динофитовые микроводоросли являются важными продуцентами органического вещества, формирующими первый трофический уровень.

Количественное распределение сетного фитопланктона в пределах рассмат-риваемой акватории было неоднородным и изменялось от единицы до нескольких тысяч миллиграммов на кубический метр (Приложение 8). Развитие, обилие и пространственная неоднородность распределения фитопланктона обусловлены освещенностью и температурой, динамичностью и циркуляцией вод, устойчи-востью стратификации водных масс, наличием апвеллингов и разной степенью ин-тенсивности поступления в верхние слои вод, обогащённых биогенными элемен-тами, а также большой межгодовой и сезонной динамикой интенсивности и пе-риода вегетации, т.е. динамика количественного распределения фитопланктона

определяется совокупностью целого ряда факторов (Семина, 1974, Раймонт, 1983; Гершанович и др., 1990; Семина, Микаэлян, 1993; Шунтов, 2001). Основные концентрации фитопланктона находятся в 50-метровом слое. В 2004–2018 гг. биомасса сетного фитопланктона в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали изменялась от 177 до 952 мг/м³, а в слое 0–200 м — от 24 до 305 мг/м³ (Приложение 8). Среднегодовалый показатель обилия сетного фитопланктона, рассчитанный для всей обследованной акватории (5–13-й районы) с учетом площади каждого биостатистического района, составил 296 и 92 мг/м³ в слоях эпипелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м.

В распределении фитопланктона наблюдается вертикальная и значительная горизонтальная неравномерность, обусловленная комплексом факторов, в том числе циркуляцией и интенсивностью перемешивания вод, и подъемом биогенных элементов. Наиболее высокие среднегодовые показатели обилия сетного фитопланктона получены для южнокурильских 9 и 10-го районов — соответственно 952 и 826 мг/м³, хотя в отдельные годы высокие биомассы сетного фитопланктона отмечались и в районах средних и северных Курильских островов, а также в камчатских водах (Приложение 8).

Сравнивая прибрежные и открытые океанические воды по среднегодовым показателям, следует отметить, что по мере удаления в океан концентрации фитопланктона снижаются. В прикурильских районах, и с охотоморской (13 и 14-й районы) и с тихоокеанской (без глубоководного района) сторон, концентрации фитопланктона более высокие. Так, по данным разных авторов (Маркина, Чернявский, 1984; Лапшина, 1996; Шунтов и др., 1998; Шунтов, 2001) в 1980–1990-е гг. обилие сетного фитопланктона в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали в охотоморских прикурильских водах в разные годы варьировало от 680 до 2482 мг/м³, а в тихоокеанских прикурильских районах — от 819 до 4041 мг/м³. В 2004–2018 гг. биомасса сетного фитопланктона в июне-июле в толще воды 0–50 м в тихоокеанских прикурильских районах (взяты 7–10-й для корректного сравнения с вышеуказанными данными) изменялась от 64 до 1029 мг/м³, составив в среднем 446 мг/м³.

Таким образом, несмотря на сложный характер распределения и межгодовую динамику фитопланктона, полученные величины его обилия свидетельствуют о высоком уровне первичного продуцирования летом в тихоокеанских (прибрежных и открытых) водах Курильских островов и Камчатки. Общий запас фитопланктона в 2004–2018 гг. в верхнем слое эпипелагиали рассматриваемого региона изменялся от 2 922 до 29 380 тыс. т, а в слое 0–200 м — от 3 515 до 31 151 тыс. т (табл. 3.1).

Таблица 3.1

Запас (тыс. т) сетного фитопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки в июне-июле 2004–2018 гг.

Год	Обследованная площадь, тыс. км ²	0–50 м	0–200 м
2004	1 013,6	16 732,9	19 200,5
2006	917,1	13 970,9	14 705,4
2007	883,0	29 150,7	31 150,7
2008	920,5	12 551,3	29 695,7
2009	1 042,8	25 365,1	24 216,8
2010	1 226,2	10 066,1	11 059,0
2011	945,7	12 719,9	16 268,3
2012	1 077,4	2 559,3	3 515,0
2013	1 332,0	6 299,8	8 977,7
2014	1 228,9	2 922,5	7 029,5
2015	985,9	29 380,4	26 217,1
2016	1 097,3	19 468,8	25 927,4
2017	955,0	13 783,4	20 465,7
2018	1 152,1	5 863,7	12 373,2

Состав и биомасса зоопланктона. По составу зоопланктона тихоокеанские воды Курильских островов и восточной Камчатки находятся в пределах Аркто-Бореальной области (Беклемишев и др., 1977). Но в летнее время в связи с усилением притока теплых вод, поступающих с северо-восточной ветвью Куроисио, встречаемость южных планктёров — элементов биогеографического фаунистического комплекса тропической области, главным образом в южнокурильских водах (9 и 10-й биостатистические районы) увеличивается (Зенкевич, 1963; Богоров, 1974). Осенью с похолоданием и интенсификаций северных течений, происходит распространение в южную часть акватории курило-камчатского региона планктёров бореального комплекса. В зонах смешения планктёров разных фаунистических комплексов, южные виды преимущественно находятся в теплых поверхностных слоях, а северные — глубже, но те и другие могут встречаться совместно

(Бродский и др., 1983; Шунтов, 2001). Но даже в южной части исследуемой акватории, несмотря на наличие субтропических и тропических элементов, определяющих летний состав зоопланктона, в нем по биомассе доминируют представители бореального комплекса (Кузнецова, Шебанова, 2017а).

Кроме широтных изменений от Камчатки до южных Курильских островов, в составе планктона наблюдаются также изменения по мере удаленности от побережий в сторону открытых океанических вод. В северной части Тихого океана границы планктонных сообществ: неритических (или прибрежных), надшельфовых и океанических (или открытых вод), определены М.Е. Виноградовым (1956) по различным группировкам (каляниды, гиперииды и др.). При этом надшельфовые сообщества, приуроченные к водам срединной части шельфа, в ранге самостоятельной группировки стали выделяться сравнительно недавно (Волков, 1996б, 2008в; Шунтов и др., 1993в; Шунтов, 2001). Как отмечает В.П. Шунтов (2001), в связи с неодинаковой экологической пластичностью разных видов границы распространения прибрежных планктеров в открытых водах и, наоборот, океанических в зонах шельфа и свала глубин не совпадают, и происходит наложение областей их распространения. Тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки характеризуются довольно узким островным шельфом, соответственно на структуру неритических и надшельфовых планктонных сообществ значительное влияние оказывают открытые океанические воды. Это в свою очередь обуславливает преобладание в сообществах крупных океанических видов зоопланктона. В 2004–2018 гг. во всех районах в планктоне по биомассе доминировали океанические виды: копеподы *Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus*, *Eucalanus bungii* и *Metridia pacifica*, щетинкочелюстные *Sagitta elegans*, эвфаузииды *Thysanoessa longipes* и *Euphausia pacifica* и амфиподы *Themisto pacifica*.

Состав и распределение морского планктона не только определяются географическим положением, но и зависят от динамики водных масс в районах его распространения. Многокомпонентность циркуляционной схемы течений исследуемого региона (см. гл. 2), наличие апвеллингов, фронтальных зон, круговых потоков, водных вихрей, «языкообразных» карманов теплых и холодных вод спо-

способствуют неравномерному распределению, а местами и механическому накоплению планктона.

Значительная протяженность обследованной акватории от восточной Камчатки до южных Курильских островов и от берега в открытые океанические воды, а также высокая динамичность вод и пестрота океанологических условий определяют разнообразный состав планктонных сообществ, пространственную и временную (межгодовую и сезонную) их изменчивость.

Межгодовые вариации летней биомассы зоопланктона в 2004–2018 гг. в разных районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки были существенными — от 218 до 4292 мг/м³ в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали и от 98 до 2229 мг/м³ в слое 0–200 м (рис. 3.16, Приложение 9). Наиболее выраженная межгодовая динамика биомассы зоопланктона в обоих слоях эпипелагиали выявлена в прикамчатских 5–6-м и прикурильских 7–8-м районах, в которых разница между минимальными и максимальными значениями обилия планктона составляла 4–5 раз. В открытых океанических водах 13 и 10-го южнокурильского районов межгодовые колебания биомассы планктона были выражены слабее, составив в 50-метровом слое 2,5 раза. Повышенное обилие зоопланктона в обоих слоях эпипелагиали в исследуемый период лет чаще всего отмечалось в четные (особенно 2008, 2012 и 2016) годы (рис. 3.17).

Среднемноголетняя биомасса по районам изменялась от 1139 до 2053 мг/м³ в слое 0–50 м и от 579 до 964 мг/м³ в слое 0–200 м (табл. 3.2). Наиболее высоким этот показатель был в 5-м прикамчатском и 7–10-х прикурильских районах. При этом зоны высоких биомасс планктона обычно не только находятся вдоль Курильских островов и Камчатки (в узкой полосе — 120–150 миль), но и простираются гораздо шире, а понижение концентраций зоопланктона даже у границы российской экономической зоны несущественно. Различия по концентрациям планктона с севера на юг, т.е. от прикамчатских до южнокурильских районов, касаются главным образом открытых океанических вод Камчатки (6-й район), где биомасса зоопланктона, как в отдельные годы, так и среднемноголетняя, была сравнительно ниже, чем в 7–10-м прикурильских районах (см. табл. 3.2, рис. 3,16).

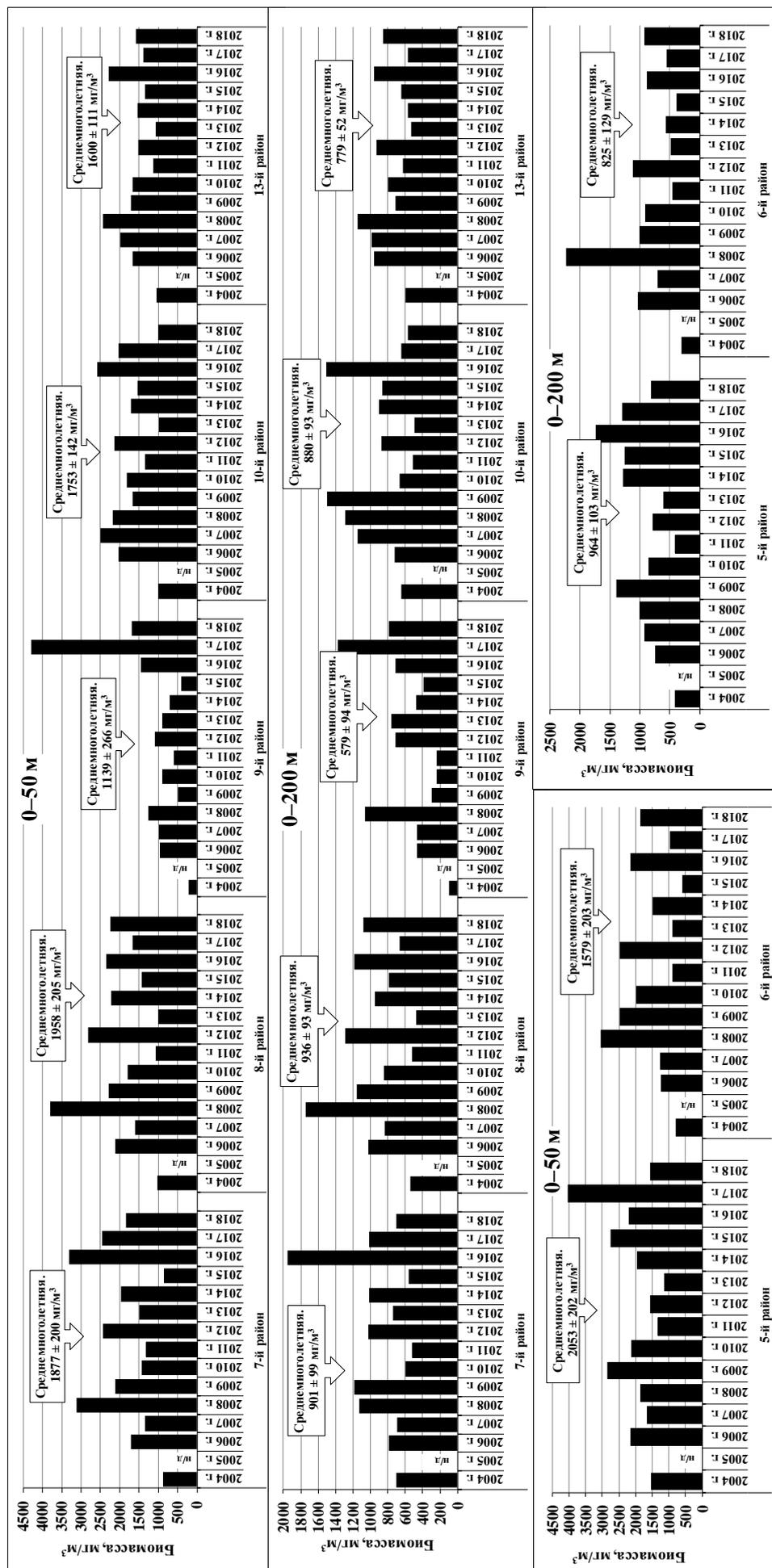


Рис. 3.16. Биомасса ($\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в разных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки летом 2004–2018 гг. (БД «Сетной зоопланктон» (№ ГР 2016620026) и локальная БД «Зоопланктон»⁹, с дополнениями за 2014–2018 гг.). Здесь и далее: названия биостатистических районов приведены на рис. 1.1

⁹ Здесь и далее в таблицах и на рисунках база данных «Сетной зоопланктон» (№ ГР 2016620026) и локальная база данных «Зоопланктон» с дополнениями за 2014–2018 гг. и локальная база данных «Зоопланктон» лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб ТИНРО.

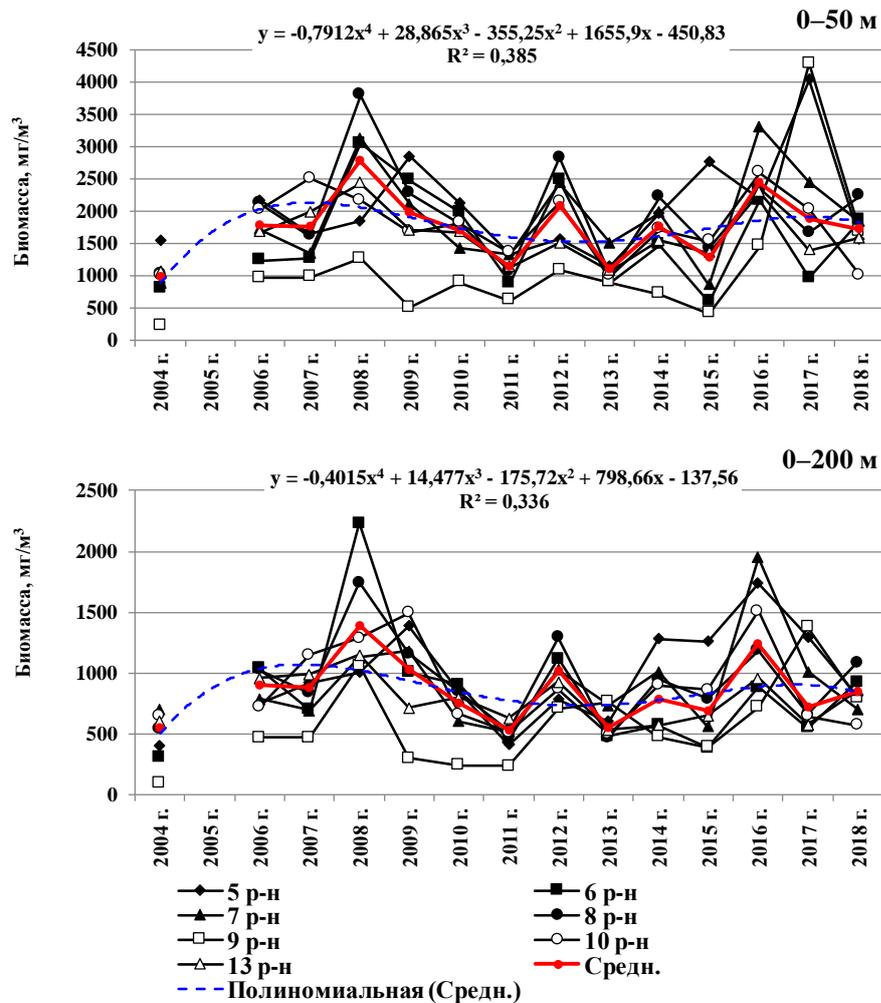


Рис. 3.17. Межгодовая динамика биомассы (мг/м^3) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в разных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки летом 2004–2018 гг. (Средн. — средняя биомасса, рассчитанная для всей акватории с учетом площади каждого из районов)

Таблица 3.2

Среднемноголетняя биомасса (мг/м^3) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в разных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Биостатистический район	0–50 м	0–200 м
5	$2053,0 \pm 201,8$	$964,6 \pm 103,3$
6	$1579,0 \pm 203,0$	$824,9 \pm 129,1$
7	$1877,5 \pm 200,2$	$901,5 \pm 99,0$
8	$1958,1 \pm 205,2$	$936,5 \pm 93,3$
9	$1138,8 \pm 265,9$	$579,1 \pm 93,6$
10	$1753,1 \pm 142,0$	$880,1 \pm 93,0$
13	$1600,6 \pm 111,0$	$778,8 \pm 52,3$
Среднее (с учетом площади районов) \pm SE	$1739,7 \pm 135,6$	$849,6 \pm 68,0$

Более высокую продуктивность прикурильских районов связывают с высокой динамикой их вод, и в первую очередь с приостровными апвеллингами (Шунтов, 2001). Однако из-за межгодовой динамики обилия массовых видов планкто-

на, а также изменчивости гидрологических и океанологических условий, влияющих на пространственное и количественное распределение планктёров, различия между районами по концентрациям не всегда могут четко наблюдаться.

Среднемноголетняя биомасса зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали составила 1740 мг/м^3 , а в слоях 50–200 и 0–200 м — 553 и 850 мг/м^3 , т.е. в слое 0–50 м концентрация зоопланктонных организмов была выше, чем в слое 50–200 м, в среднем в 3 раза (табл. 3.3).

Таблица 3.3

Биомасса (мг/м^3) зоопланктона в разных слоях эпипелагиали в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Годы													
2004	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
0–50 м													
984,0	1773,7	1753,8	2783,1	1971,2	1707,6	1138,6	2089,5	1089,1	1754,3	1277,1	2440,1	1878,4	1714,8
<i>Среднее (с учетом площади районов) ± SE</i>									<i>1739,7 ± 135,6</i>				
50–200 м													
407,1	605,6	594,2	926,6	709,2	437,9	329,5	659,1	371,4	465,2	489,1	842,4	342,9	561,3
<i>Среднее (с учетом площади районов) ± SE</i>									<i>552,9 ± 50,0</i>				
0–200 м													
551,3	897,6	884,1	1390,7	1024,7	755,3	531,8	1016,7	550,8	787,5	686,1	1241,8	726,8	849,7
<i>Среднее (с учетом площади районов) ± SE</i>									<i>849,6 ± 68,0</i>				

Крупноразмерный зоопланктон. Основу биомассы зоопланктона формируют крупноразмерные организмы. Их среднемноголетняя доля в планктоне верхнего слоя эпипелагиали составляет 91 %. По районам эта величина изменяется в направлении от прибрежных к океаническим. Минимальные значения (74 %) отмечались в 9-м прибрежном южнокурильском районе, а максимальные — в 13-м океаническом районе (98 %). Среднемноголетняя биомасса крупной фракции зоопланктона составила 1614 и 792 мг/м^3 в слоях эпипелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м (рис. 3.18). Динамика обилия крупной фракции зоопланктона определяла динамику общей биомассы планктона в районах исследований.

Говоря о составе крупноразмерного планктона, следует отметить, что в большом количестве работ, опубликованных в разное время (Зенкевич, 1963; Богоров, 1974; Бродский и др., 1983; Генрих, 1993; Taniguchi, 1993, 1999; Mascas, Tsuda, 1999; и др.), указывается на абсолютное доминирование копепод в планктонных эпипелагических сообществах северной части Тихого океана. Но при использовании количественных поправок на уловистость сетей в расчетах обилия

планктона стало очевидным, что, кроме копепод, весомую долю в планктонных сообществах имеют и другие группы зоопланктона (Шунтов и др., 1993в; Волков, 1996б, 2008в, 2015б; Шунтов, 2001). В 2004–2018 гг. основу крупноразмерного планктона составляли не только копеподы, но также щетинкочелюстные и эвфаузииды (рис. 3.19, Приложение 10).

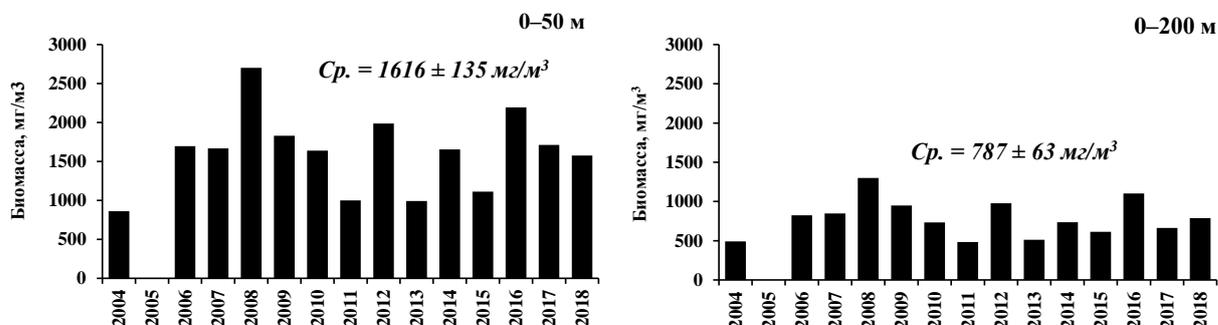


Рис. 3.18. Межгодовая динамика биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) крупной фракции зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Копеподы. Среднемноголетняя биомасса крупноразмерных копепод в разных районах обследованной акватории варьировала от 470 до 1162 $\text{мг}/\text{м}^3$ (в среднем для всех районов 958 $\text{мг}/\text{м}^3$), а в слое эпипелагиали 0–200 м — от 233 до 794 $\text{мг}/\text{м}^3$ (в среднем 465 $\text{мг}/\text{м}^3$) (рис. 3.20). Это свидетельствует о более высоких летних концентрациях копепод в верхних слоях эпипелагиали по сравнению с 200-метровым слоем, что отмечается и другими исследователями (Виноградов, 1968; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Волков, 2008в). По районам доля копепод в общей массе планктона лишь в некоторых случаях была менее 40 %, а среднемноголетняя доля находилась в диапазоне 50–60 % и была наиболее высокой в открытых водах 13-го района (рис. 3.20).

Среди веслоногих рачков по биомассе доминировали океанические интерзональные виды: *N. plumchrus*, *N. cristatus* и *E. bungii*. Обилие этих видов в различных вертикальных зонах связано с суточными, сезонными (различными у разных видов и генераций) или онтогенетическими миграциями. Биомасса *N. cristatus* и *N. plumchrus* + *N. flemingeri* зависит от успешности нереста разных генераций рачков, от сложившихся гидрологических условий при развитии младших копеподитов в приповерхностных слоях и зимующего фонда (Кузнецова и др., 2011б).

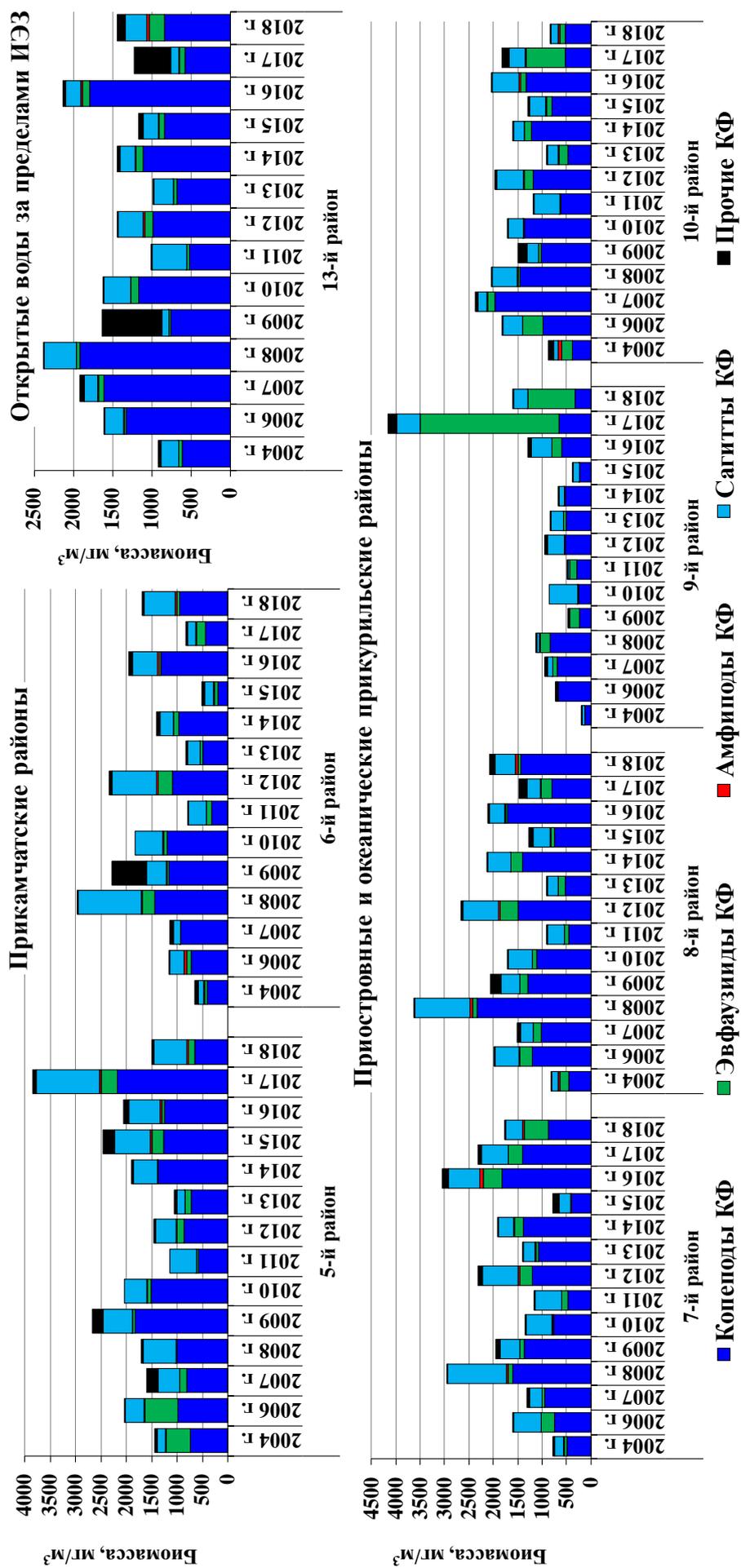


Рис. 3.19. Биомасса ($\text{мг}/\text{м}^3$) крупной фракции зоопланктона в слое эпипелагиали 0–50 м в различных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

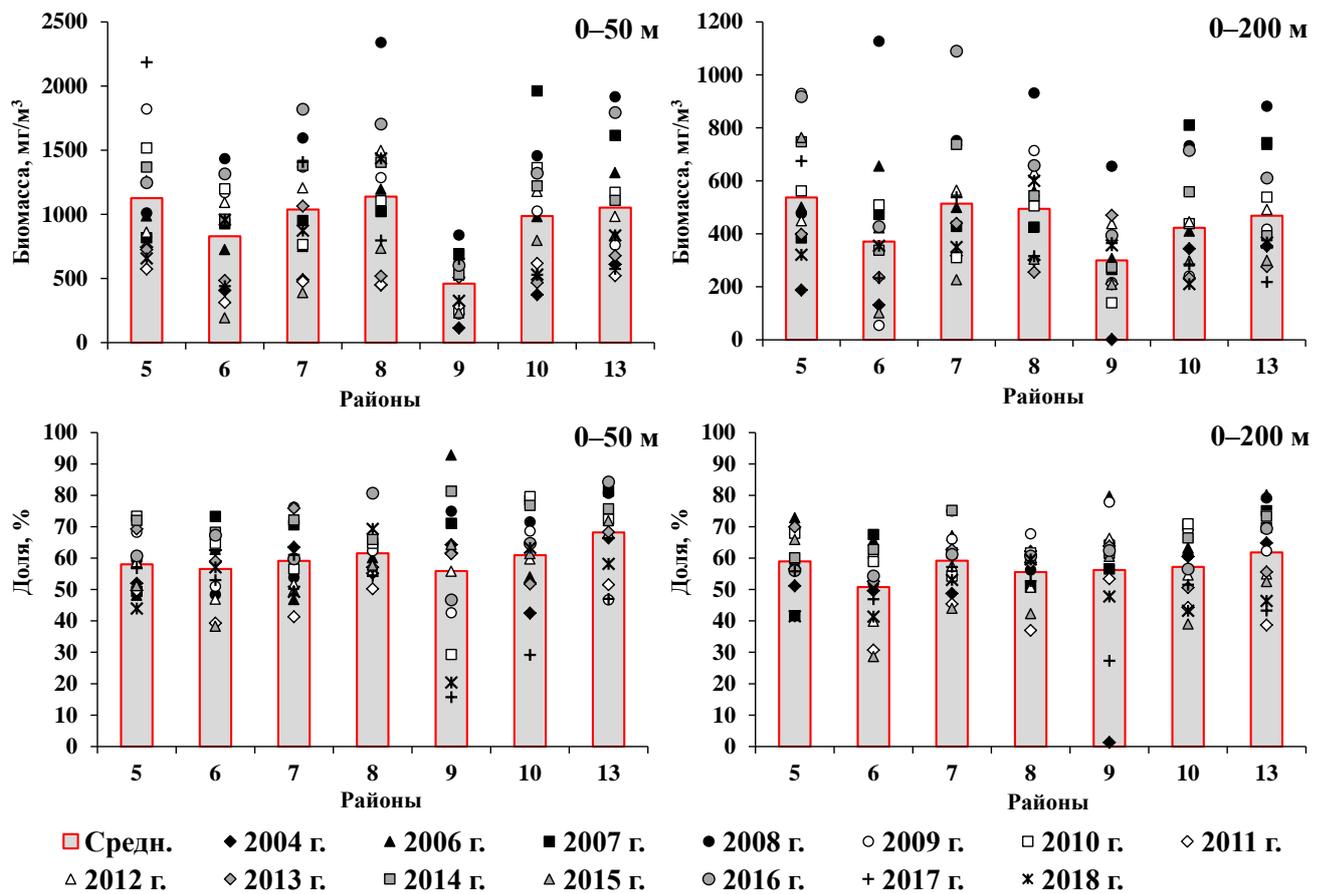


Рис. 3.20. Биомасса ($\text{мг}/\text{м}^3$) и доля (%) крупноразмерных копепод в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в разных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (красные столбцы (Средн.) — среднемноголетний по району показатель биомассы и доли)

Так, после нереста на больших глубинах копеподиты молодых стадий *N. plumchrus* и *N. cristatus* поднимаются к поверхности, где и остаются в стадиях III, IV в летние месяцы (Terazaki, 1994; Шебанова, 1997). Размножение *E. bungii*, напротив, проходит в поверхностных слоях эпипелагиали, куда половозрелые особи в весенне-летний период поднимаются для откорма на фитопланктоне, который необходим для успешного нереста этого вида (Гейнрих, 1961). После размножения молодь также остается в поверхностных слоях, и только к концу лета старшие копеподиты, по мере развития и роста, мигрируют на глубину (Miller et al., 1984; Terazaki, 1994; Шебанова, 1997, 2007). Указанные виды копепод летом не совершают активных суточных вертикальных миграций, так как в период наибольшей летней солнечной активности образуют максимальные концентрации в верхних слоях для формирования хитинового покрова (Горбатенко, 1996). Таким образом, все три вида летом образуют относительно высокие концентрации в поверхностных слоях и остаются обильными и

доступными в качестве кормовых объектов в светлое время суток, создавая хорошие кормовые условия для различных видов нектона.

В межгодовой динамике биомассы копепод следует отметить их повышенное обилие в четные годы, а пониженное — в нечетные (рис. 3.21), что, вероятно, обусловлено совпадением обилия разных генераций массовых видов копепод.

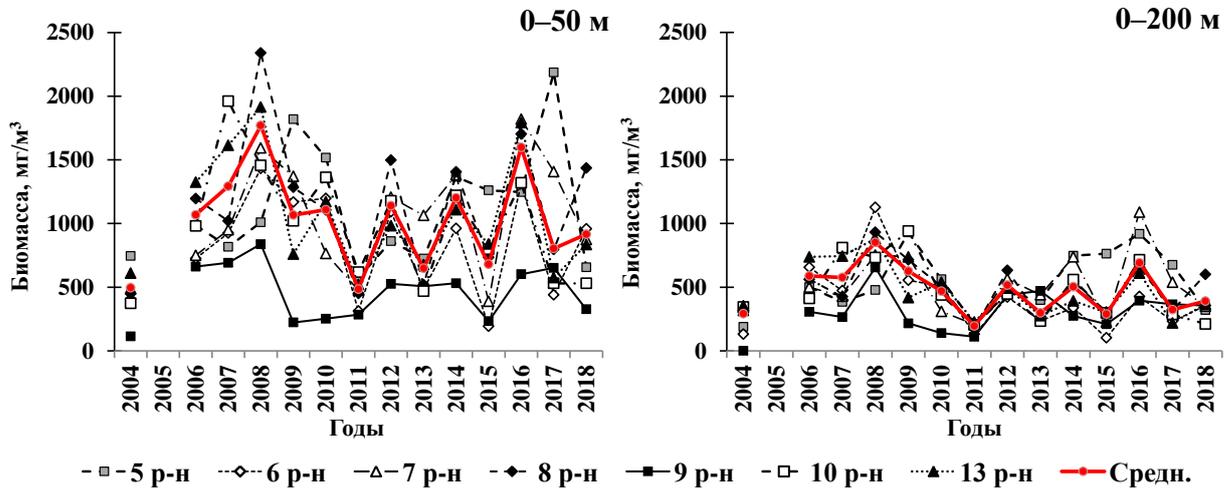


Рис. 3.21. Межгодовая динамика биомассы (мг/м^3) крупноразмерных копепод в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (Средн. — средняя биомасса, рассчитанная для всей акватории с учетом площади каждого района, в 2005 г. исследования не проводили)

За период с 2004 по 2018 г. самую низкую биомассу копепод во всех районах отмечали в 2011 г., а высокую — в 2008 и 2016 гг. В 2017 г. биомасса копепод была ниже по сравнению с 2016 г. более чем в 2 раза.

Что касается пространственного распределения, то оно имеет мозаичную картину, как по всей исследуемой акватории, так и в пределах отдельно взятых районов, и может существенно различаться даже в смежные годы (рис. 3.22). Это связано со значительной циркуляцией вод и, соответственно, с транспортом, агрегированием и перераспределением зоопланктона, что в определенной мере отражается и на концентрациях копепод в районах. Валовый запас копепод в верхней эпипелагиали всей исследуемой акватории в разные годы изменялся от 25,8 до 94,2 млн т, составляя в среднем 54,3 млн т. В слое эпипелагиали 0–200 м запас был выше почти в 2 раза, изменяясь от 41,5 до 181,3 млн т и составляя в среднем 99,5 млн т.

Таким образом, летом тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки характеризуются как «копеподитные», что имеет немаловажное значения для нектона, нагуливающегося в пределах данной акватории.

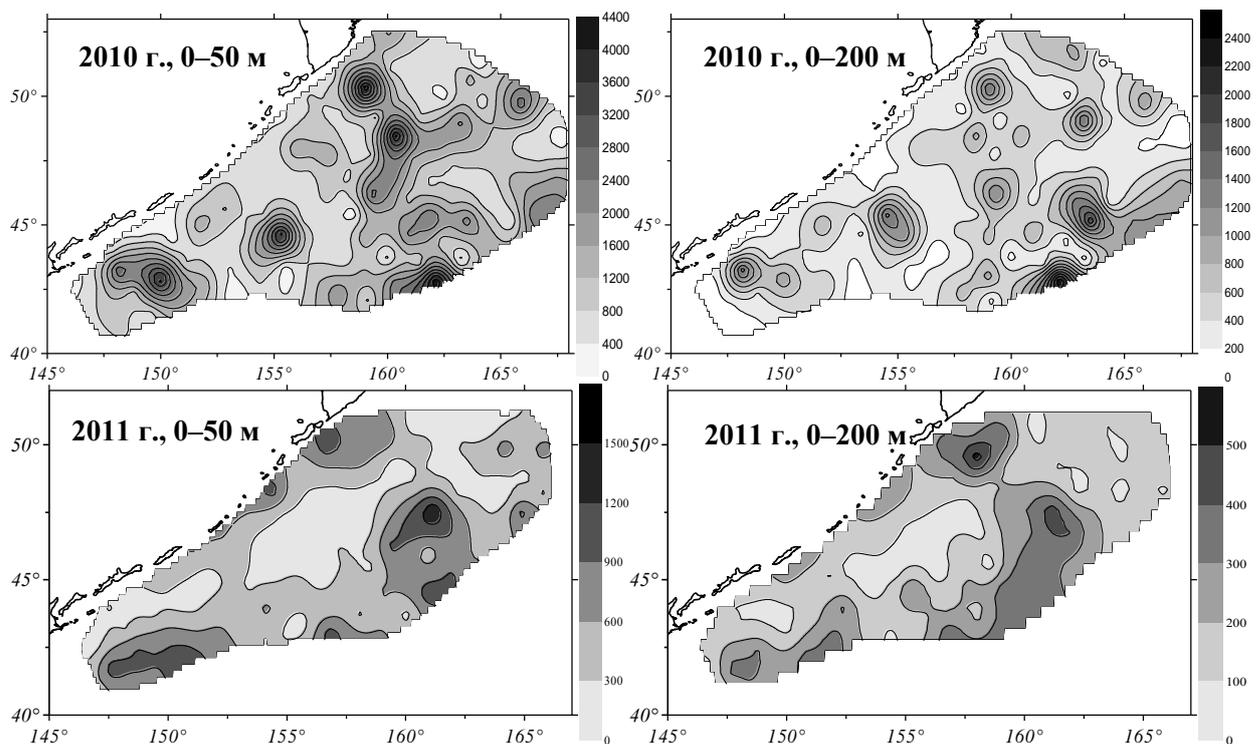


Рис. 3.22. Распределение биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) копепод в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2010 и 2011 гг.

Щетинкочелюстные. В этой группе планктона доминировал один вид — *S. elegans*. В районах исследований в летнем планктоне встречались особи размером от 2 до 33 мм, среди которых в основном доминировала молодь размером от 5 до 15 мм, что свидетельствует о весеннем (апрель-май) нересте. В то же время в уловах присутствовали и крупные половозрелые особи (со зрелыми ооцитами в яичнике). Повышенное обилие сагитт в большинстве районов отмечали в четные, а пониженные — в нечетные годы (рис. 3.23).

Низкую биомассу сагитт во всех районах отмечали в 2007 и 2013 гг., а повышенную — в 2008, 2012 и 2016. Наиболее выраженные межгодовые различия в биомассе этой планктонной группы в обоих слоях эпипелагиали отмечали в водах Камчатки и северных и средних Курильских островов. В южнокурильских и 13-м океаническом районах разброс значений был небольшим, но и биомасса щетинкочелюстных в этих районах была ниже (рис. 3.24).

По мнению В.И. Чучукало с соавторами (1997), тихоокеанские прикурильские воды по сравнению с Охотским и Беринговым морями являются наиболее «сагиттными». Среднемноголетний валовый запас сагитт для всей акватории тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки оценен в слое 0–50 м в 19,3

млн т (min 8,5 и max 41,2 млн т), а в слое 0–200 м — в 49,5 млн т (min 21,1 и max 86,3 млн т). Несмотря на то что сагитты в меньшей степени, чем копеподы, используются nekтоном в качестве пищевых объектов, тем не менее они являются «резервной» частью кормовой базы и запасы их значительны.

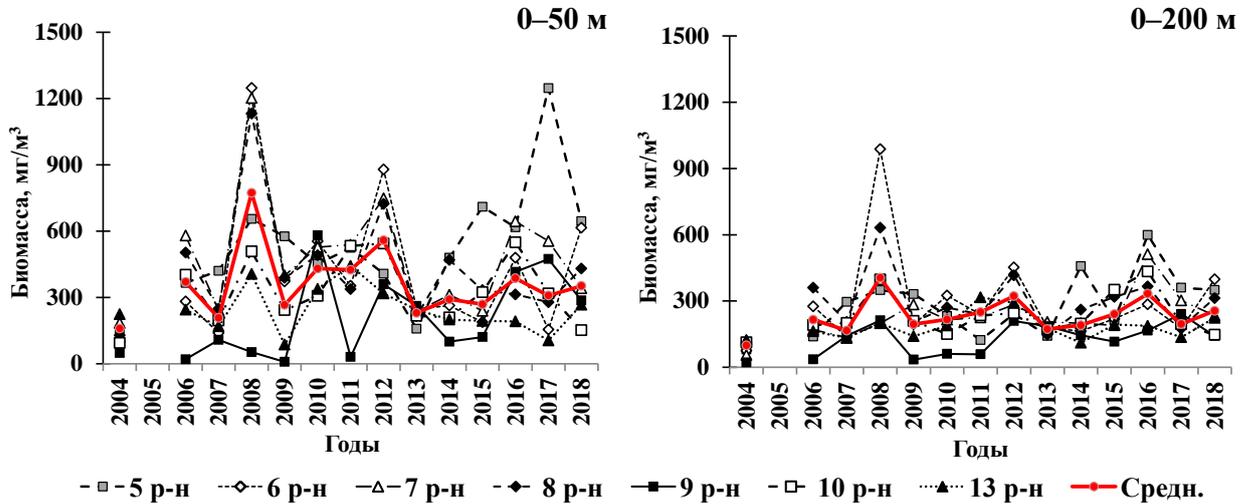


Рис. 3.23. Межгодовая динамика биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) крупноразмерных сагитт в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (Средн. — средняя биомасса, рассчитанная для всей акватории с учетом площади каждого района, в 2005 г. исследования не проводили)

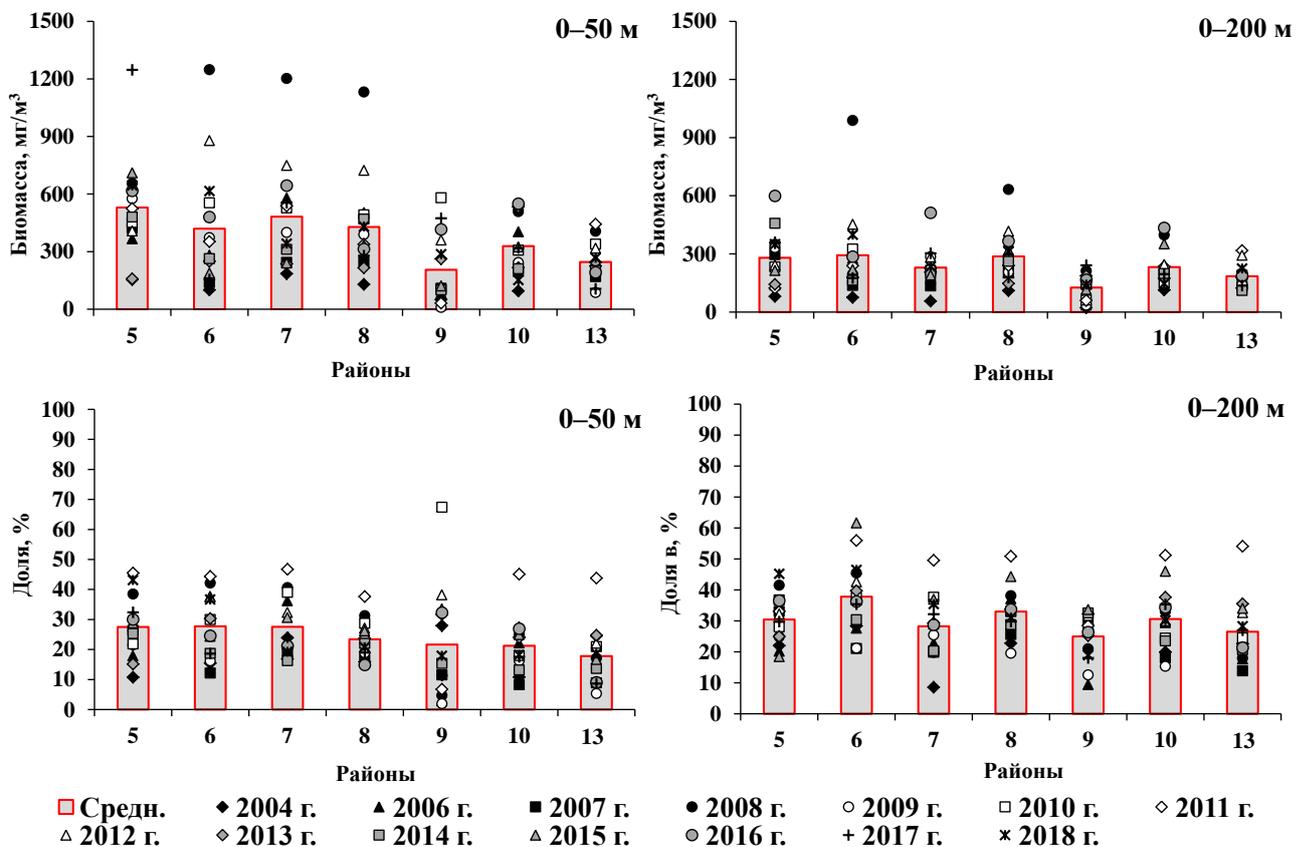


Рис. 3.24. Биомасса ($\text{мг}/\text{м}^3$) и доля (%) крупноразмерных сагитт в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в разных районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (красные столбцы (Средн.) — среднемноголетний по району показатель биомассы и доли)

Эвфаузииды. Крупноразмерные эвфаузииды были представлены четырьмя видами — *E. pacifica*, *Th. longipes*, *Th. inspinata* и *Th. inermis*, соотношение обилия которых в разные годы менялось. Их горизонтальное распределение на обследованной акватории было крайне неоднородным. Чаще всего максимальное обилие эвфаузиид отмечается вдоль побережья Курильских островов и в местах, находящихся под воздействием циклонических круговоротов (Шунтов, 2001; Волков, 2008в). Наиболее высокие показатели относительной биомассы, валового запаса и доли эвфаузиид в планктоне в обоих горизонтах отмечались в 5-м прикамчатском и 7–10-м прикурильских районах (рис. 3.25). Среднемноголетняя относительная биомасса эвфаузиид в верхней эпипелагиали этих районов составляла 144–316 мг/м³ (а в слое 0–200 м — 50–84 мг/м³). В открытых океанических водах Камчатки (6-й район) и за пределами ИЭЗ РФ (13-й район) биомасса эвфаузиид была ниже (соответственно 104 и 62 мг/м³ в слое 0–50 м и 29 и 28 мг/м³ в слое 0–200 м) (рис. 3.25).

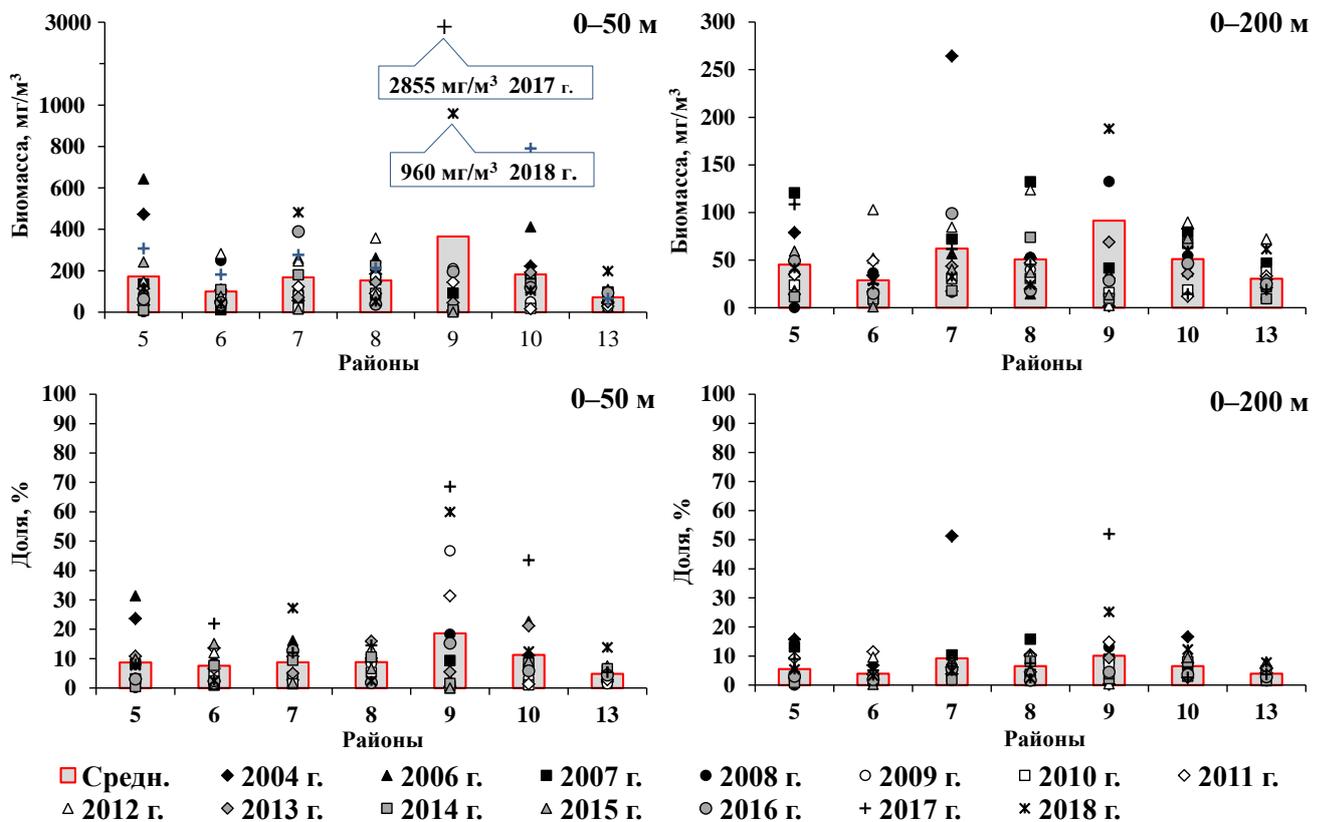


Рис. 3.25. Биомасса (мг/м³) и доля (%) крупноразмерных эвфаузиид в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в разных районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (красные столбцы (Средн.) — среднемноголетний по району показатель биомассы и доли)

Биомасса эвфаузиид в верхнем слое эпипелагиали была выше, чем в слое 0–200 м (рис. 3.25, 3.26), что обусловлено суточными миграциями и вертикальным распределением разных стадий эвфаузиид в период размножения и откорма летом (Пономарева, 1990; Кузнецова, 1994, 1996; Чучукало и др., 1996). В 50-метровом слое эпипелагиали отмечена и наиболее выраженная межгодовая динамика обилия эвфаузиидных рачков (рис. 3.26), но четкой закономерности обилия эвфаузиид в четные или нечетные годы не выявлено. Так, в прибрежных водах средних и северных Курильских островов (7-й район) высокое обилие эвфаузиид отмечено в четные 2012, 2014, 2016 и 2018 гг., а в смежном глубоководном 8-м районе — в 2006, 2009, 2012, 2014 и 2017 гг. (см. рис. 3.25). Среднемноголетняя биомасса крупноразмерных эвфаузиид для всей акватории тихоокеанских курильских и камчатских вод составила 165 и 51 мг/м³ в слоях соответственно 0–50 и 0–200 м.

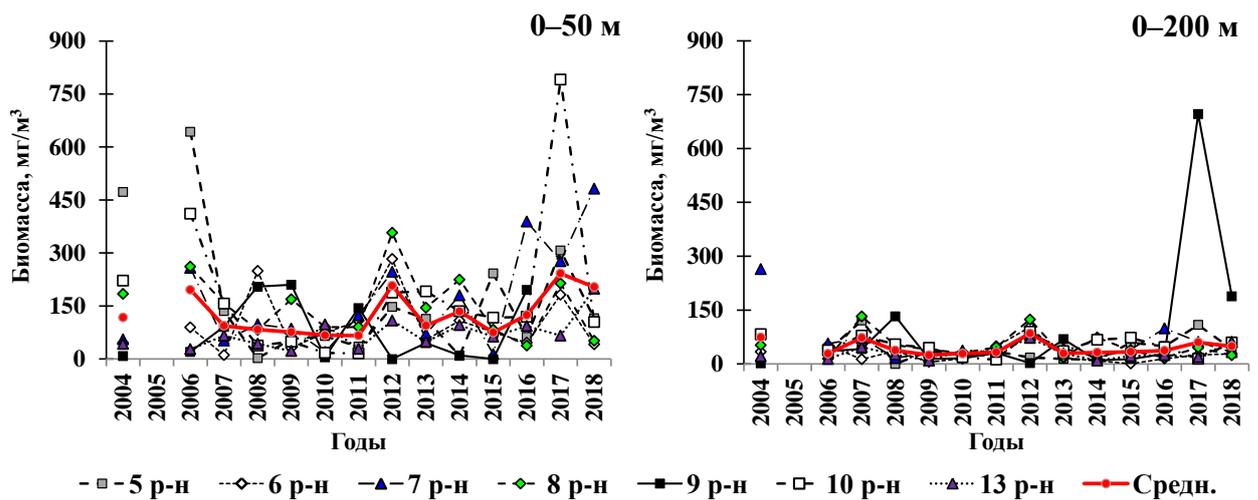


Рис. 3.26. Межгодовая динамика биомассы (мг/м³) крупноразмерных эвфаузиид в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (Средн. — средняя биомасса, рассчитанная для всей акватории с учетом площади каждого района, в 2005 г. исследования не проводили)

Валовый запас эвфаузиид был не таким значительным, как запас копепод и сагитт. Их среднемноголетний запас, рассчитанный для всей акватории тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки, составил 6,9 (min 3,5 и max 18,5 млн т) и 9,5 млн т (min 5,3 и max 18,1 млн т) в слоях соответственно 0–50 и 0–200 м. Даже в годы высокого обилия (2017 г.) запас эвфаузиид в верхнем слое эпипелагиали, оцененный в 18,5 млн т, был ниже среднемноголетних показателей копепод в 3 раза (а для слоя 0–200 м эта разница составила 22 раза). Тем не менее их

запасы по сравнению с другими группами планктона (амфиподы, птероподы и др.) были высокими и составляли весомую часть кормовой базы nekтона. Среди таксономических групп зоопланктона именно эвфаузииды и копеподы являются наиболее ценными в энергетическом отношении (Горбатенко, 2018), и от их обилия зависит пищевая обеспеченность многих массовых видов nekтона.

Амфиподы. Еще одной важной кормовой группой планктона для рыб и кальмаров являются амфиподы (главным образом виды п/отряда гипериид). Амфиподы в исследуемом регионе были представлены несколькими видами (*T. pacifica*, *Primno macropa*, *Hyperia galba*, *Scina spinosa*, *Phronima sedentaria*, *Cyphocaris challengerii*), среди которых доминировал вид *T. pacifica*. Рассчитанная по данным сетных ловов среднееголетняя относительная биомасса амфипод для всей акватории тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки составила всего 15,4 и 8,2 мг/м³ в слоях эпипелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м (рис. 3.27). Максимальная биомасса этой группы в верхнем слое эпипелагиали наблюдалась в 10-м районе в 2014 г. и в 7-м районе в 2016 г., но не превышали 66 мг/м³.

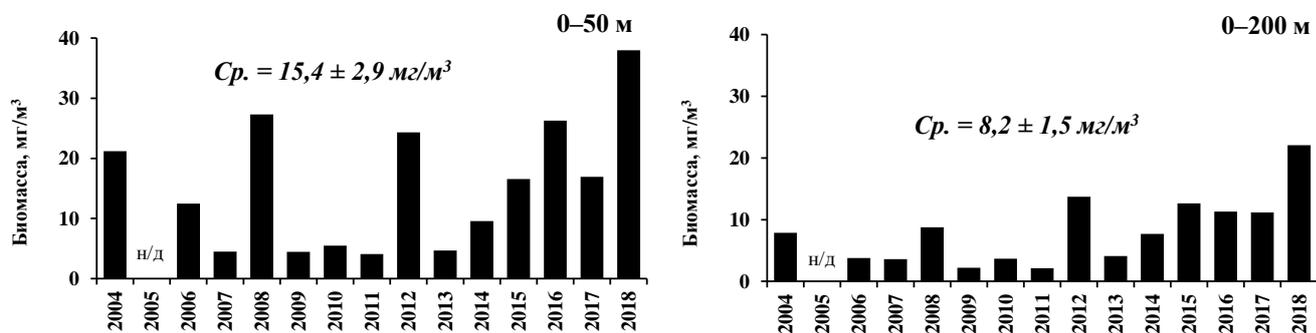


Рис. 3.27. Биомасса (мг/м³) крупноразмерных амфипод в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Запас гипериид в разные годы изменялся по районам в слое 0–50 м от 0,20 (2009 г.) до 2,03 (2018 г.) млн т, а в слое 0–200 м — от 0,44 до 4,71 млн т. Среднеголетний валовый запас амфипод в слое эпипелагиали 0–50 м для всех районов оценен в 0,88 млн т, а в слое 0–200 м — в 1,74 млн т.

Следует отметить, что амфиподы образуют плотные и узкие по вертикали скопления в приповерхностных слоях эпипелагиали (особенно в утренние и вечерние часы) и плохо облавливаются планктонными сетями, кроме этого, для них характерна значительная пространственная неоднородность распределения (Че-

банов, 1965; Волков, 1996б; Чучукало и др., 1999), что отражается на итоговых оценках биомассы этой группы планктона.

Птероподы. Среди птеропод в рассматриваемом регионе основными являются два вида — *Clione limacina* и *Limacina helicina*. Эти гидробионты также имеют неравномерное распределение и образуют скопления в эпипелагиали, в том числе и в приповерхностных слоях, на участках с благоприятными условиями для нереста и выживания ранних стадий, особенно в шельфовых водах (Волков, 1996б, 2003; Чучукало, Напазаков, 1998). Среднемноголетняя биомасса птеропод в разных районах изменялась от 3 до 86 мг/м³, а их среднемноголетний запас в слое 0–50 м оценен в 1,388 млн т.

Валовый запас зоопланктона. Рассчитанный запас зоопланктонных ресурсов в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки изменялся в слое эпипелагиали 0–50 м от 51 до 134 млн т (ср. 92) и в слое 0–200 м от 100 до 268 млн т (ср. 177), т.е. в верхней эпипелагиали было сосредоточено 52 % от запаса, учтенного во всем 200-метровом слое (рис. 3.28, Приложение 11).

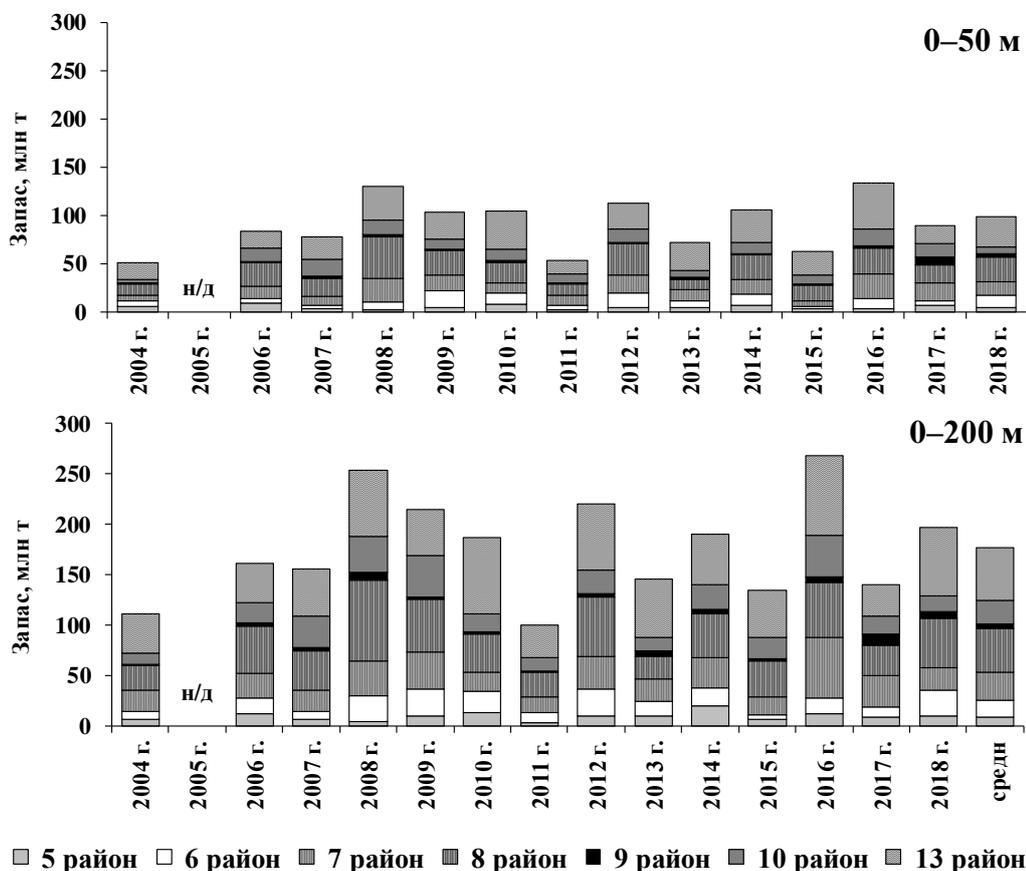


Рис. 3.28. Валовый запас (млн т) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Максимальные значения запаса зоопланктона на всей акватории отмечали в 2008 и 2016 гг., а минимальные — в 2004 г.

Мелкоразмерный нектон. Кроме зоопланктона, часть кормовых ресурсов нектона составляет мелкоразмерный нектон, включающий молодь и мелкие виды рыб и кальмаров. Однако выделить диапазон размеров нектонных видов, которые являются кормовыми объектами для более крупных особей, можно только условно. В районе исследований в составе пищевого рациона рыб и кальмаров встречаются молодь терпуга и морских окуней рода *Sebastes* с длиной тела до 4 см и более, разноразмерные мезопелагические виды, молодь сардины (главным образом размером до 10–15 см), молодь головоногих (с размером мантии до 4 см и более) и другие гидробионты.

В 2004–2018 гг. обилие молоди нектона (с длиной тела и размерами мантии до 4 см), рассчитанное только по данным траловых уловов, было невысоким. Максимальная величина обилия, полученная для всей обследованной акватории, не превышала 251 тыс. т.

Однако молодь рыб и кальмаров (с длиной тела и размерами мантии до 4 см) плохо облавливаются как траловыми, так и планктонными сетями, соответственно, их биомасса обычно недоучитывается. Об этом свидетельствуют расчеты, выполненные А.В. Заволокиным, который для определения обилия мелкоразмерного нектона, кроме данных траловых уловов, использовал математическую модель селективного питания рыб (Заволокин, 2008а, б; Заволокин, Глебов, 2009). По его расчетам биомасса мелкоразмерного нектона в слое 0–200 м в 2004–2012 гг. изменялась в тихоокеанских 5–10-м районах от 32 до 280 мг/м³ и в открытых океанических водах (13-й район) от 14 до 484 мг/м³, а запас мелкоразмерного нектона в этих районах варьировал от 1 до 8 млн т. При сравнении оценок, полученных при использовании только данных траловых уловов и данных модельного подхода, очевиден недоучет обилия мелкоразмерного нектона.

Рыбы и кальмары потребляют не только молодь нектона (с длиной тела и размерами мантии до 4 см), но и различные мелкоразмерные виды нектонных животных. Из мезопелагических рыб наиболее часто в питании встречаются микто-

фиды (тарлетонбиния, диаф-тета, светлоперый стенобрах, лампаникты большой и Джордана, японский нотоскопел, симболофор калифорнийский) и серебрянка. У некоторых видов, в частности скумбрии и минтая, отмечено питание собственной молодью (каннибализм), что также расширяет размерный ряд жертв этих хищных рыб. Биомасса мелкоразмерных мезопелагических рыб в верхнем слое эпипелагиали в 2004–2018 гг. изменялась в диапазоне от 276 до 5074 тыс. т, молоди скумбрии, сардины и мелкого анчоуса — от 324,0 до 1036,2 тыс. т, а трехиглой колюшки, которая является объектом питания хищных рыб, не превышала 13,8 тыс. т. Из головоногих моллюсков, кроме их молоди, в питании nekтона довольно часто встречаются мелкоразмерные виды кальмаров, например кальмар-светлячок, биомасса которого в разные годы изменялась от 3,7 до 217,2 тыс. т. С учетом обилия перечисленных групп общий запас молоди и мелкоразмерных видов nekтона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. оценивается от 0,5 до 5,7 млн т (рис. 3.29).

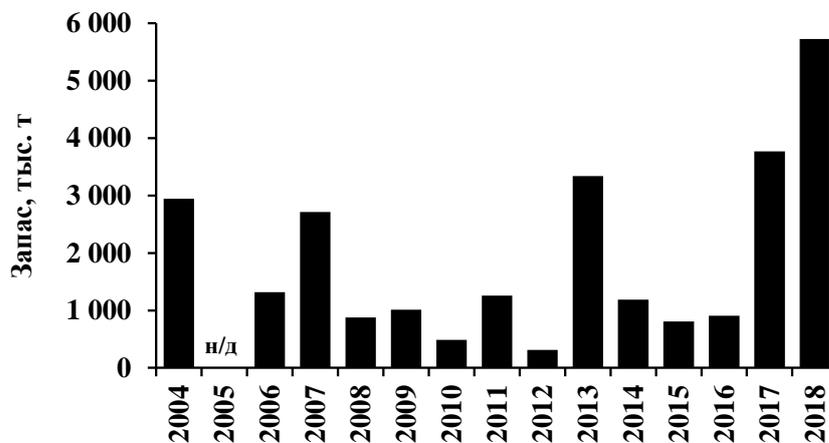


Рис. 3.29. Валовый запас (тыс. т) молоди и мелкоразмерных видов nekтона в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Таким образом, летом в тихоокеанских прикурильских и прикамчатских водах прослеживается значительная межгодовая динамика обилия кормовой базы, обусловленная в первую очередь динамикой биомассы зоопланктона и в меньшей степени мелкоразмерного nekтона. Суммарную биомассу зоопланктона или мелкоразмерного nekтона, даже в пределах отдельно взятой таксономической группы, слагают виды с различной экологией и биологией, а набор факторов, влияющих на урожайность поколений конкретных видов и лимитирующих их численность,

очень широк. В связи с этим однонаправленного изменения (увеличения или уменьшения) биомассы одновременно всех групп планктона в рассматриваемом регионе не происходит. По этой же причине весьма затруднительно установить причинно-следственные связи в динамике планктона и мелкоразмерного нектона. Следует также учесть, что район исследований характеризуется высокой динамичностью и разнородностью океанологических условий и на некоторых участках возможен перенос и накопление планктона, при этом оценить масштабы этих явлений практически невозможно.

Несмотря на динамику обилия и пространственную неоднородность распределения, суммарная биомасса зоопланктона и мелкоразмерного нектона, составляющих кормовую базу рыб и кальмаров, представляется значительной — от 54 до 135 млн т (среднемноголетнее значение 93 млн т). В этом запасе доля зоопланктона составляет 98 %, или 91,5 млн т, а мелкоразмерного нектона — 2 %, или 1,9 млн т.

3.3. Особенности питания массовых видов нектона

Питание массовых видов рыб и кальмаров эпипелагиали прикурильских и прикамчатских районов и прилегающих открытых вод Тихого океана описано в большом количестве публикаций (Лапшина, 1974; Стовбун, 1983; Федорец, Кун, 1988; Лапшина и др., 1990; Кузнецова и др., 1994; Волков и др., 1995, 1997; Найденко, 2002; Найденко, Кузнецова, 2002; Старовойтов, 2003б; Иванов, 2005; Найденко, Косенок, 2005; Найденко и др., 2008; Заволокин и др., 2014; и др.) и обобщено в сводных работах (Беляев, 2003; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а). Новые данные, полученные в комплексных экспедициях в 2004–2018 гг., позволили проанализировать пищевые связи массовых видов рыб и кальмаров на фоне изменений в структуре нектонных сообществ в рассматриваемый период. Результаты исследований опубликованы автором (Найденко, Хоружий, 2014, 2017).

Тип питания рыб и кальмаров определяется морфофизиологическими особенностями их строения и обуславливает их пищевую направленность, которая проявляется в избирательном питании видами-потребителями тех или иных гидробионтов. Однако избирательность определяется не только предпочтительно-

стью корма, но и его доступностью, распределением и обилием, т.е. обусловлена множеством факторов и является функцией целого ряда механизмов, действующих одновременно (Карзинкин, 1952; Шорыгин, 1952; Фортунатова, 1959; Боруцкий, 1961; Пономарева, 1963; LeBrasseur, 1969; Feller, Kaczynski, 1975; Биоэнергетика..., 1983; Волков, 1996б; Константинов и др., 1998; Заволокин, 2008а; Найдено и др., 2008). За счет того, что нектонные виды питаются разными пищевыми объектами, обеспечивается распределение нагрузки на кормовые ресурсы, а с другой стороны — структура кормовой базы в местах обитания этих видов определяет качественный и количественный состав их рациона.

По типу питания и составу рациона пелагические виды рыб и кальмаров можно разделить на три группы: «эврифаги — преимущественно планктофаги», «эврифаги с определенной долей нектонной пищи» и «эврифаги — преимущественно нектонофаги». Ранжирование по этим признакам нектонных видов исследуемого региона приведено на рис. 3.30.

Из наиболее массовых видов нектона в рассматриваемых районах группу «эврифаги — преимущественно планктонофаги» составили молодь и среднеразмерные особи южного одноперого терпуга, японский нотоскопел, симболофор калифорнийский, диаф-тета, лампаникты большой и Джордана, светлоперый стенобрах, тарлетонбиния, серебрянка, скопелозавр Харри, японский анчоус, сайра, сардина, мелкоразмерная японская скумбрия (АС 10–20 см) и тихоокеанский кальмар (с длиной мантии до 20,0 см). К эврифагам с различной долей нектонной пищи отнесены горбуша, кета, нерка, минтай, японская и пятнистая скумбрии, охотский липоляг, минтай, кальмары северный, камчатский, командорский, светлячок и Мадоки. В рационе кальмаров данной группировки среднемноголетняя доля нектонной пищи не превышала 30–50 %. Группу «эврифаги — преимущественно нектонофаги», в рационе которых доля нектонной пищи превышает 50 % (обычно достигает 70–80 %), составили кижуч, чавыча, японский морской лещ, кальмары курильский и гигантский (рис. 3.30). Следует отметить, что соотношение нектонной и планктонной пищи у эврифагов может значительно варьировать в зависимости от состава кормовой базы.

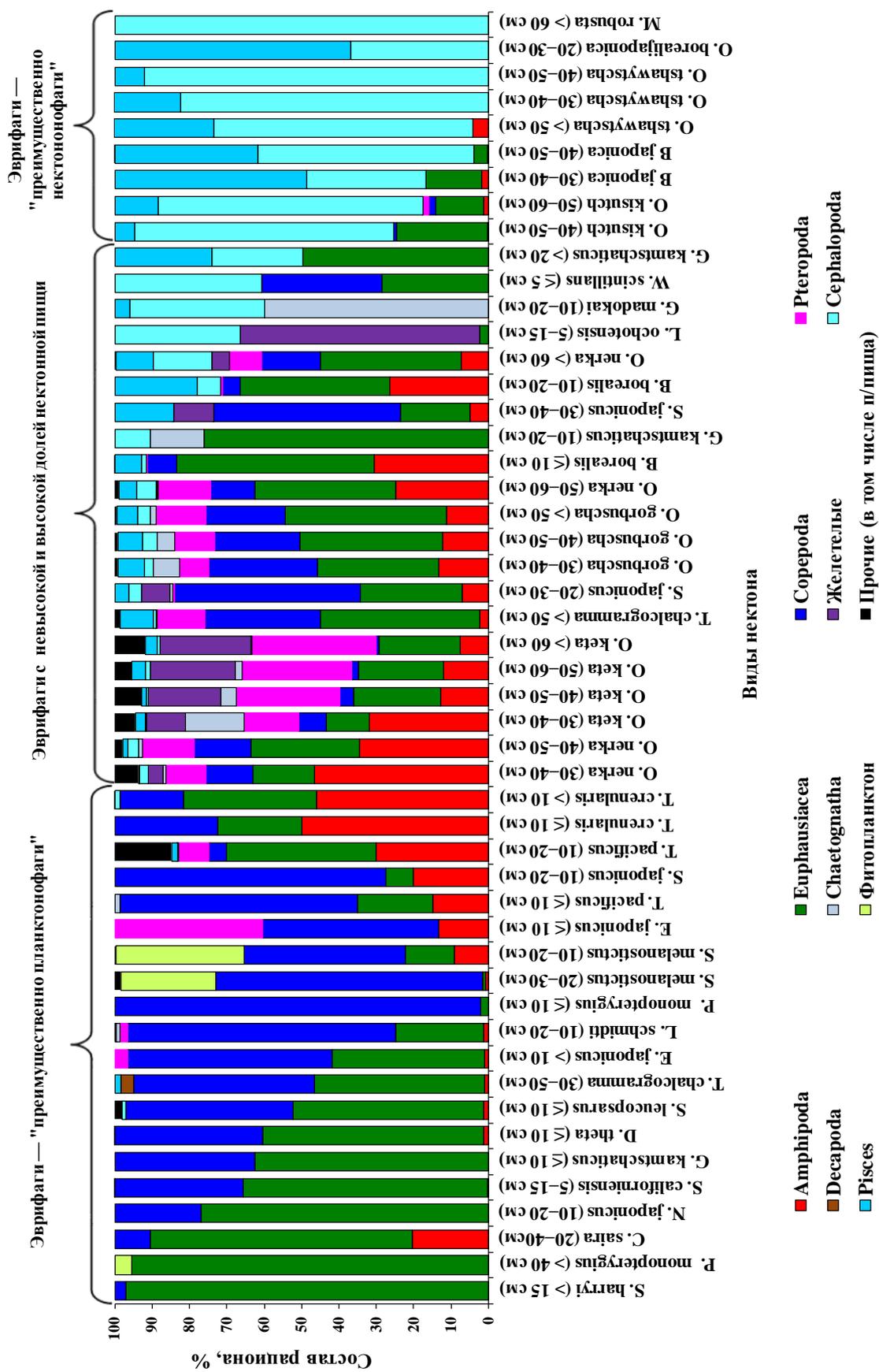


Рис. 3.30. Среднепогодный состав пищевого рациона наиболее массовых видов рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Тихоокеанские лососи. В составе рациона тихоокеанских лососей наблюдаются существенные межгодовые различия, обусловленные пищевой избирательностью, которая у данной группы рыб проявляется довольно четко (Pacific salmon ..., 1991; Кузнецова и др., 1994; Волков и др., 1995, 1997; Найденко, 2002, 2007; Найденко, Кузнецова, 2002; Naydenko, Kuznetsova, 2003; Старовойтов, 2003б; Чучукало, 2006; Найденко и др., 2008; Шунтов, Темных, 2011а; Волков, 2016а; The Ocean Ecology ..., 2018; и др.). Кроме этого, наблюдаются существенные размерно-возрастные, пространственные и межгодовые изменения в питании.

Горбуша. В рассматриваемом регионе основу рациона горбуши составляли эвфаузииды (главным образом *Th. longipes*, *Th. inermis*, *E. pacifica*), копеподы (*N. plumchrus*, *N. cristatus*), амфиподы (гиперииды *T. pacifica* и *P. macropa*, *H. galba*) и птероподы (*L. helicina*, *C. limacina*). По мере роста доля копепод в питании горбуши уменьшалась, а эвфаузиид и птеропод, напротив, увеличивалась (рис. 3.31). При этом наблюдались значительные межгодовые вариации соотношения главных кормовых объектов в рационе этого вида лососей (рис. 3.32, Приложение 12). Вышеуказанные особенности питания горбуши обычны для периода ее морского обитания (Андриевская, 1975, 1998; Горбатенко, Чучукало, 1989; Волков, 1994, 1996б, 2016а; Волков и др., 1995, 2005; Кузнецова, 1997, 2005; Волков, Косенок, 2005, 2006; Найденко, Косенок, 2005; Чучукало, 2006; Чучукало, Кузнецова, 2006; Найденко, 2008; Шунтов, Темных, 2008а).

Пространственная изменчивость питания горбуши, проиллюстрированная на примере рыб с размерами тела 40–50 см (рис. 3.33), выражена более отчетливо, чем межгодовая. Наиболее сильно отличается питание рыб прибрежных и открытых глубоководных районов. В прибрежных районах в питании рыб более высокую долю в рационе имеют эвфаузииды, а в глубоководных — копеподы, что обусловлено различиями концентраций эвфаузиид и копепод в поверхностных слоях прибрежных и глубоководных районов.

Например, в 5-м районе у рыб доля эвфаузиид в питании изменялась от 18 до 100 % (среднемноголетняя составила 60 %), в 7-м районе — от 25 до 80 % (среднемноголетняя 46 %), а в 13-м районе она варьировала от 2,5 до 40 % (сред-

немноголетняя составила всего 20 %) (рис. 3.33). И наоборот, доля копепод в рационе горбуши 13-го района достигала в некоторые годы 50–59 %, а среднелетняя была на уровне 36 %, в то время как в 7-м районе она была в два раза ниже — 18 % (рис. 3.33, Приложение 13).

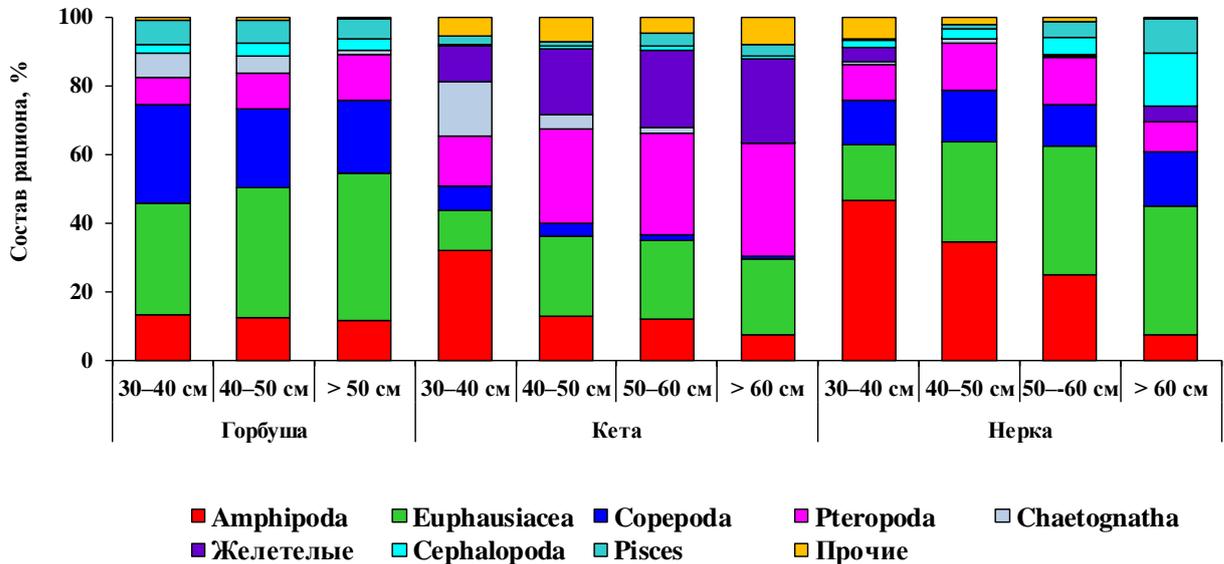


Рис. 3.31. Среднелетний состав рациона горбуши, кеты и нерки разных размерных групп в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

При анализе динамики пищевого рациона в некоторые годы наблюдалось синхронное изменение доли кормовых объектов в питании горбуши и в составе кормовой базы. Например, в 2012 г. в 7-м районе доля эвфаузиид в рационе горбуши (АС 40–50 см) достигала 80 % при повышенной (246 мг/м^3) относительной биомассе этих рачков в верхнем слое эпипелагиали (рис. 3.34). Подобная ситуация наблюдалась и в 2017 г. в южнокурильских в 9-м и 10-м районах, где отмечались очень высокие обилие и доля (2854 и 791 мг/м^3 и 69 и 44 % соответственно в этих районах) эвфаузиид в планктоне и повышенная (65 и 53 %) их доля в питании рыб. А в 13-м районе, где относительная биомасса эвфаузиид составляла всего 66 и 19 мг/м^3 в слоях эпипелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м, их доля в питании горбуши была низкой и не превышала 5 % (рис. 3.34). Такую же ситуацию отмечали в 2008 и 2010 гг. Однако довольно часто вариации обилия эвфаузиид не совпадали с изменениями их доли в рационе горбуши. Рассчитанный для всей акватории среднелетний коэффициент корреляции обилия эвфау-

зиид в планктоне и их доли в питании горбуши оказался низким — $r = 0,215$ (при p -уровне $\leq 0,05$). Это свидетельствует о слабой связи между этими показателями.

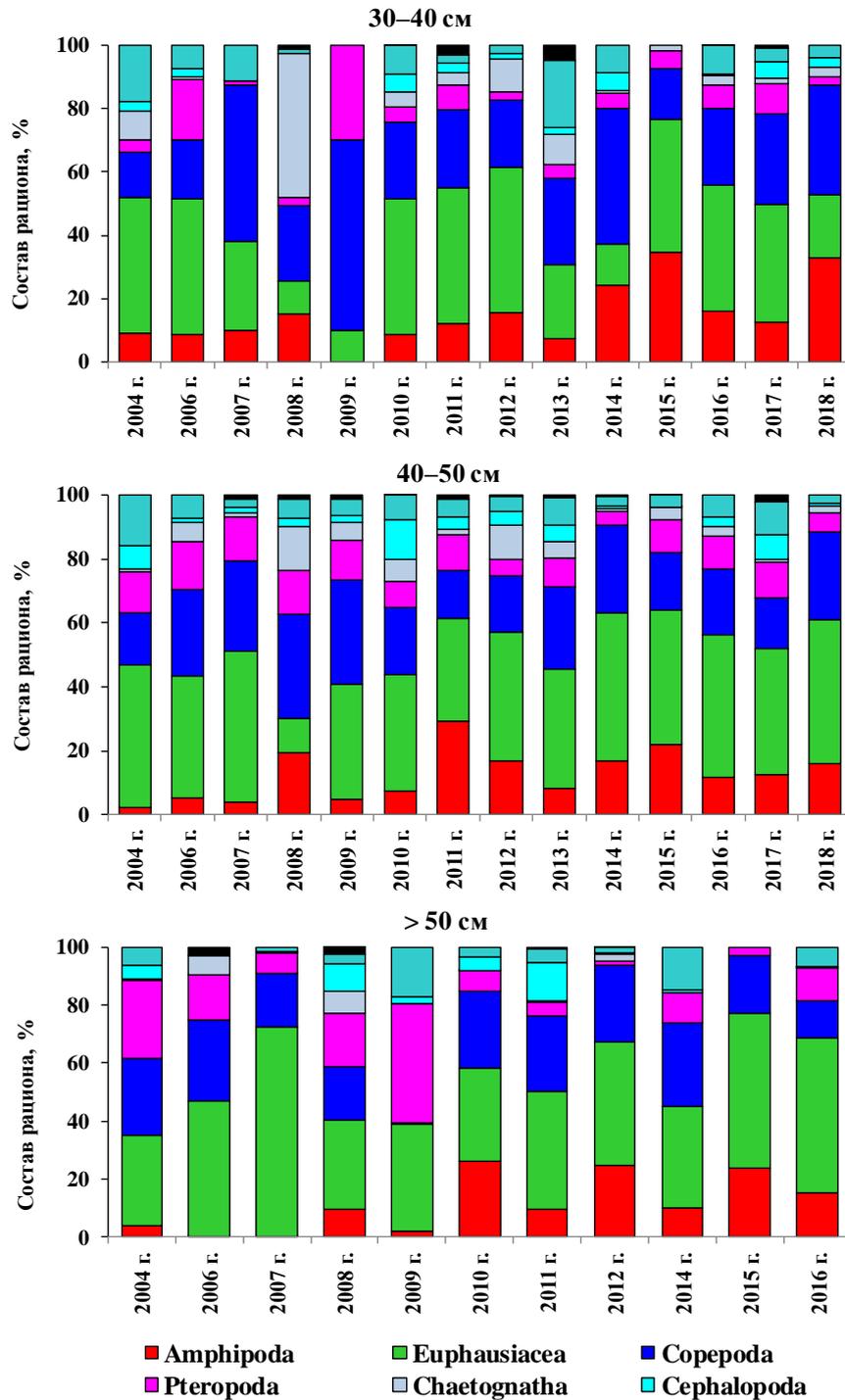


Рис. 3.32. Межгодовая изменчивость состава рациона трех размерных групп горбуши в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Копеподы, которые в планктонных сообществах исследуемой акватории являются одной из доминирующих групп, только в питании горбуши (и в меньшей степени нерки), они имеют существенное значение (см. рис. 3.30, 3.31). Известно, что от морфофизиологического строения ротового и жаберного аппаратов зависит

видовой и размерный состав пищи рыб (Никольский, 1963; Желтенкова, 1973; Ивлев, 1977; Гиляров 1987). Различия в расстоянии между жаберными тычинками разных видов лососей определяет их видовую способность отфильтровывать пищевые объекты разных размеров (Заволокин, 2008а–в; Чучукало, Напазаков, 2011). С этим связаны различия в составе рациона лососей, в частности неодинаковая способность потреблять копепод. Кроме того, вариабельность доли копепод в пище в значительной мере зависит от их доступности в слое питания лососей в светлое время суток (Чучукало, 2006; Заволокин 2008а–в; Найденко и др., 2008).

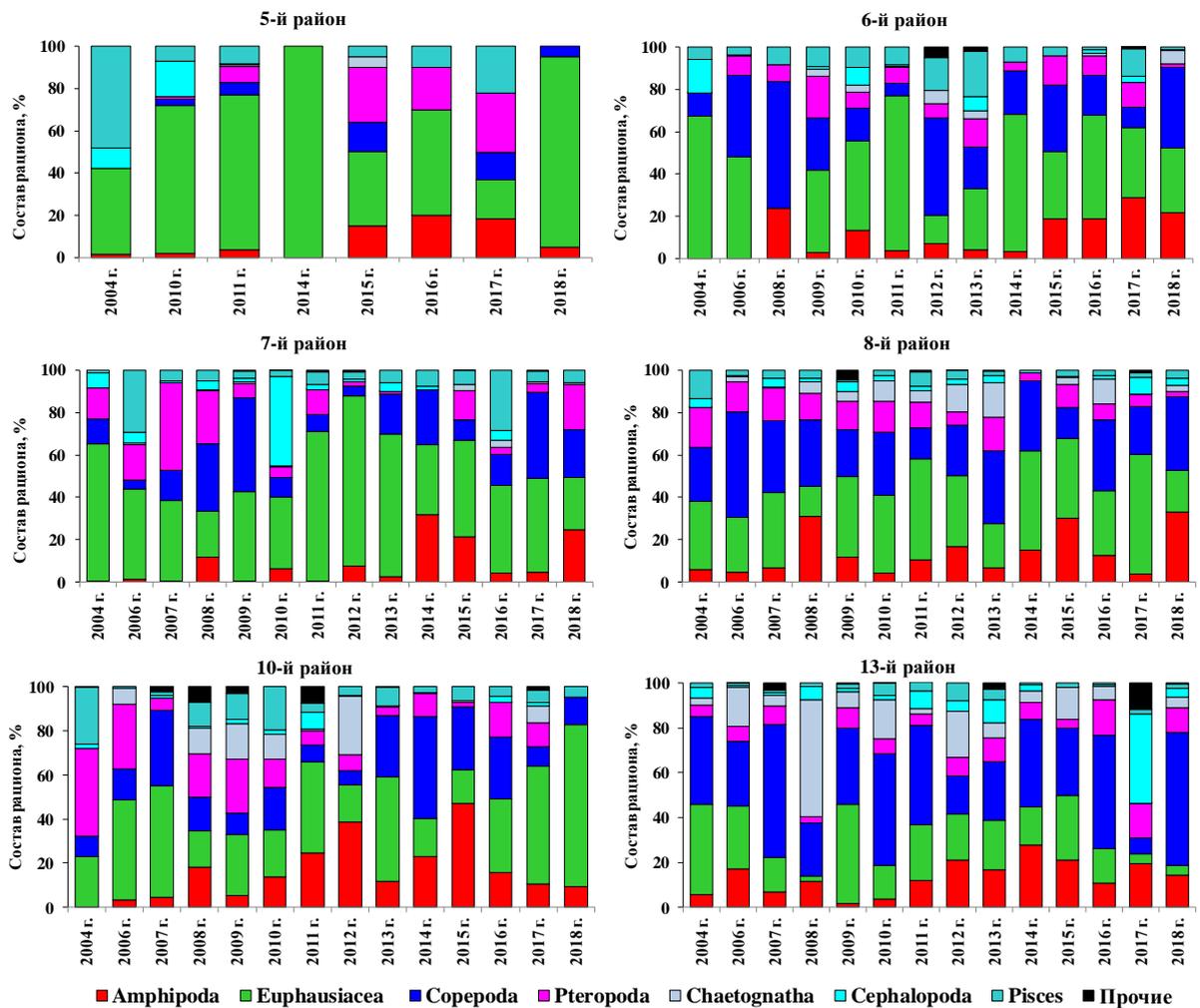


Рис. 3.33. Межгодовая динамика состава рациона горбуши с длиной тела 40–50 см в верхней эпипелагиали разных районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Учитывая характер вертикального распределения и суточных миграций копепод (Terazaki, 1994; Шебанова, 1997, 2006; Гейнрих, 2002), можно предположить, что копеподиты II–IV стадии, еще не опустившиеся в период исследований в более глубокие слои и сконцентрированные днем и ночью в поверхностном 50-метровом слое,

становятся вполне доступной пищей для лососей. Как уже отмечалось выше, наиболее высокая доля копепод в питании рыб отмечалась в 13-м районе, где их биомасса была высокой, но даже в этом районе в 2006, 2008 и 2012 гг. их доля в питании горбуши была пониженной (рис. 3.35). По всей видимости, в эти годы не только количество и доступность копепод, но и высокое обилие других кормовых объектов, определяло состав рациона горбуши. Коэффициент корреляции обилия копепод в планктоне и их доли в питании горбуши составил 0,358 (при p -уровне $\leq 0,05$).

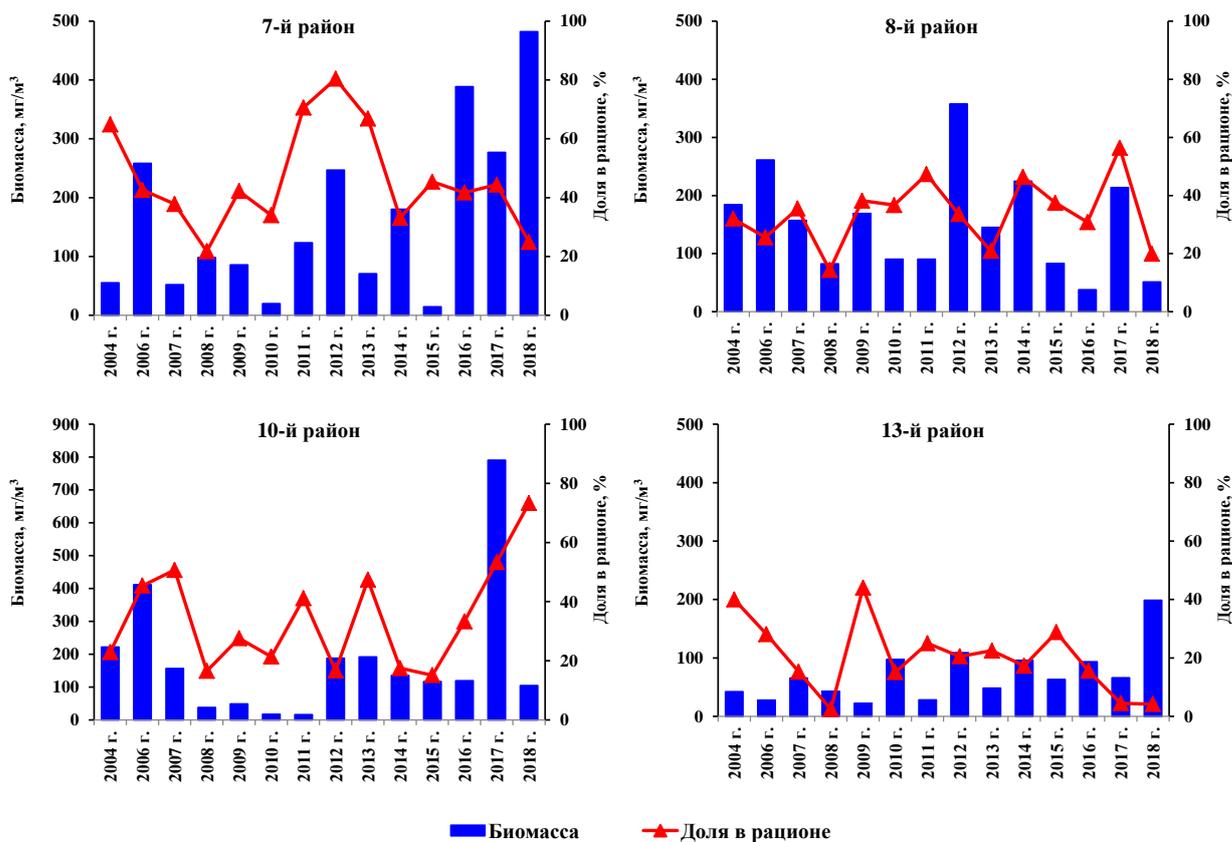


Рис. 3.34. Биомасса (мг/м^3) эвфаузиид в слое эпипелагиали 0–50 м и их доля в рационе горбуши размерной группы 40–50 см в прикурильских районах летом 2004–2018 гг.

Амфиподы и птероподы, биомасса и доля которых в планктоне значительно ниже, чем копепод и эвфаузиид, в питании планктоноядных лососей, в частности горбуши, имеют большое значение. Это обусловлено избирательностью лососей по отношению к этим группам планктона, а также особенностями распределения этих планктёров. Как уже отмечалось выше, гиперииды и птероподы образуют скопления в эпипелагиали, в том числе и в приповерхностных слоях, и являются доступными кормовыми объектами для рыб. Трофический уровень (TL) взрослой горбуши составляет 3.9, а в случаях потребления нектонной пищи достигает 4.4

(Чучукало, Напазаков, 2011). В Охотском море летом TL мигрирующих лососей, в том числе и горбуши, оценен в 2.8–3.0 (Горбатенко, 2018). Летом в период нагула и миграций через тихоокеанские прикурильские и прикамчатские воды рассчитанный трофический уровень горбуши в разные годы составил 3.3–3.6.

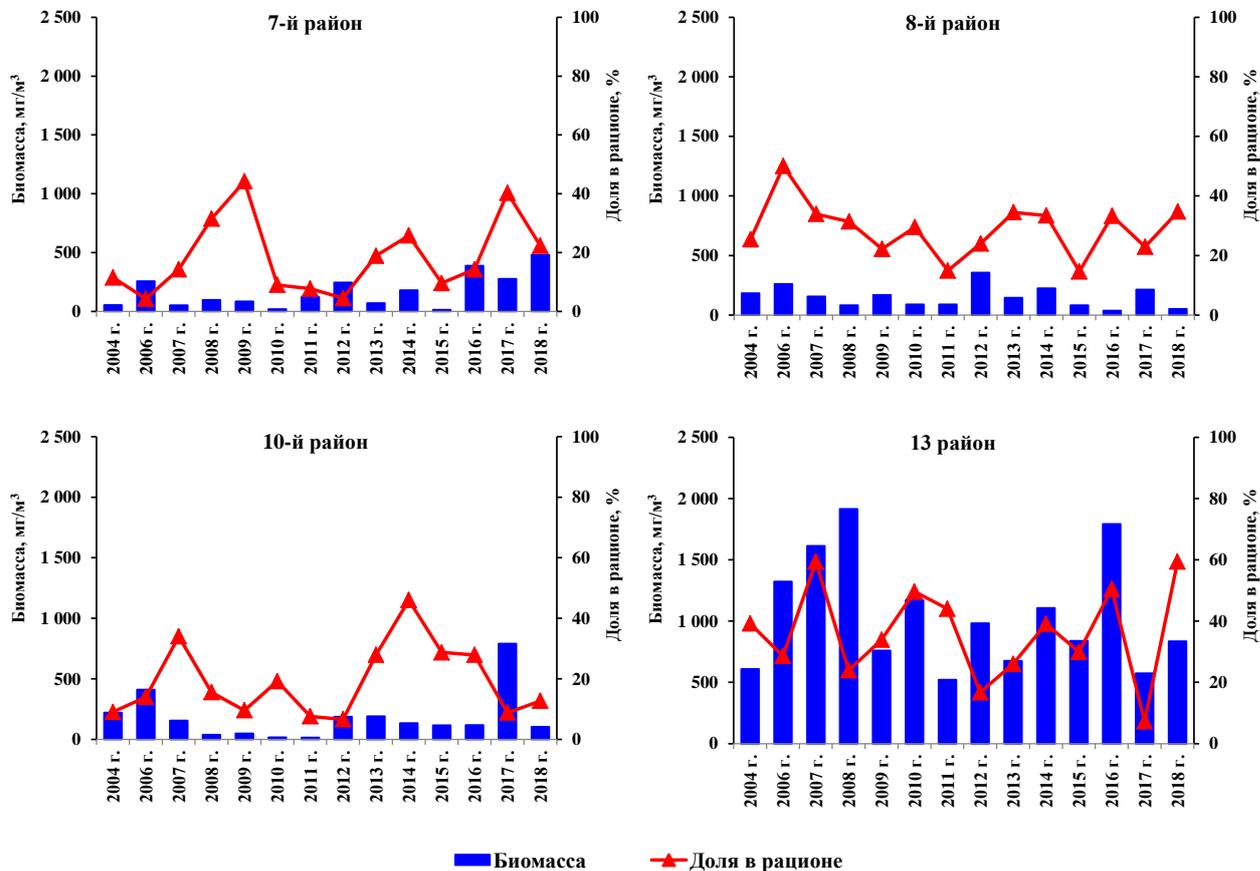


Рис. 3.35. Биомасса (мг/м^3) копепоид в слое эпипелагиали 0–50 м и их доля в рационе горбуши с длиной тела 40–50 см в прикурильских районах летом 2004–2018 гг.

Кета. Самую высокую избирательность по отношению к определенным кормовым объектам из всех лососей демонстрирует кета. Большое значение в питании этого вида имеют птероподы, особенно в местах воспроизводства и повышенных концентраций крылоногих моллюсков (Андриевская, 1968, 1975; Волков, 1994; Дулепова, 1998; Старовойтов, 2002). Кроме этого, характерной особенностью питания кеты (главным образом крупноразмерной) является потребление ею большого количества желетелых гидробионтов (гребневика, медузы, салпы, ойкоплевры). Это в определенной степени обусловлено морфологическим строением ее пищеварительной системы и отличает кету от других видов лососей (Веригина, Савваитова, 1974; Воронина, 1997). Амфиподы, эвфаузииды, молодь рыб и копепоиды в качестве кормовых объектов используются кетой в меньшем количестве (Волков и др., 1995,

1997; Найденко, 2002; Найденко, Кузнецова, 2002; Старовойтов, 2002, 2003б; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Кузнецова, Слабинский, 2007; Заволокин, 2008а; Шунтов, Темных, 2008а). В рассматриваемом регионе доля амфипод в рационе кеты снижалась с 32 % у мелких рыб (АС до 40 см) до 8 % у крупных (АС > 60 см), а доля птеропод и желетелых в питании крупноразмерной кеты увеличивалась в два раза. Копеподы присутствовали главным образом в рационе мелкоразмерных рыб (см. рис. 3.31). Несмотря на доминирование в планктоне сагитт, эта планктонная группа обычно слабо потребляется лососями. По всей видимости, в отношении сагитт проявляется видоспецифическая избирательность лососей. Кроме того, высокая двигательная активность сагитт позволяет им успешно избегать выедания рыбами.

Наибольшая межгодовая изменчивость состава рациона характерна для кеты с длиной тела 30–40 см (рис. 3.36). Например, в питании рыб этой размерной группы значение амфипод изменялось от 1,0 до 60,0 %, а птеропод — от 0,2 до 78,0 %. Довольно значительно в питании варьировала доля желетелых, сагитт и амфипод. У крупных рыб (АС > 60 см), в питании которых птероподы и желетелые обычно доминируют, межгодовая динамика состава рациона была незначительной (рис. 3.36, Приложение 14).

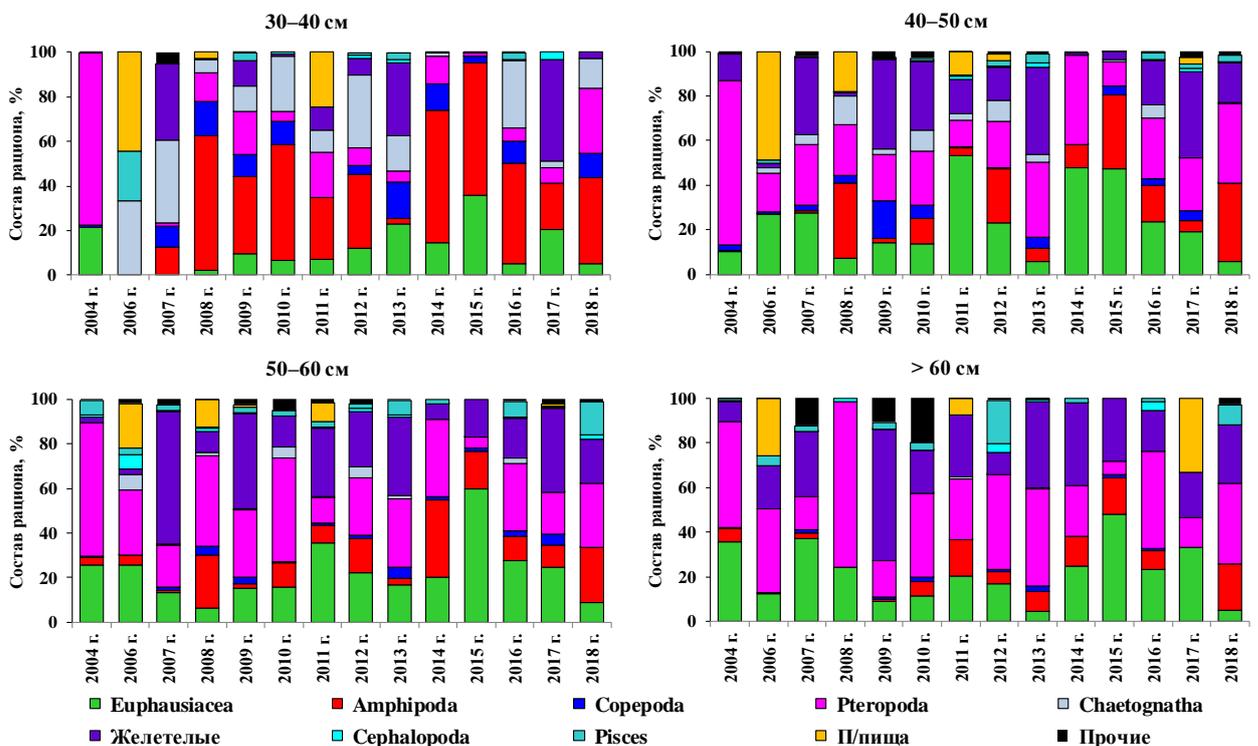


Рис. 3.36. Межгодовая динамика состава рациона кеты разных размерных групп в верхней эпипелагили тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Широкий пищевой спектр кеты, включающий жертв разных трофических уровней, определяет большой диапазон (3.3–4.4) индекса TL разноморазмерных рыб, с выраженным трендом увеличения TL у крупных рыб (Чучукало, Напазаков, 2011). Летом в прикурильских и прикамчатских водах рассчитанный TL кеты находился в пределах 3.5–3.8, за счет потребления ею гипериид, гребневиков, медуз и птеропод (*C. limacina*), имеющих более высокий трофический уровень, по сравнению с копеподами и эвфаузидами.

Нерка. Основу питания нерки обычно составляют гиперииды, эвфаузииды, копеподы и птероподы, а доля молодежи декапод, рыб и кальмаров возрастает только в рационе крупных рыб (Андриевская, 1970; Чучукало и др., 1994а, б; Волков и др., 1995; Дулепова, 1998; Найдено, Кузнецова, 2002; Ефимкин, 2003; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008а). Это обусловлено тем, что многочисленные длинные жаберные тычинки с зубчиками на концах, обеспечивают этому виду лососей успешное питание главным образом планктоном, а доля нектона в пище обычно невысокая (Заволокин, 2008б).

В 2004–2018 гг. в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки главными кормовыми объектами нерки были амфиподы и эвфаузииды. При этом доля амфипод в питании у крупных рыб по сравнению с медкоразмерными снижалась в 6,4 раза, а эвфаузиид — в 2,3 раза увеличивалась. Следует отметить, что среди лососей именно у нерки наблюдается наиболее высокая среднемноголетняя доля амфипод в рационе (см. рис. 3.31). Вероятно, это связано не только с обилием и доступностью гипериид в слое обитания лососей, но и избирательностью нерки по отношению к этой группе планктона. Из других групп постоянными компонентами питания нерки были копеподы и птероподы. В соотношения кормовых групп в рационе нерки отмечается значительная межгодовая динамика (рис. 3.37, Приложение 15). Например, в 2008, 2012 и 2018 гг. в ее питании доминировали (или имели высокую долю) гиперииды, в 2009 и 2013 гг. — копеподы, а в 2009–2010 — птероподы.

По данным В.И. Чучукало и В.В. Напазакова (2011) индекс TL нерки в морской период жизни находится в диапазоне от 3.5 до 4.5, но вследствие значитель-

ной динамики состава пищевого спектра разновозрастных рыб в разных местах их обитания, четкой зависимости между длиной рыб и величиной TL не наблюдается. В тихоокеанских прикурильских и прикамчатских водах размах индексов TL нерки был невелик — 3.4–3.6, за счет преимущественного питания планктоном.

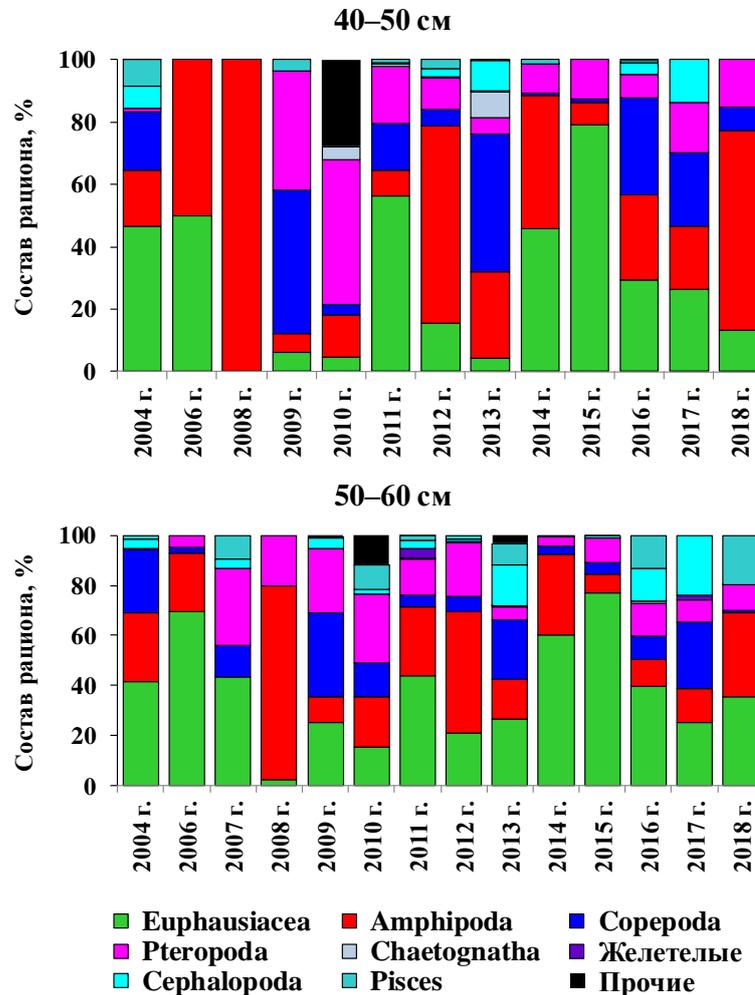


Рис. 3.37. Межгодовая динамика состава рациона нерки разных размерных групп в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Чавыча и кижуч. Эти два вида по типу питания относятся к эврифагам с преобладанием нектонной пищи или нектонофагам. Как известно из литературных источников (Веригина, Савваитова, 1974; Воронина, 1997), отношение кардиальной ветви желудка к пилорической, указывающей на степень хищничества рыб, наиболее высоко именно у чавычи и кижуча — соответственно 1,8 и 1,7 %. Хищное питание данных видов не только наблюдается у крупных особей, но и характерно для их молоди (Major et al., 1978; Волков и др., 1997; Карпенко, 1998; Чучукало, 2006). Основу питания чавычи в тихоокеанских водах Курильских ост-

ровов и Камчатки составляют головоногие моллюски, в меньшей степени рыба, а доля планктона (главным образом амфипод) низкая (см. рис. 3.31). В рационе кижуча также доминируют кальмары, доля рыбы невысокая, но выше доля планктона. Из планктонных организмов потребляются в основном эвфаузииды и в равных минимальных долях гиперииды, копеподы и птероподы. Существенных межгодовых изменений в питании обоих видов не отмечено. Индексы TL чавычи и кижуча в морской период жизни являются более высокими, чем горбуши, кеты и нерки (Чучукало, Напазаков, 2011). Летом в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки трофический уровень чавычи составил 4.1–4.5, а кижуча — 4.0–4.3.

При анализе питания лососей в разные периоды лет было установлено, что при высоком обилии НБ-СТ-Т-рыб-мигрантов в 2004–2018 гг. кардинальных изменений, в частности замены предпочитаемых кормовых объектов на второстепенные, в питании лососей не произошло. В некоторых случаях изменилось лишь соотношение главных кормовых групп в пищевом спектре рыб. Например, в питании горбуши (наиболее массовой размерной группы с длиной тела 40–50 см) во всех районах отмечали увеличение доли амфипод и несущественное снижение (за исключением 5 и 13-го районов) доли птеропод. В отдельных районах горбушей стало больше потребляться эвфаузиид (рис. 3.38, Приложение 16). У кеты и нерки всех размерных групп также в питании наблюдалось увеличение доли эвфаузиид и гипериид (рис. 3.39–3.40). Это может быть следствием повышенной в рассматриваемые годы биомассы данных групп планктона.

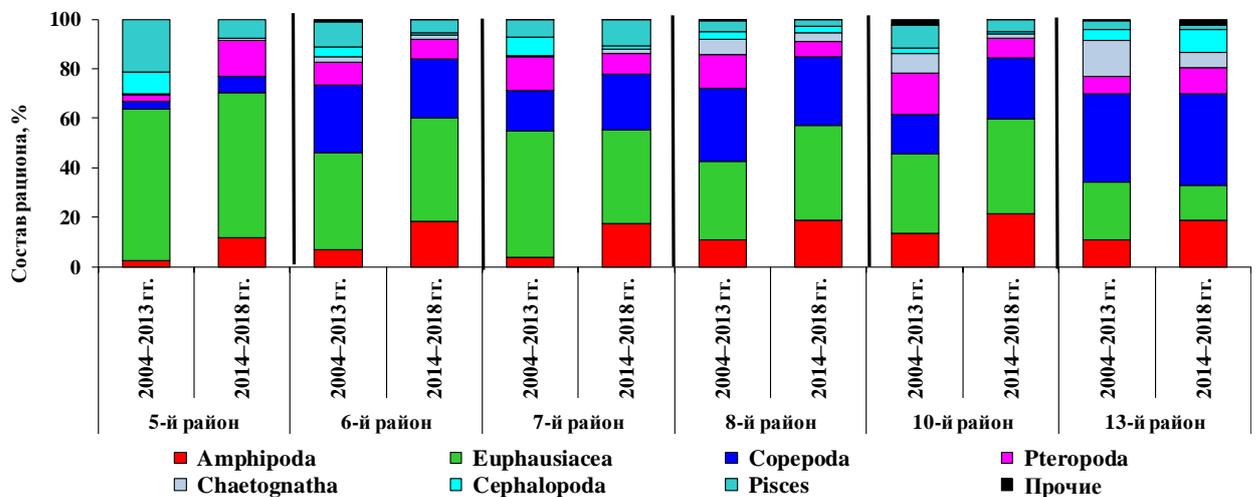


Рис. 3.38. Состав рациона горбуши размерной группы 40–50 см в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2013 и 2014–2018 гг.

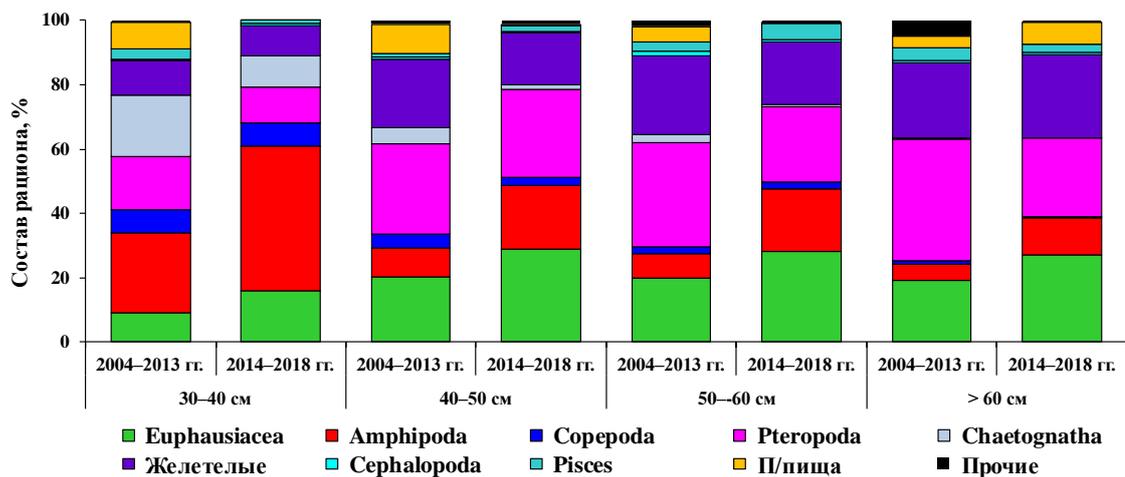


Рис. 3.39. Состав рациона кеты в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2013 и 2014–2018 гг.

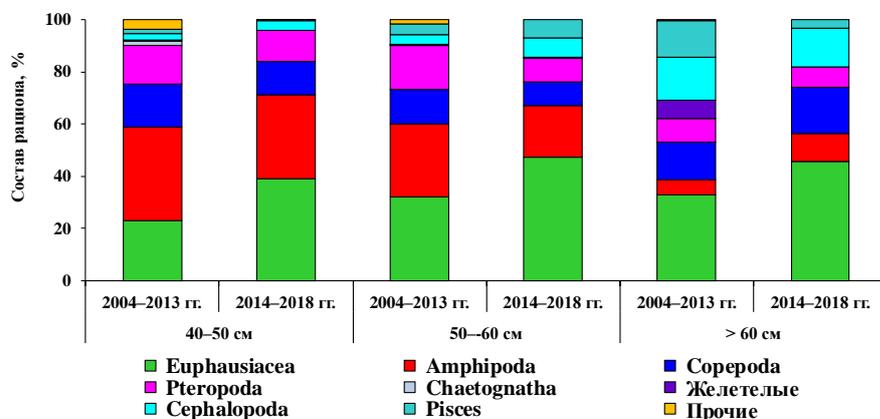


Рис. 3.40. Состав рациона нерки в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2013 и 2014–2018 гг.

Таким образом, эффективность потребления кормовых объектов и различия в питании лососей определялись не только избирательностью их питания, но также обилием, доступностью, динамичностью во времени и дискретностью в пространственном распределении потребляемых кормовых объектов.

В межгодовой динамике интенсивности питания лососей определенной закономерности обнаружено не было, но в некоторые годы отмечалась пониженная (по сравнению со среднемноголетней) накормленность рыб. Летом через тихоокеанские прикурильские и прикамчатские воды проходят лососи различных популяций и группировок (горбуша), соответственно, с разным состоянием зрелости и кормовыми потребностями. Кроме того, распределение и состав кормовых ресурсов в пределах всей обследованной акватории неодинаковы. Поэтому разные виды лососей (и их размерные группы) даже в пределах одного района и года могут иметь разную интенсивность питания.

В качестве примера на рис. 3.41 и 3.42 показаны межгодовые различия индексов наполнения желудков (ИНЖ) горбуши (с длиной тела 40–50 см) и разновозрастных кеты и нерки. У горбуши разброс в количественных показателях интенсивности питания отражает, по-видимому, различное состояние зрелости подошедших в данный регион рыб и условия нагула в океане в предыдущий зимне-весенний период. При этом в 2006, 2015 и 2018 гг. ИНЖ, рассчитанные в среднем для всей акватории, были заметно ниже среднемноголетнего значения (рис. 3.41). У кеты и нерки также наблюдался значительный разброс значений ИНЖ, поскольку летом в пределах тихоокеанских прикурильских и прикамчатских районов встречаются одновременно половозрелые (с различными кормовыми потребностями) и нагуливающиеся неполовозрелые рыбы.

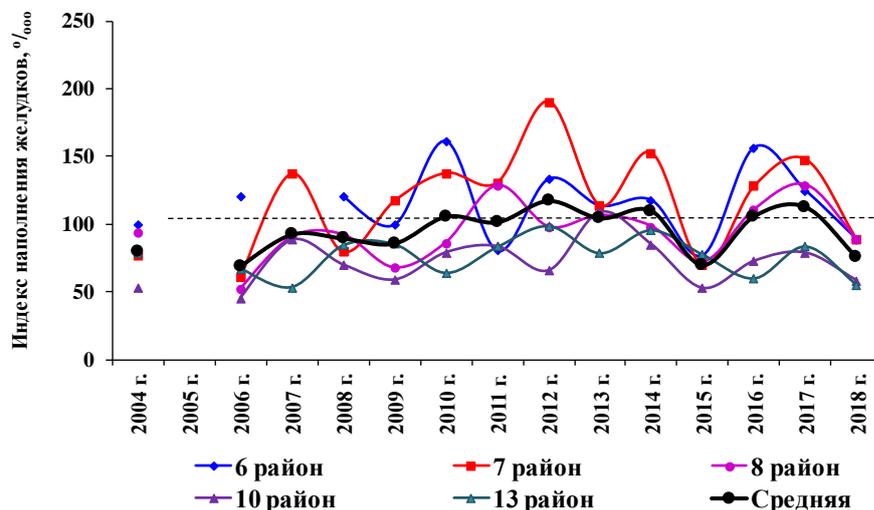


Рис. 3.41. Интенсивность (ИНЖ, ‰) питания горбуши с длиной тела АС 40–50 см в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

При этом у кеты всех размерных групп (за исключением рыб с длиной тела < 40 см, у которых ход кривой несколько отличался) средние по всей акватории ИНЖ имели пониженные значения в 2004, 2006, 2009–2010, 2015 и 2018 гг., а у нерки — кроме этих лет и в 2013 г. (рис. 3.42). Осреднение величины ИНЖ для трех видов лососей всех размерных групп и районов показало, что в 2006, 2009, 2015 и 2018 гг. интенсивность питания, по сравнению со среднемноголетним показателем была ниже (рис. 3.43). Одновременное снижение интенсивности питания сразу у трех видов лососей (всех размерных групп) свидетельствует, по всей видимости, об изменениях условий нагула рыб, что более подробно будет рассмотрено при обсуждении пищевой обеспеченности нектона.

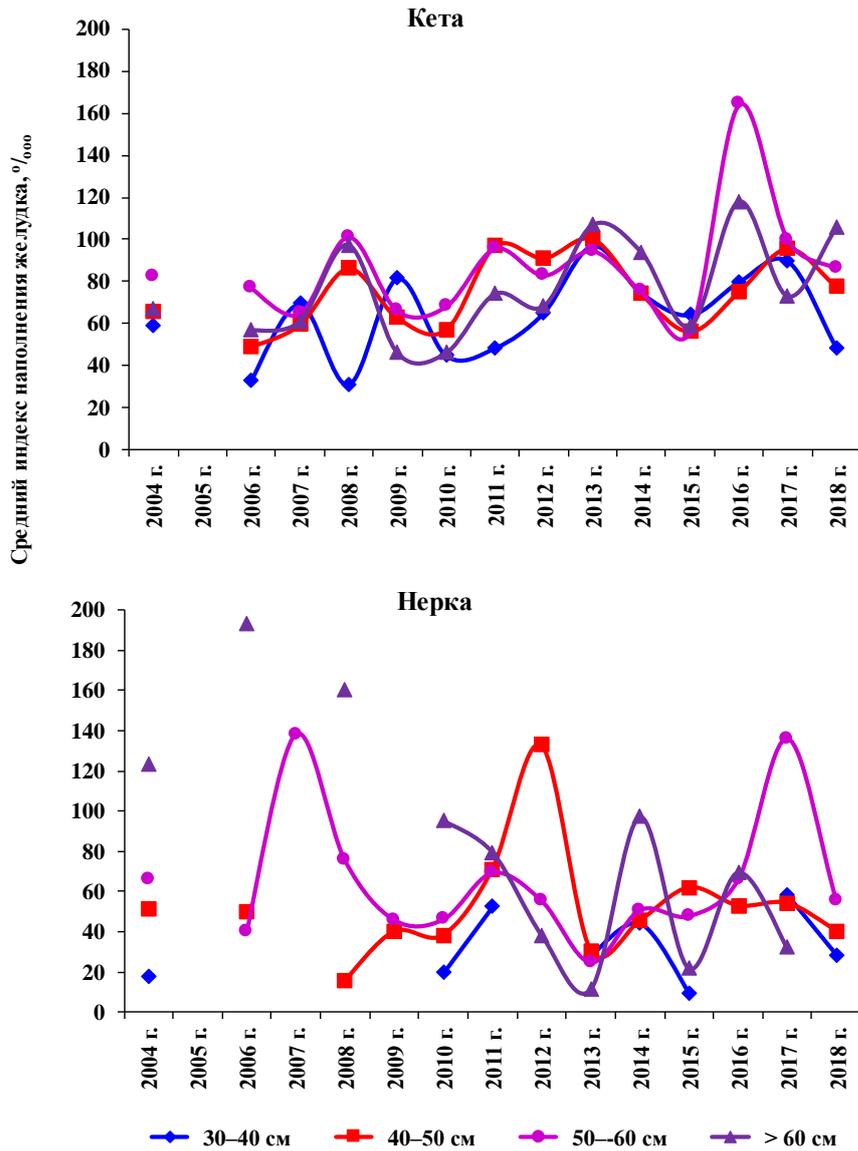


Рис. 3.42. Интенсивность (ИНЖ, ‰) питания кеты и нерки разных размерных групп в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

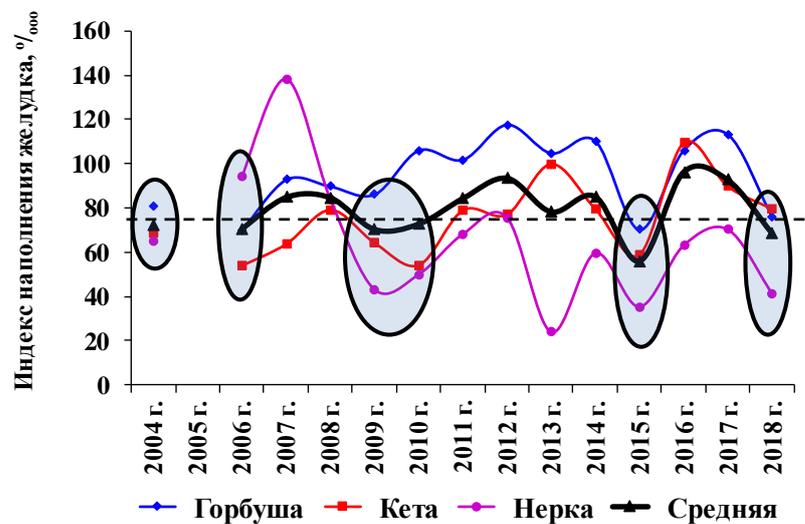


Рис. 3.43. Средний ИНЖ (‰) лососей в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Активно мигрирующие НБ-СТ-Т-рыбы. Как уже отмечалось выше, прикурильские тихоокеанские воды используются для нагула НБ-СТ-Т-рыбами, обилие которых было высоким в 2004 г. (при высокой численности японского анчоуса) и в 2014–2018 гг. (при высокой численности двух видов скумбрии и сардины). Японская и пятнистая скумбрии являются по составу пищи и строению глоточного и жаберного аппаратов видами со смешанным типом питания и имеют довольно широкий пищевой спектр, который зависит от динамики в составе планктонных сообществ в местах их обитания и миграций (Федосова, 1984; Стовбун, 1992; Беляев, 2003; Иванов, 2005; Чучукало, 2006; Кузнецова, Шебанова, 2016, 2017б).

Рацион японской скумбрии составляют копеподы, эвфаузииды, миктофиды, мелкая сардина, молодь рыб, молодь кальмаров, а также гиперииды, аппендикулярии и сальпы (рис. 3.44). Наиболее активно скумбрия потребляет копепод и эвфаузиид. В годы исследований в южнокурильских водах (10-й район и южная часть 13-го района), где наблюдалась повышенная биомасса эвфаузиид, доля копепод и эвфаузиид в рационе скумбрии, особенно мелкоразмерной, была выше, чем в других районах. У крупной скумбрии состав рациона был более разнообразным, с высокой долей рыб, кальмаров и желетелых организмов (рис. 3.44). Суточный пищевой рацион скумбрии летом во время нагульных миграций в данном регионе оценивается в 3,96 % массы тела (Кузнецова, Шебанова, 2016).

Состав рациона пятнистой скумбрии также формировали копеподы, эвфаузииды и в меньшей степени амфиподы и желетелые, а у крупных рыб увеличивалась доля нектонной пищи. Во время нагула в прикурильских водах скумбрия активно питалась. Несмотря на разброс значений ИНЖ от 52 до 457 ‰, среднегодовалый показатель для рыб с длиной тела менее 30 см составил 103 ‰, а для рыб более 30 см — 154 ‰. Суточный пищевой рацион пятнистой скумбрии определен в 3,7 % массы тела (Кузнецова, Шебанова, 2016).

Минимальные значения индекса TL характерны для мелкоразмерных рыб и составляют у японской скумбрии 3.2–3.3, увеличиваясь у крупноразмерных рыб за счет питания нектонной пищей до 3.5–3.6 и 4.1 у японской и пятнистой скумбрии.

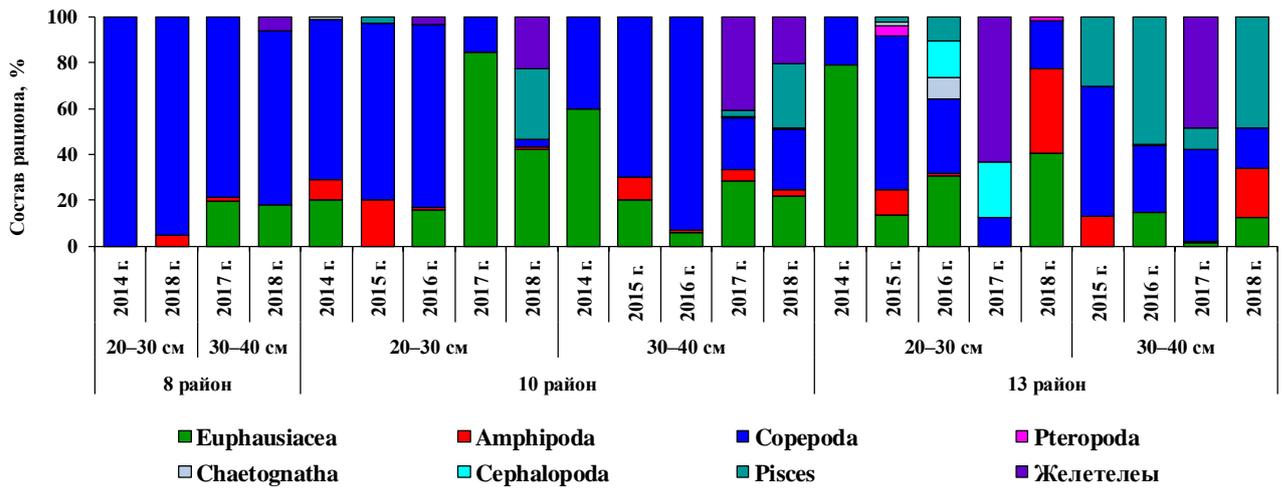


Рис. 3.44. Состав рациона разновозрастной японской скумбрии в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2014–2018 гг.

Сардина имеет высокую пластичность питания и в районах нагула потребляет все доступные ей кормовые организмы, в том числе фитопланктон (Кеня, 1982; Стовбун, 1982, 1983; Свирский, Иванов, 1984; Лапшина и др., 1990; Хирамото, 1991; Беляев, 2003, Иванов, 2005). В тихоокеанских прикурильских водах состав ее рациона формировали главным образом копеподы и фитопланктон (рис. 3.45). Эвфаузииды и амфиподы имели значение в питании рыб в основном в южнокурильских районах, где биомасса этих рачков заметно выше, чем в глубоководных районах, особенно в 2017–2018 гг. Относительно низкий (3.1–3.3) трофический уровень сардины обусловлен потреблением преимущественно растительных видов копепод, фитопланктона и эвфаузиид.

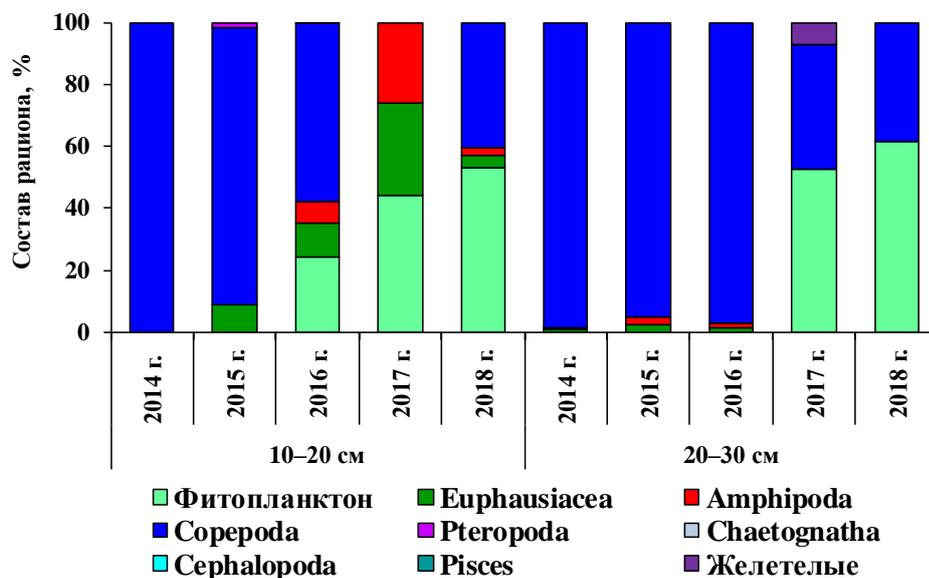


Рис. 3.45. Состав рациона разновозрастной сардины в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2014–2018 гг.

В начале нагульного периода (июнь-август) у сардины наблюдается обычно высокая интенсивность питания, а по мере увеличения жирности (в октябрь-ноябре) она уменьшается, и только для мелких неполовозрелых особей характерно активное питание в течение всего нагульного периода (Кеня, 1982; Швыдкий, 1988; Дулепова и др., 1990; Лапшина и др., 1990; Иванов, 2005). В 2014–2018 гг. среднемноголетний показатель интенсивности питания сардины составил 109 и 106 ‰ у рыб с длиной тела соответственно 10–20 и 20–30 см. По расчетам Н.А. Кузнецовой (Кузнецова, Шебанова, 2016) суточный пищевой рацион сардины летом в прикурильских водах составил 4,23 %.

Кроме массовых видов скумбрии и сардины, в тихоокеанских прикурильских районах летом нагуливаются японский анчоус, японский морской лещ и сайра. В составе пищи японского анчоуса, который в прикурильских водах в большом количестве отмечался только в 2004 г. и в меньшем в 2008 г., доминировали эвфаузииды, копеподы, птероподы и амфиподы (см. рис. 3.30). Однако, кроме зоопланктона, в его рационе могут также встречаться личинки рыб и кальмаров (Smith, Eppley, 1982; Степаненко, 1986; Чучукало и др., 1995; Кузнецова, 1997). Средняя величина ИНЖ анчоуса (с длиной тела 10–20 см) в прикурильских водах летом 2004 и 2008 гг. составила соответственно 144 и 105 ‰, что свидетельствует о его активном нагуле. За счет питания в основном зоопланктонной пищей TL японского анчоуса летом в тихоокеанских прикурильских водах был невысокий — 3.3.

Пищевой рацион японского морского леща, нагуливающегося главным образом в прикурильских глубоководных районах, составляют крупные гидробионты. Основу рациона морского леща с длиной тела до 40 см формируют копеподы и эвфаузииды. Крупные рыбы, являясь преимущественно нектонофагами, питаются в основном миктофидами, мелкоразмерными особями алепизавра, северным и тихоокеанским кальмарами, молодью других головоногих, а доля зоопланктона обычно низкая (см. рис. 3.31). Соответственно, трофический уровень морского леща летом в рассматриваемом регионе достигает величины 4.3–4.5. Летом в прикурильских водах среднемноголетний ИНЖ морского леща составил 152 и 90 ‰

у рыб с длиной тела соответственно 30–40 и 40–50 см, т.е. мелкий лещ питался более интенсивно.

В питании сайры доминируют эвфаузииды, а также гиперииды и копеподы (см. рис. 3.30). Преимущественное питание планктоном обуславливает положение этого вида в трофической сети на 3-м трофическом уровне (TL 3.0–3.4). Максимальная активность сайры приходится на темное время суток (Новиков, 1967; Чучукало, 2006), в это время в ее питании обычно имеют значение те ракообразные, которые совершают вертикальные миграции в поверхностные слои и ночью образуют высокие концентрации. Поэтому в ночное время в ее рационе преобладают эвфаузииды и копеподы, а днем — гиперииды. В июне, в начале нагульных миграций в прикурильские воды, ИНЖ сайры изменялись от 7 до 61 ‰, т.е. были невысокими. Однако известно, что летом, в период основного нагула, интенсивность питания сайры высокая и ее суточный рацион достигает 5,0–5,5 % массы тела, что определяет ее заметную роль в потреблении ресурсов (Naydenko, 2002; Чучукало, 2006).

Бати- и мезопелагические рыбы. По составу пищевого рациона большинство бати- и мезопелагических рыб можно отнести к группе «преимущественно зоопланктофаги». Характерной чертой мезопелагических рыб, и особенно светящихся анчоусов, являются их суточные вертикальные миграции в ночное время в верхние слои пелагиали, где они активно питаются (Clarke, 1978; Беккер, 1983; Парин, 1988; Горбатенко, Ильинский, 1991; Баланов и др., 1994, 1995; Лапко, 1995). Миктофиды имеют высокую пластичность питания, но их пищевой спектр в значительной мере зависит от наличия, концентрации и доступности кормовых организмов в слое питания рыб (Горелова, 1975, 1985; Беккер, 1983; Collard, 1970; Горбатенко, Ильинский, 1991; Чучукало и др., 1992а, б; Баланов и др., 1995; Kawamura, Fijii, 2000; Moku et al., 2000). Однако часто наблюдается довольно однообразный состав рациона миктофид, состоящий, например, только из эвфаузиид или копепод, которые, так же как и миктофиды, в темное время суток поднимаются в поверхностные слои эпипелагиали. В тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки именно эвфаузииды и копеподы составляли основу питания миктофид и только в рационе тарлетонбинии чаще всего доминировали амфипо-

ды, а на втором по значимости месте были эвфаузииды и копеподы. У диаф-тета, японского нотоскопела и светлоперого стенобраха, эти группы планктона достигали 98–100 % рациона (рис. 3.30). При этом в 13-м глубоководном районе, где доля копепод в планктоне была высокой, миктофиды потреблялись главным образом веслоногих рачков. Соответственно, трофический уровень миктофид составил всего 3.1–3.3.

Серебрянка, несмотря на довольно широкий спектр питания, также потребляла копепод и эвфаузиид, при этом доля копепод была выше, чем эвфаузиид в 2–3 раза. Кроме них серебрянка питалась птероподами, а доля других групп зоопланктона (амфипод, ойкоплевр, сагитт) в рационе была низкой (рис. 3.30). Трофический уровень серебрянки летом в тихоокеанских прикурильских и прикамчатских районах составил 3.1–3.2. В то время как в Охотском море TL этого вида выше и достигает 3.7 (Горбатенко, 2018).

Охотский батияг имеет сходные с серебрянкой особенности вертикального распределения и суточных миграций (Баланов и др., 1995), но при этом питание этих видов различается. В рассматриваемом регионе в питании батияга доминировали желетелые (гребневики, медузы, аппендикулярии, по отношению к которым этот вид проявляет избирательность), а также молодь головоногих. Преимущественное питание охотского батияга желетелыми организмами отмечают и другие авторы (Горбатенко, Ильинский, 1991; Баланов, 1994; Косенок, Свиридов, 2006). Следует отметить, что эти же кормовые объекты отмечаются при питании серебрянки в мезопелагиали (Баланов и др., 1994; Ильинский, Горбатенко, 1994). Вероятно, основное питание батияга во время подъема в поверхностные слои проходит в нижних слоях эпипелагиали или в верхней мезопелагиали (Чучукало, 2006). По типу питания батияг отнесен к «эврифагам с небольшой долей нектонной пищи», а в пищевой сети он находится на четвертом трофическом уровне. В Охотском море по данным К.М. Горбатенко (2018) TL охотского батияга выше — 4.7.

Мезопелагические рыбы питаются в верхнем слое эпипелагиали в основном в темное время суток, и рассчитанные суточные рационы для многих видов нахо-

дятся в пределах 0,8–1,4 % массы тела (Горбатенко, Ильинский, 1991; Баланов, Горбатенко, 1995; Ильинский, 1998; Косенок и др., 2006; Косенок, Свиридов, 2006; Чучукало, 2006). Но при высокой биомассе мезопелагические рыбы в поверхностных слоях потребляют большое количество планктона (Найденко, Хоружий, 2017).

Кальмары. Как известно (Чучукало, 2006), кальмарам не свойственна избирательность питания, и они питаются наиболее массовыми и доступными объектами, подходящими им по размеру. Пищевой спектр кальмаров обычно формируют эвфаузииды, амфиподы, копеподы и различные виды нектона, в том числе головоногие и их молодь (Шевцов, 1978; Несис, 1985; Горбатенко и др., 1995; Кузнецова, 1998, 2005; Федорец, 2006; Чучукало, 2006).

В рассматриваемом регионе в рационе северного кальмара (с длиной мантии до 10 см) преобладали эвфаузииды и амфиподы, гораздо меньшее значение имели копеподы и птероподы, а у более крупных особей доминировали эвфаузииды, молодь кальмаров и рыба (в основном миктофиды) (рис. 3.30). Основу питания тихоокеанского кальмара с размерами мантии до 10 см напротив составляли копеподы, а затем эвфаузииды и амфиподы. В рационе крупных особей этого вида снижалось значение копепод и увеличивалось — нектонных организмов. Рацион других видов кальмаров — камчатского, аляскинского и Мадоки также слагали эвфаузииды, копеподы, сагитты, молодь кальмаров и рыбы. Командорский кальмар питался в основном эвфаузиидами, рыбой и молодь кальмаров, в том числе собственной. При этом в ночное время в его рационе увеличивалась доля миктофид. Такое разнообразное питание данных видов кальмаров позволяет им занимать разное положение в трофической сети — от 3 до 4-го трофического уровня, при этом в онтогенезе TL повышается. В рационе курильского и гигантского крючконосных кальмаров наблюдалась наиболее высокая доля нектона (в некоторых случаях до 80–100 %), соответственно, эти виды занимали и более высокий трофический уровень (TL 4.3). Напротив, у кальмара-светлячка в питании доминировали планктонные организмы (чаще всего эвфаузииды), а доля нектонной пищи была низкой, что определяло его положение в сети на разных уровнях (от 3.4 до 3.8).

Как известно (Несис, 1985; Радченко, 1992; Лапко 1995; Чучукало, 2006), интенсивность питания головоногих моллюсков очень высокая, что связано с высоким обменом веществ. В летний период 2004–2018 гг. интенсивность питания кальмаров изменялась в широких пределах в зависимости от вида и района исследований, что учитывалось в дальнейших расчетах потребления ими кормовых ресурсов.

Пищевое сходство. Для суждений о том, насколько в тихоокеанских прикурильских и прикамчатских районах совпадает состав пищи различных массовых видов рыб и кальмаров, были рассчитаны индексы пищевого сходства. Очень высокие значения (75 % и более) индексов пищевого сходства имеют 86 пар видов и их размерных групп, значения от 50 до 75 % — 319 пар, средние (от 25 до 50 %) — 370 пар, низкие (менее 25 %) — 387 пар, и у 83 пар сходство равно нулю. Таким образом, только одна треть всех проанализированных пар имеет совпадение спектров более 50 % (Приложение 17).

Самую высокую степень пищевого сходства имеют камчатский кальмар (с размером мантии < 10 см) с миктофидами (калифорнийским симболофором (96,7 %), диаф-тета (96,7 %), светлоперым стенобрахом (88,6 %)), а также пары крупноразмерный северный терпуг и скопелозавр Харри (95,5 %), миктофиды между собой (от 75,0 до 93,9 %), минтай (АС 30–50 см) и светлоперый стенобрах (91,1 %), одноразмерные (АС 10–20 см) японская скумбрия и серебрянка (80,6 %), сайра и японский нотоскопел (79,7 %) и тихоокеанский и северный кальмары (с размером мантии 10–20 см) (76,8 %) (Приложение 17, рис. 3.46). Высокое пищевое сходство со многими видами имеет японский анчоус (АС > 10 см): с минтаем (АС 30–50 см) — 90,2 %, светлоперым стенобрахом (АС < 10 см) — 86,5 %, диаф-тета (АС < 10 см) — 81,3 %, серебрянкой (АС 10–20 см) — 81,2 %, камчатским и тихоокеанским кальмарами (< 10 см) (78,4 и 75,7 %) и скумбрией (АС 20–30 см) (78,3 %). Основу питания всех этих видов составляют эвфаузииды и копеподы.

Высокое пищевое сходство получено для нектонофагов — чавычи, кижуча, гигантского и курильского крючьеносного кальмаров и японского морского леща — за счет высокой доли головоногих в рационе этих видов. Эти виды на дендрограмме пищевого сходства объединены в один кластер (рис. 3.46). В этот же кластер вошел кальмар Мадоки за счет высокой доли в его рационе нектона и хищных сагитт.

Среди лососей высокое пищевое сходство отмечено у горбуши с минтаем и неркой крупных размеров (78,5–85,8 %), сходство выше 50 % — у горбуши со скумбрией (АС 20–30 см), анчоусом (АС > 10 см), северным (≤ 10 и 10–20 см) и камчатским (≤ 10 см) кальмарами и некоторыми миктофидами (Приложение 17). В то же время у разноразмерной горбуши и мелкой скумбрии (АС 10–20 см) пищевое сходство составляет всего 40–50 %, так как в питании мелкой скумбрии доминируют в основном копеподы, которые у горбуши являются второстепенной пищей. У горбуши и сардины разных размерных групп индекс пищевого сходства находится в пределах от 23 до 45 %, а расхождение спектров обеспечивается высокой долей фитопланктона и копепод в питании сардины (см. рис. 3.30 и 3.45).

У кеты, в связи с питанием желетелым планктоном и птероподами, пищевые спектры с другими видами совпадают лишь частично. Наибольшую степень сходства (от 50 до 75 %) имеет только мелкоразмерная кета (с размерами тела от 30 до 50 см), в частности, с неркой, тихоокеанским и северным кальмарами, горбушей и тарлетонбинией. Степень сходства пищи крупной кеты с этими же видами составляет всего 28–50 %, а с крупной скумбрией (с размерами тела АС > 20 см) — 35–40 %, с мелкой скумбрией (АС < 10 см) — 15–24 % и с сардиной — в пределах 4–21 % (Приложение 17).

Нерка наибольшее сходство состава пищи имеет с горбушей, и в зависимости от сравниваемых размерных групп индекс пищевого сходства этих видов находится в пределах от 50 % (у мелкоразмерных особей) до 83 % (у крупноразмерных особей). При этом совпадение пищевого рациона рыб размером до 40 см невысокое, так как в питании нерки этих размеров значительную долю составляют гиперииды (см. рис. 3.31).

Японская скумбрия высокую степень пищевого сходства имеет с тихоокеанским кальмаром (с размером мантии ≤ 10 см), при этом у мелких рыб (АС до 20 см) индекс пищевого сходства равен 86 %, у среднеразмерных (АС 20–30 см) — 78 %, а у крупных (АС более 30 см) — 76 %. Степень пищевого сходства (от 76 до 81 %) отмечена у скумбрии с серебрянкой (АС 10–20 см), минтаем (АС 30–50 см) и анчоусом (АС > 10 см).

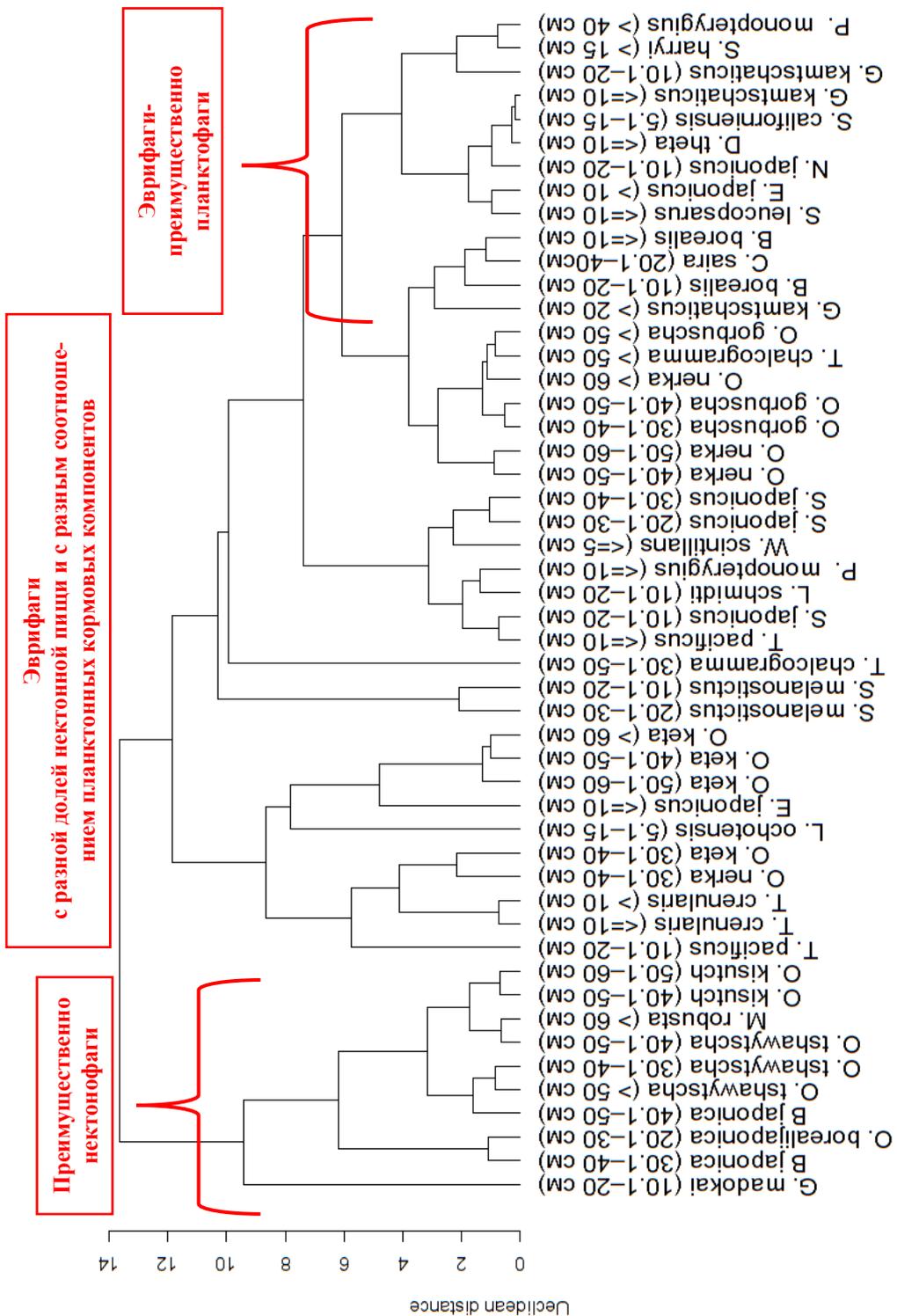


Рис. 3.46. Дендрограмма пищевого сходства наиболее массовых видов рыб и кальмаров в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2014–2018 гг.

Сардина в силу своего специфичного питания фитопланктоном, не имеет высокой (более 75 %) степени пищевого сходства с другими нектонными видами. Тем не менее в ее рационе значительную долю составляют копеподы, а у мелких рыб — гиперииды и амфиподы, что обеспечивает некоторое совпадение состава пищи сардины и других рыб и кальмаров, в основном мелкоразмерной группы (серебрянка, скумбрия, терпуг, тихоокеанский и камчатский кальмары, стенобрах, минтай, анчоус, диаф-тета, горбуша).

Среди кальмаров, как уже отмечалось выше, самое высокое пищевое сходство (более 75 %) имеет камчатский кальмар с миктофидами и среднеразмерным минтаем, а также терпугом и скопелозавром Харри. Состав пищи северного кальмара совпадает с питанием сайры, японского анчоуса, нерки, тихоокеанского кальмара, северного терпуга и некоторых миктофид. Тихоокеанский кальмар имеет очень высокую степень сходства пищевых спектров только со скумбрией (АС 10–20 см), серебрянкой, неркой (АС 50–60 см), северным кальмаром и анчоусом (АС более 10 см).

В целом трофологические исследования показали, что массовые виды рыб и кальмаров данного региона характеризуются довольно высокой пластичностью питания. Но, несмотря на межвидовые (размерно-возрастные), пространственные и межгодовые различия пищевых спектров, основу питания нектона в верхней эпипелагиали составляют главным образом 4 группы зоопланктона — эвфаузииды, копеподы, амфиподы, птероподы, а у некоторых видов — желетельный планктон и мелкоразмерный нектон. Остальные кормовые объекты (сагитты, остракоды, полихеты, личинки декапод, мизиды и прочие) имеют второстепенное значение или являются случайной пищей, определяя разнообразие пищевого рациона.

Виды рыб и кальмаров (либо их мелкоразмерные группы), потребляющие преимущественно планктонную пищу, отнесены к группе «преимущественно планктофаги». Кроме планктона, многие массовые виды рыб и кальмаров питаются нектонной пищей, являясь «эврифагами с разной долей нектонной пищи» либо «преимущественно нектонофагами» (у которых даже в питании молодежи преобладает нектонная пища).

Из 1245 пар видов рыб и кальмаров и их размерных групп сходство состава пищевых рационов более 50 % имеют только 405 пар, у остальных пар (в том числе многочисленных видов) наблюдается существенное расхождение пищевых спектров, что, как известно, обеспечивает снижение напряженности пищевых отношений.

У тихоокеанских лососей в годы их высокой численности, а также при высоком обилии НБ-СТ-Т-рыб-мигрантов и мезопелагических рыб кардинальных изменений питания, а именно снижения доли главной пищи и повышения второстепенной, не произошло. В 2014–2018 гг. в рационе горбуши, кеты и нерки наблюдалось увеличение доли гипериид и эвфаузиид, которые являются для лососей предпочитаемыми кормовыми объектами. Но это связано в первую очередь с повышенной биомассой данных групп планктона в этот период. В межгодовой динамике при высоком обилии лососей наблюдалось снижение интенсивности питания одновременно у горбуши, кеты и нерки (всех размерных групп), что, по всей видимости, свидетельствует об изменениях условий нагула рыб.

Полученные данные позволили оценить объемы потребления пищи рыбами и кальмарами, выделить главные и второстепенные пищевые связи и определить основных потребителей кормовых ресурсов данного региона.

3.4. Основные элементы трофической структуры планктонных и нектонных сообществ

Основными элементами трофической структуры пелагических сообществ являются продуценты, образующие первый трофический уровень (1-й TL), и консументы различных порядков и трофических группировок, формирующих последующие трофические уровни. Продуцирование первичного органического вещества в водных экосистемах осуществляется главным образом фитопланктоном (группой планктонных микроводорослей). Фитопланктон вместе с микрогетеротрофами (бактерии, простейшие) формируют в водоемах «первопищу», с которой начинаются трофические цепи и сети (Богоров, 1974; Виноградов и др., 1977; Раймонт, 1983; Виноградов, Шушкина, 1987; Гершанович и др., 1990).

В подразделе 3.2 приведена информация по сетному фитопланктону, который является важной частью биоты и вносит заметный вклад в первичное продуцирование. Однако главную роль в образовании органического вещества в водных экосистемах имеет мелкий фитопланктон (мелкоразмерные формы, а также нанофитопланктон размером 2–30 мкм и пикопланктон размером 0,2–2,0 мкм) (Раймонт, 1983; Виноградов, Шушкина, 1987; Михеева, 1996; Шунтов, 2001). Данные об его обилии очень важны для расчета объемов первичной продукции и оценки продуктивности вод.

Тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки характеризуются высокими летними концентрациями фитопланктона, чему способствуют благоприятные океанологические условия (Шунтов, 2001). Выводы о высоких концентрациях фитопланктона в течение лета в водах курило-камчатских районов подтверждаются спутниковыми данными о количественном распределении в поверхностных слоях хлорофилла «а». Средние значения хлорофилла «а» в мелководном и глубоководном южно-курильских районах оценены в 1,54 и 0,57 мкг/л соответственно, а центрально-курильском районе — в 2,65 мкг/л (Мордасова, Метревелли, 1997; Мордасова, 2014). При этом отмечается, что зона повышенных концентраций хлорофилла в океаническом камчатско-командорском районе гораздо шире, чем в охотоморских (Виноградов и др., 1996; Perry et al., 1998). В то же время субтропические воды, проникающие в южнокурильский район, являются менее продуктивными, чем воды Восточно-Камчатского и Курильских течений (Шунтов, 2001).

По содержанию хлорофилла «а» выделяются следующие типы вод: *высокопродуктивные (эвтрофные)* со средневзвешенным содержанием хлорофилла в эвфотическом слое более 1 мг/м³, суммарно — 75–100 мг/м²; *средней продуктивности (мезотрофные)* — 1,0–0,5 мг/м³; суммарно — 20–50 мг/м²; *малопроодуктивные (олиготрофные)* — менее 0,2 мг/м³; суммарно — менее 20 мг/м² (Мордасова, 2014). Пространственное распределение хлорофилла (в среднем около 1,5 мг/м³ в тихоокеанских шельфовых водах и пониженные — до 0,6 мг/м³ — показатели на глубоководных станциях) в соответствии с вышеуказанной градацией ха-

рактирует тихоокеанские прикурильские и прикамчатские районы как высоко- и среднепродуктивные (Мордасова, 2014).

Величина первичного продуцирования тихоокеанских курило-камчатских вод на данном этапе исследований оценивается в 380 гС/м^2 в год (Шунтов, 2001), что с учетом площади обследованных районов (среднегоголетняя $1055,3 \text{ тыс. км}^2$) составляет $401,1 \cdot 10^6 \text{ тС/год}$. С учетом переходного коэффициента от углерода к сырой массе, равного 20 (Гершанович, Муромцев, 1982), величина первичного продуцирования достигает $8022,0 \cdot 10^6 \text{ т сырого вещества}$. При условии, что на летний период приходится 35 % годового продуцирования (Шунтов, 2001), величина первичного продуцирования для лета составляет $2807,7 \cdot 10^6 \text{ т сырого вещества}$.

Фитопланктон непосредственно или через промежуточные звенья пищевых цепей используется в пищу многими зоопланктонными и нектонными гидробионтами, а отмершие клетки фитопланктона, образующие детрит, служат пищей для деструкторов (микроретеротрофов) — бактерий и простейших (зоофлагеллят, инфузорий, амёб), которые в свою очередь потребляются зоопланктоном (Сорокин, 1977).

Микроретеротрофы являются важным компонентом экосистемы, перерабатывая мертвое взвешенное и растворенное органическое вещество (ВОВ и РОВ) и образуя детритные пищевые сети, они увеличивают запас «первопищи», при этом на их долю приходится около 60–80 % суммарной продукции и метаболизма в планктонных сообществах (Сорокин, 1977, 1985). Наиболее объемной группой среди микроретеротрофов являются бактерии, доля которых составляет 40–70 % общего потока энергии и продукции ретеротрофной части сообщества (Сорокин, 1985; Cole et al., 1988; Сорокин и др., 1995а, б). Однако данных о количественном распределении бактериопланктона в прикурильских водах очень мало, в связи с этим при оценке его продуцирования используют соотношение между бактерио- и фитопланктоном. Исходя из того, что в Беринговом и Охотском морях с сопредельными водами океана продукция бактериопланктона составляет 15 % от первичной в углеродном выражении (Шушкина и др., 1997; Шунтов, 2001), рассчитанная го-

довая продукция бактерий в курило-камчатском районе достигает 57 гС/м^2 , или 566 г/м^2 (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). С учетом переходного коэффициента энергии к сырой масса, равного 9,4 (Шушкина, Виноградов, 1988), и площади обследованных районов ($1055,3 \text{ тыс. км}^2$) годовая продукция бактериопланктона оценена в $565,6 \cdot 10^6 \text{ т}$. С учетом внутригодовой продукции бактерий на летний период приходится около 30 % суммарной годовой продукции (Шунтов, Дулепова, 1993, 1995, 1997; Шунтов, 2001), соответственно, для лета величина бактериальной продукции составит $169,7 \cdot 10^6 \text{ т}$.

Кроме бактерий, существенную часть микрогетеротрофов составляют простейшие (зоофлагелляты, инфузории, амебы, саркодовые, гетеротрофные фитофлагелляты). При этом в количественном отношении в микрозоопланктоне (куда, кроме простейших, входит и мелкий многоклеточный зоопланктон) доминируют инфузории и зоофлагелляты (Сорокин, 1977, 1985; Раймонт, 1988а, б). Простейшие являются важным трофическим звеном между бактериями и мелкоразмерным фитопланктоном, а также мезопланктоном (Сорокин, 1985; Mackas, Frost, 1993; Taguchi, 1995) и включаются в трофические цепи в виде пищи консументов 1-го и более высоких трофических уровней (Сорокин, 1985; Pierce, Turner, 1992). Несмотря на важную роль простейших как гетеротрофного элемента сообществ, данных об их распределении и количественных характеристиках имеется немного (Виноградов, Шушкина, 1987; Шушкина, Виноградов, 1988; Сорокин и др., 1995а, б, 1997; Шушкина и др., 1997).

Для дальневосточных морей принято, что годовая продукция простейших (в углеродном выражении) примерно в 1,5–4,8 раза (в среднем 2,5) меньше продукции бактерий, и в тихоокеанских водах Курильских островов она составляет 23 гС/м^2 , или 230 г/м^2 (Шунтов, Дулепова, 1997; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). На основании этих величин, с учетом обследованной площади и переходных коэффициентов, продукция (Р) простейших в курило-камчатских районах оценивается в $76,7 \cdot 10^6 \text{ т}$ сырого вещества.

Таким образом, летом в эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки на первом трофическом уровне продуцируется значительное количество

органики — $2807,7 \cdot 10^6$ т сырого вещества, которое служит первопищей представителям второго и последующих трофических уровней. Мертвые остатки фитопланктона (в виде PОВ и BОВ) утилизируются бактериями (с $P = 169,7 \cdot 10^6$ т сырого вещества), которые образуют так называемую микробную или микробиальную (microbial loop) петлю за счет потребления бактерий простейшими (с $P = 76,7 \cdot 10^6$ т сырого вещества), а простейших — зоопланктоном. В этой точке микробная петля соединяется с основной пищевой цепью. Бактериопланктон является связующим звеном между фитопланктоном и простейшими, а простейшие являются поставщиками органического вещества на второй и последующие трофические уровни, хотя часть простейших питается фитопланктоном.

Второй и последующие верхние трофические уровни водных эпипелагических экосистем составляют консументы различных порядков — зоопланктонные и нектонные животные (рыбы, головоногие моллюски, морские млекопитающие) и морские птицы.

Второй трофический уровень образуют консументы I порядка. Их первостепенное значение состоит в том, что они служат первым гетеротрофным звеном пелагических сообществ в передаче вещества и энергии от автотрофов к последующим трофическим уровням. Степень усвоения вещества, образованного на 1-м трофическом уровне, зависит от состава и обилия консументов и прежде всего от способа их питания и строения челюстного аппарата. По способу питания консументы I порядка являются тонкими или грубыми фильтраторами или собирающими фитофагами. В их рацион входят фитопланктон, микрогетеротрофы и детрит, но в весенне-летний период, особенно во время массового развития фитопланктона, в поверхностных слоях эпипелагиали в питании консументов 2-го трофического уровня чаще всего преобладает растительная пища. Консументы, в рационе которых растительная пища доминирует, формируют трофическую группировку «преимущественно фитофаги».

В тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки из сетного планктона к фитофагам отнесены представители мелкого зоопланктона — нанофаги (аппендикулярии, клadoцеры, мелкие копеподы, личинки мезопланктона) и неко-

торые виды более крупных планктёров (копеподы, гаммариды, сальпы, лимацины). Именно данная трофическая группировка, особенно мелкий зоопланктон, обеспечивает максимальную эффективность переноса первичной продукции от автотрофных организмов к гетеротрофным по пастбищной цепи и за счет потребления микрогетеротрофов утилизирует энергию детритной цепи (Шушкина, Виноградов, 1987).

Среди копепод, встречающихся в рассматриваемом регионе, растительноядными являются представители семейств Paracalanidae, некоторые Calanidae, Pseudocalanidae, Neocalanidae, Eucalanidae. В частности, к трофической группировке «преимущественно фитофаги» отнесены копеподы: *N. plumchrus*, *N. cristatus*, *N. flemingeri*, *E. bungii*, *Calanus glacialis*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus minutus*, *Ps. newmani*, которые питаются преимущественно фитопланктоном и имеют низкий трофический статус (Беклемишев, 1954, 1957; Арашкевич, 1969; Omori, 1970; Frost et al., 1983; Miller et al., 1984; Hirche, Bohrer, 1987; Раймонт, 1988а, б; Runge, Ingram, 1988; Smith, 1990; Dagg, 1993а; Gifford, 1993; Tsuda, Sugisaki, 1994; Harris, 1996; Kobari, Ikeda, 1999; Yamaguchi et al., 2003; Горбатенко, 2018). При этом виды *C. pacificus*, *N. plumchrus*, *N. cristatus*, *E. bungii*, *Ps. minutus* являются грубыми фильтраторами, а наиболее тонким фильтрующим аппаратом обладают *P. parvus*, науплии Calanoida, мелкие копеподиты *P. minutus*, *N. plumchrus* и *N. cristatus*, которые питаются мелкими планктонными организмами (Беклемишев, 1954; Гейнрих, 1963; Арашкевич, 1978; Петипа, 1981; Сорокин, 1985; Susumu et al., 1993). Ротовой аппарат копепод (каляноид) в функциональном отношении лабилен для потребления разнообразной пищи (Петипа, 1981; Кондратьева, 2003), и животные могут использовать это свойство, приспосабливаясь к различным условиям. Поэтому почти у всех растительноядных видов копепод в питании, кроме фитопланктона, отмечаются микрогетеротрофы, микрозоопланктон (науплии мелких копепод) и детрит. Доля животной и детритной пищи у них обычно возрастает в периоды невысокого обилия фитопланктона и по мере изменения глубины обитания (Беклемишев, 1954, 1957; Арашкевич, 1969; Frost et al., 1983; Виноградов, Шушкина, 1987; Раймонт, 1988а, б; Dagg, 1993а, b; Gifford,

1993; Ohtsuka et al., 1993; Tsuda, Sugisaki, 1994; Harris, 1996; Report ICES Working Group..., 2000; Yamaguchi et al., 2003; Liu et al., 2005). В морях высоких широт веслоногие рачки в период максимального обилия фитопланктона питаются исключительно растительной пищей (Пастернак, 2009). Установлено, что в высоких широтах в рационе копепод количество бактерий и, соответственно, их роль в качестве дополнительного источника пищи менее значительны, чем в морях тропической зоны (Crisp, 1962; Сорокин, 1971).

Кроме копепод, в группу «преимущественно фитофаги» отнесены гимносоматный вид птеропод *L. helicina*, кладоцеры *Evadne nordmanni* и *Podon leuckartii*, пелагический вид гаммарид *Cyphocaris challengerii*, а также личинки мезопланктона (Грезе, 1977; Сорокин, 1985; Gilmer, Harbison, 1991; Shin-ichi, Tarashi, 1993).

Среди растительноядных видов планктона большую роль в трансформации вещества играют также оболочники (Tunicata), из которых в районах исследований отмечены сальпы (*Thalia democratica*, *Salpa aspera*, *S. fusiformis*) и аппендикулярии (*Oikopleura labradoriensis*). Сальпы и аппендикулярии, являясь тонкими фильтраторами, в местах их высоких концентраций могут выедать значительную часть первичной продукции (Сорокин, 1985; Andersen, 1986, 1998; Дриц, Пастернак, 1993; Bedo et al., 1993; Drits et al., 1993; Чучукало, Напазаков, 1999; Phillips et al., 2009). При этом фекалии и мертвые остатки туникат опускаются на глубину с большой скоростью, слабо подвергаясь разложению или поглощению другими организмами. За счет выедания сальпами фитопланктона, углерод, полученный им из углекислого газа, фиксируется животными и транспортируется на дно океана, образуя тупик пищевой цепи (Madin et al., 1997, 2006; Phillips et al., 2009). В районах исследований наиболее высокая (до 717 мг/м³) биомасса сальп отмечалась в открытых водах глубоководного 13-го района.

В целом биомасса трофической группировки «преимущественно фитофаги», состоящей из копепод, туникат, птероподы *L. helicina*, кладоцер, гаммариды *C. challenger* и личинок мезопланктона, в обследованных районах в разные годы изменялась от 567 до 1841 мг/м³ в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали и от 215 до 879 мг/м³ — в слое воды 0–200 м (табл. 3.4) (Найденко, Хоружий, 2017).

Таблица 3.4

Биомасса (мг/м^3) зоопланктона трофической группировки «преимущественно фитофаги» в эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (Найденко, Хоружий, 2017, с дополнениями за 2017 и 2018 гг.)

Год	Район							Средн.
	5	6	7	8	9	10	11	
0–50 м								
2004	809	471	554	588	135	447	663	588
2006	1041	745	806	1249	760	1029	1352	1086
2007	820	937	911	949	707	1894	1636	1253
2008	1094	1428	1682	2338	915	1528	1939	1841
2009	1906	1836	1444	1231	257	1180	1493	1400
2010	1548	1287	794	1151	255	1411	1181	1156
2011	688	361	585	553	400	723	581	569
2012	916	1168	1263	1565	557	1237	1008	1196
2013	754	516	1098	505	442	459	712	666
2014	1414	981	1363	1421	481	1101	1166	1201
2015	287	210	380	769	222	641	938	691
2016	1338	1420	2025	1836	689	1663	1864	1760
2017	2244	511	1436	921	1058	679	1077	1024
2018	710	1012	825	1502	273	554	922	959
Ср. \pm SE	1112 \pm 141	920 \pm 127	1083 \pm 125	1184 \pm 140	511 \pm 75	1039 \pm 126	1180 \pm 115	1099 \pm 106
0–200 м								
2004	219	138	329	325	58	397	365	308
2006	524	658	517	585	208	433	752	572
2007	380	415	391	389	265	782	750	541
2008	609	1158	804	957	679	779	896	879
2009	941	700	693	594	219	1047	476	643
2010	570	537	314	511	123	453	543	486
2011	237	141	240	206	121	230	239	216
2012	457	444	578	648	403	457	499	526
2013	404	248	440	251	337	213	288	295
2014	767	343	698	557	237	448	413	487
2015	352	107	215	324	164	222	339	282
2016	990	478	1216	719	370	861	652	756
2017	702	251	564	343	488	324	351	387
2018	351	390	374	641	384	256	399	423
Ср. \pm SE	536 \pm 65	429 \pm 75	527 \pm 71	504 \pm 57	290 \pm 45	493 \pm 72	497 \pm 53	486 \pm 50

Примечание. Ср. — средняя для всей акватории, рассчитанная с учетом площади каждого биостатистического района, SE — стандартная ошибка средней.

Среди растительноядного планктона доминировали три вида копепод: *N. plumchrus*, *N. cristatus* и *E. bungii*, суммарная доля которых в верхней эпипелагиали в большинстве случаев достигала 98 % общей биомассы фитофагов. Наиболее часто повышенная биомасса этой группировки во всех биостатистических районах наблюдалась в четные годы: особенно высокой она была в 2008 и 2016 гг. (рис. 3.47). Однако, как уже отмечалось выше, это может быть связано с разными сроками размножения сезонных рас массовых видов р. *Neocalanus*, их

подъемом и нахождением в верхних слоях эпипелагиали и опусканием в более глубокие.

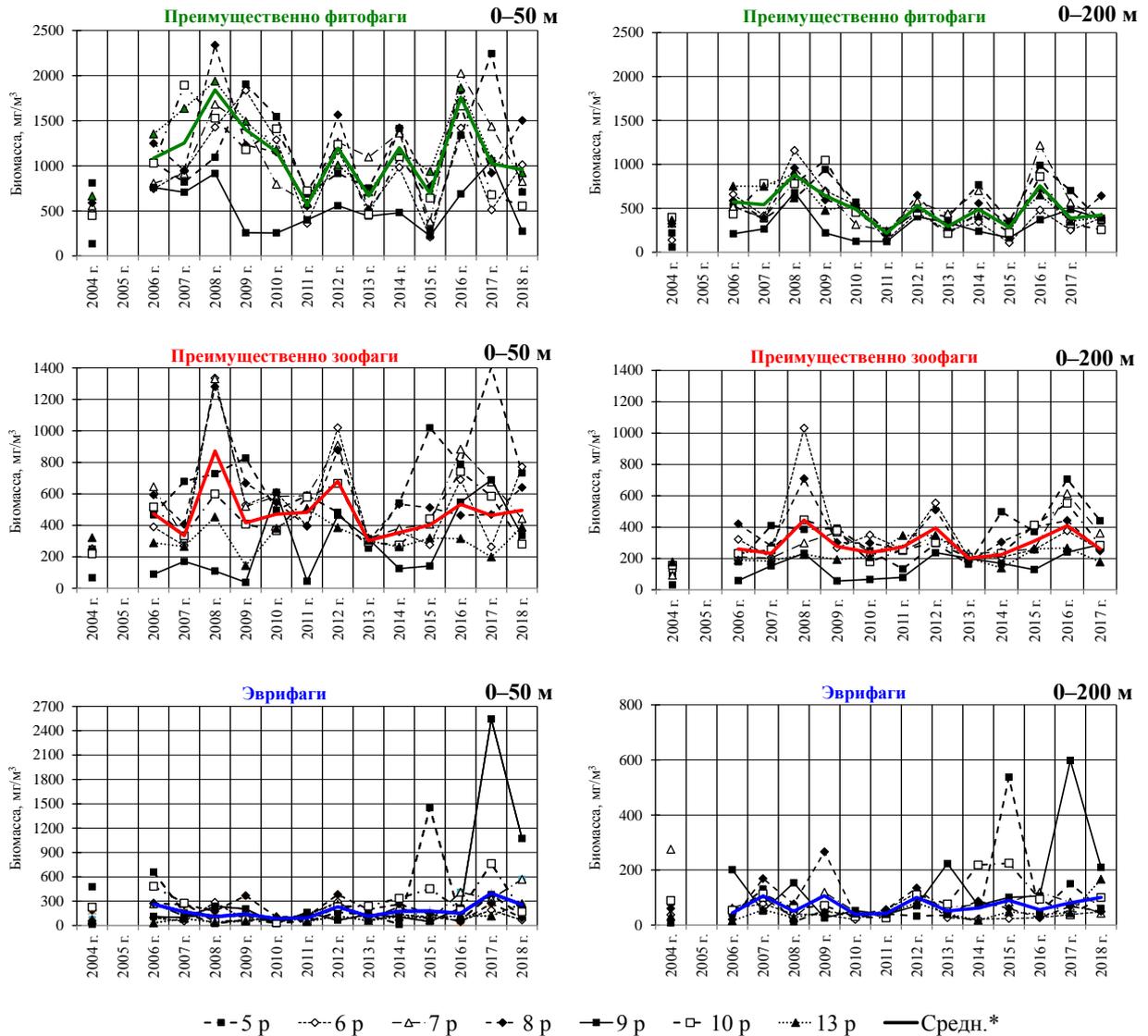


Рис. 3.47. Межгодовая динамика биомассы трофических группировок планктона в верхней эпипелагиали разных районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (Найденко, Хоружий, 2017, с дополнениями за 2017 и 2018 гг.)

Третий трофический уровень (плотоядные организмы, консументы II порядка или хищники I порядка) образуют зоопланктонные и нектонные виды. Зоопланктонные виды отнесены к двум трофическим группировкам: «преимущественно зоофаги» и «эврифаги».

Для планктонных хищников характерна высокая пластичность пищевого поведения и, соответственно, широкий пищевой спектр. Так, каляноиды родов *Euchaeta*, *Pareuchaeta*, *Tortanus*, *Candacia* и циклопиды родов *Oncaea* и *Oithona* являются хищниками-хватателями, потребляющими самые различные виды зоо-

планктона (Вышкварцева, 1977; Петипа, 1981; Shin-ichi, Yasuhisa, 1994; Nakamura, Turner, 1997).

Гиперииды (*T. pacifica*, *T. japonica*, *T. libellula*, *P. macropa*, *H. galba*, *P. sedentaria*) отнесены к активным хищникам, питающимся как живыми планктерами (копеподами, эвфаузидами, сагиттами, личинками декапод и рыб), так и мертвыми остатками (Sheader, Evans, 1975; Wing, 1976; Грезе, 1977; Bradstreet, Cross, 1982; Yamashita et al., 1985; Pakhomov, Perissinotto, 1996; Fortier et al., 2001; Auel et al., 2002). Что касается крупных особей *T. libellula*, то для них основным источником липидов являются копеподы, но им характерны также каннибализм и питание фитопланктоном (Горбатенко, 2018).

Щетинокочелюстным также свойственны каннибализм и преимущественное питание копеподами, но хетогнаты потребляют и хищные формы планктеров, в том числе личинок рыб (Миронов, 1967; Bernard, 1967; Fraser, 1969; Sameoto, 1972; Sziper, 1978; Косихина, 1982; Слабинский, 1982; Gibbons, 1992; Terazaki, 1998; Максименков, 2003).

К зоофагам относится и крылоногий моллюск *C. limacina*, который считается специализированным хищником с высокой избирательностью, питающимся с ранних стадий своего развития исключительно растительной птероподой *L. helicina* (Моллюски..., 1987; Раймонт, 1988а, б). Из желетелого планктона гребневик *Beroe cucumis* является потребителем других гребневигов, выедающих рачковый планктон (Камшилов, 1955), а медузы сетного планктона, в частности *Aglantha digitale*, питаются различными планктонными ракообразными (Pages et al., 1996).

Биомасса хищного планктона в районе летних исследований в разные годы изменялась от 227 до 834 мг/м³ в слое 0–50 м и от 120 до 476 мг/м³ в слое 0–200 м (табл. 3.5) (Найденко, Хоружий, 2017). Наибольшая биомасса зоофагов, за счет высокого обилия щетинкочелюстных, отмечалась летом 2008 и 2012 гг. (рис. 3.47, 3.48). Повышенное в некоторые годы обилие хетогнат может быть связано со сроками размножения и появлением в июне-августе в эпипелагиали большого количества молоди сагитт (Волков, 2004; Горбатенко, 2009), а также с переносом этих

животных течениями между районами и, соответственно, скоплением и образованием их высоких концентраций.

Таблица 3.5

Биомасса (мг/м^3) зоопланктона трофической группировки «преимущественно зоофаги» в эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (Найденко, Хоружий, 2017, с дополнениями за 2017 и 2018 гг.)

Год	Район							Средн.
	5	6	7	8	9	10	11	
	0–50 м							
2004	249	249	252	235	66	219	321	262
2006	466	389	645	593	89	516	289	474
2007	679	270	318	406	170	333	266	334
2008	728	1335	1331	1281	109	599	452	873
2009	828	529	520	668	37	407	144	416
2010	495	609	584	546	609	366	380	471
2011	590	395	589	396	45	579	507	483
2012	482	1021	909	878	464	667	384	680
2013	255	313	319	299	315	292	303	302
2014	541	360	381	534	125	275	262	354
2015	1020	276	407	512	141	441	319	402
2016	789	690	883	464	546	741	315	533
2017	1405	263	676	468	689	585	199	463
2018	733	771	443	640	336	280	388	495
Ср. \pm SE	661 \pm 81	534 \pm 87	590 \pm 78	566 \pm 70	267 \pm 60	450 \pm 44	324 \pm 25	467 \pm 42
	0–200 м							
2004	106	121	92	151	32	156	178	141
2006	179	322	210	421	59	232	189	261
2007	410	206	203	280	153	256	185	232
2008	386	1031	298	710	233	447	227	445
2009	393	268	368	301	56	377	192	277
2010	249	350	239	298	66	179	211	238
2011	133	259	250	260	79	255	346	273
2012	295	554	346	510	237	301	346	394
2013	163	207	232	177	201	206	204	201
2014	498	207	241	304	168	233	139	224
2015	372	257	262	401	128	413	261	311
2016	707	376	615	442	240	553	267	409
2017	440	256	361	249	289	284	178	261
2018	405	490	285	393	196	217	291	328
Ср. \pm SE	338 \pm 44	350 \pm 61	286 \pm 32	350 \pm 39	153 \pm 22	293 \pm 30	230 \pm 17	286 \pm 23

Примечание. Сокращения как в табл. 3.4.

Третью трофическую группировку планктона составляют эврифаги, к которым отнесены некоторые виды копепод, эвфаузииды и остракоды. Из копепод-эврифагов представители родов *Metridia*, *Pleuromamma*, *Scolecithricella*, *Labidocera*, *Euchirella*, *Gaetanus*, *Acartiidae*, *Centropages* используют комбинированный способ питания и потребляют разнообразную фито- и зоопланктонную пищу (Беклемишев, 1954; Гейнрих, 1963; Арашкевич, 1969, 1978; Вышкварцева, 1977; Петипа, 1981).

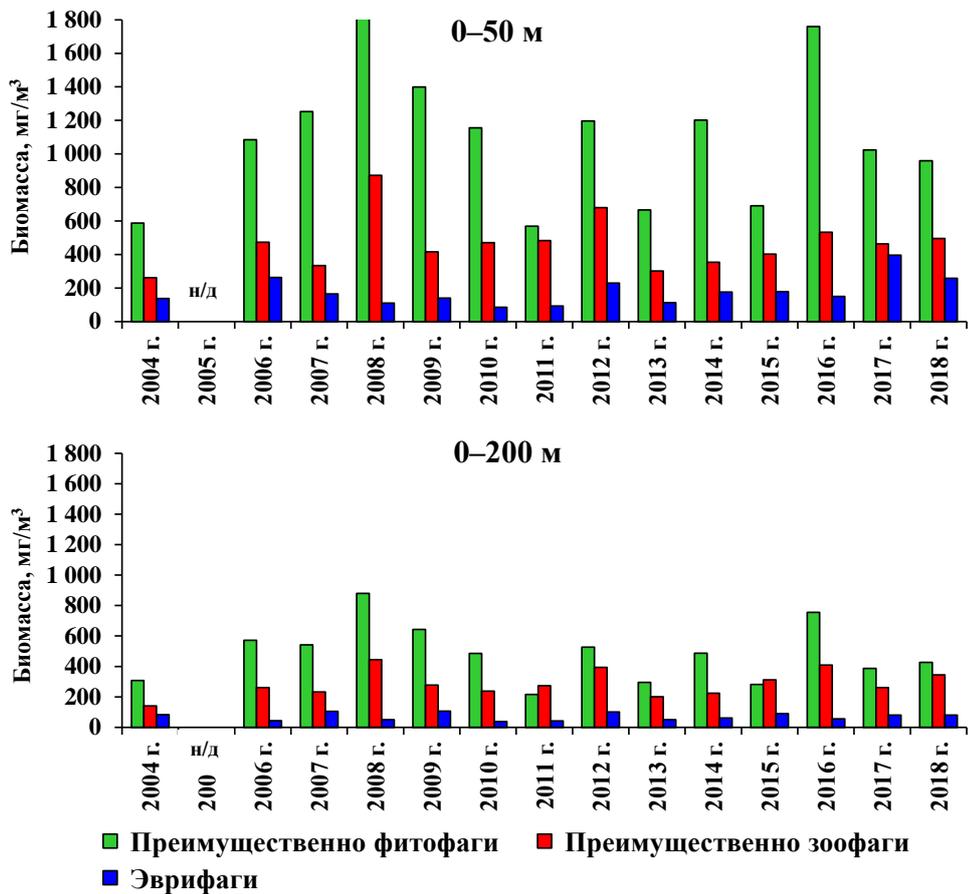


Рис. 3.48. Межгодовая динамика биомассы трофических группировок планктона в эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (Найденко, Хоружий, 2017, с дополнениями за 2017 и 2018 гг.)

Из эвфаузиид *Th. raschii*, *Th. longipes*, *Th. inspinata*, *Th. inermis* и *E. pacifica* по способу питания являются преимущественно фильтраторами (Пономарева, 1990; Дриц, Пастернак, 1993). Наличие в составе рациона эвфаузиид как растительной, так и животной пищи и детрита свидетельствует о том, что эти рачки не только пассивно фильтруют, но и активно (главным образом крупные особи) захватывают мелких планктеров, например копепод (*N. plumchrus*, *P. minutus*, *E. bungii*, *M. pacifica*, *O. similis*, *Microcalanus pygmaeus*, *Scolecithricella minor*) (Mauchline, 1966; Nemoto, 1968; Пономарева, 1990; Nordhausen et al, 1992; Kotori et al., 1995; Ito, 2002; Nakagawa et al., 2004; Park et al., 2011). Из перечисленных эвфаузиид более всего способны к активному захвату взрослые особи *Th. longipes* (Афанасьев, 1985). У этого вида наблюдаются и высокие значения содержания изотопа $\delta^{15}\text{N}$, что указывает на более высокий их трофический статус (Горбатенко, Кияшко, 2006; Горбатенко, 2018). Другие виды эвфаузиид (*Th. raschii*, *Th.*

inspinata, *Th. inermis* и *E. pacifica*), по мнению К.М. Горбатенко (2018), питаются в основном фитопланктоном и микрогетеротрофами, а отмеченные в желудках фрагменты зоопланктеров являются их мертвыми остатками. Соответственно, изотопный состав этих эвфаузиид близок к копеподам-фильтраторам. По всей видимости, состав рациона эвфаузиид зависит от состава кормовой базы в районах их обитания, что и объясняет наличие в желудках и фитопланктона, и копепод. В целом же наличие в пище эвфаузиид фито- и зоопланктона позволяет отнести их к эврифагам, за исключением прибрежного вида *Th. raschii*, в рационе которого отмечается в основном растительная пища (Пономарева, 1990).

К эврифагам относятся и ракушковые раки (*Ostracoda*), рацион которых состоит как из фитопланктонных, так и зоопланктонных объектов (Раймонт, 1988а, б; Benassi et al., 1992).

Биомасса эврифагов, доминирующей группой которых в обследованных районах являются эвфаузииды, была ниже, чем биомасса зоо- и фитофагов, и в разные годы изменялась от 68 до 338 мг/м³ в слое 0–50 м и от 37 до 152 мг/м³ в слое 0–200 м (табл. 3.6, рис. 3.47, 3.48).

Из трофических группировок в обоих слоях эпипелагиали (0–50 и 0–200 м) доминировали главным образом фитофаги (рис. 3.48), но в некоторые годы (2011 и 2015, 2016), при пониженной биомассе растительных копепод, доля зоофагов была выше среднемноголетней (табл. 3.7). Следует отметить, что в 1992–1993 гг. в южнокурильских районах после значительного сокращения потребителей планктона (в частности сардины) отмечалось увеличение доли хищного зоопланктона, но уже в 1995–1996 гг. его доля почти повсеместно снизилась (Найденко, 1999, 2001б, 2003).

Нектонные виды, являющиеся консументами II и более высоких порядков, обычно включаются в пищевые цепи на любом уровне, и, соответственно, один и тот же вид (разные его размерные группы) может занимать несколько трофических уровней одновременно, а его средний трофический показатель суммарно оценивается дробным числом. Поэтому точно оценить биомассу нектонной части консументов конкретного трофического уровня практически невозможно.

Таблица 3.6

Биомасса (мг/м³) зоопланктона трофической группировки «эврифаги» в эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (Найденко, Хоружий, 2017, с дополнениями за 2017 и 2018 гг.)

Год	Район							Средн.
	5	6	7	8	9	10	11	
0–50 м								
2004	477	56	73	190	17	225	58	138
2006	659	97	267	275	110	482	32	264
2007	154	54	117	256	96	275	85	165
2008	25	285	114	177	237	44	41	110
2009	70	67	112	368	205	67	54	141
2010	76	83	39	106	25	35	111	85
2011	49	125	150	111	162	51	49	92
2012	164	291	261	382	65	231	116	230
2013	134	64	87	199	137	240	61	113
2014	15	137	228	263	105	336	111	176
2015	1451	104	68	146	49	452	94	179
2016	65	60	410	46	215	188	121	151
2017	381	190	326	272	2544	763	117	396
2018	123	67	568	94	1074	170	270	258
Ср. ± SE	274 ± 104	120 ± 22	201 ± 41	206 ± 27	360 ± 182	254 ± 54	94 ± 16	178 ± 23
0–200 м								
2004	83	37	275	60	7	89	31	84
2006	42	59	62	21	201	54	16	44
2007	131	77	100	169	50	113	55	106
2008	11	40	26	76	153	60	27	50
2009	53	37	119	266	26	71	47	107
2010	29	20	49	38	52	30	43	39
2011	41	55	28	56	39	26	42	42
2012	33	117	103	135	70	111	81	101
2013	36	26	65	43	223	76	41	51
2014	15	22	74	87	72	218	17	62
2015	537	23	84	60	100	225	48	90
2016	48	27	119	26	106	94	39	56
2017	150	38	83	68	598	37	44	81
2018	60	48	42	50	210	100	166	100
Ср. ± SE	91 ± 36	45 ± 7	88 ± 17	83 ± 18	136 ± 40	93 ± 15	50 ± 10	72 ± 9

Примечание. Сокращения как в табл. 3.4.

Летом в тихоокеанских прикурильских и камчатских районах наиболее массовые виды нектона занимают главным образом третий и четвертый трофические уровни: светлоперый стенобрах, диаф-тета, японский нотоскопел, серебрянка — 3.1–3.3 TL, сардина — 3.1–3.3 TL, японский анчоус — 3.3 TL, горбуша, нерка, кета — 3.4–3.9 TL, разноразмерные японская и пятнистая скумбрии — от 3.1 до 4.1 TL, кижуч — 4.0–4.3 TL, чавыча — 4.1–4.5 TL, кальмары: тихоокеанский — 3.4–3.6 TL, светлячок — 3.4–3.8 TL, северный — 3.5–3.9 TL, крючьеносный — 4.3 TL; японский морской лещ — 4.3–4.5 TL. На долю всех этих видов в разные годы приходилось от 80 до 95 % общей биомассы нектона.

Верхние (4 и 5-й) трофические уровни морских экосистем обычно занимают крупные хищные рыбы и головоногие моллюски, морские млекопитающие и птицы. Из хищных рыб в районе исследований обычны кинжалозуб, алеписавр (*Alepisaurus ferox*), короткопёрый скопелозавр Харри, ремнетел и акулы (*Lamna ditropis*, *Squalus acanthias* и др.). Биомасса хищных рыб в районе исследований в разные годы оценивалась от 7 до 142 тыс. т, но эти оценки, по-видимому, являются заниженными.

Таблица 3.7

Соотношение (%) трофических группировок в эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Трофическая группировка	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	Среднепогодовое
0–50 м															
Фитофаги	60	60	72	65	72	67	50	57	62	69	54	72	54	56	62
Зоофаги	26	26	19	31	21	28	42	32	28	21	32	22	25	29	27
Эврифаги	14	14	9	4	7	5	8	11	10	10	14	6	21	15	11
0–200 м															
Фитофаги	58	65	62	64	63	64	41	52	54	63	41	48	53	50	56
Зоофаги	26	30	26	32	27	31	51	38	37	29	46	46	36	38	35
Эврифаги	16	5	12	4	10	5	8	10	9	8	13	6	11	12	9

Из морских млекопитающих в водах Курильских островов и восточной Камчатки обитают зубатые (дельфины, кашалот, косатка) и усатые (финвал, малый полосатик, блювал, сейвал, горбач и кит Брайда) китообразные и ластоногие (ушастые и настоящие тюлени и каланы). Видовой состав морских млекопитающих довольно разнообразен, каждому виду характерен свой тип и способ питания: чаще всего это планкто-ихтиофаги, ихтиофаги, бенто-ихтиофаги, занимающие верхние трофические уровни. Значительная часть потребляемой ими пищи приходится на ценные промысловые объекты — лососей, анчоусовых, сайру, японскую скумбрию, кальмаров, креветок и др., что предопределяет заметное место морских млекопитающих в морских экосистемах прикурильских и прикамчатских вод (Шунтов, 2016а).

Во все годы наиболее высокой была биомасса консументов I порядка второго трофического уровня (или растительного планктона) (рис. 3.49). Отношение биомассы консументов I и более высоких порядков изменялось от 0,6 до 2,1. В 2007–2011, 2014 и 2016 гг. биомасса консументов I порядка превышала биомассу консу-

ментов II и последующих порядков в 1,6–2,1 раза. В 2004, 2006 и 2012–2013 гг. это соотношение составило 1,1–1,3 раза, а в 2011, 2015 и 2017–2018 гг. не превышало 0,6–1,0 раза. В каждом конкретном случае это соотношение определялось изменением обилия разных компонентов трофической сети, в частности копепод-фитофагов — консументов I порядка, эвфаузиид-эврифагов — консументов II порядка и рыб НБ-СТ-Т-комплекса, являющихся консументами III–IV и более порядков. Так, в 2004, 2011 и 2015 гг. отмечали низкую биомассу копепод, в 2014–2018 гг. — повышенное обилие эвфаузиид, а в 2015–2018 гг. — высокую биомассу сардины и скумбрии, что сказалось на соотношении трофических группировок (рис. 3.49).

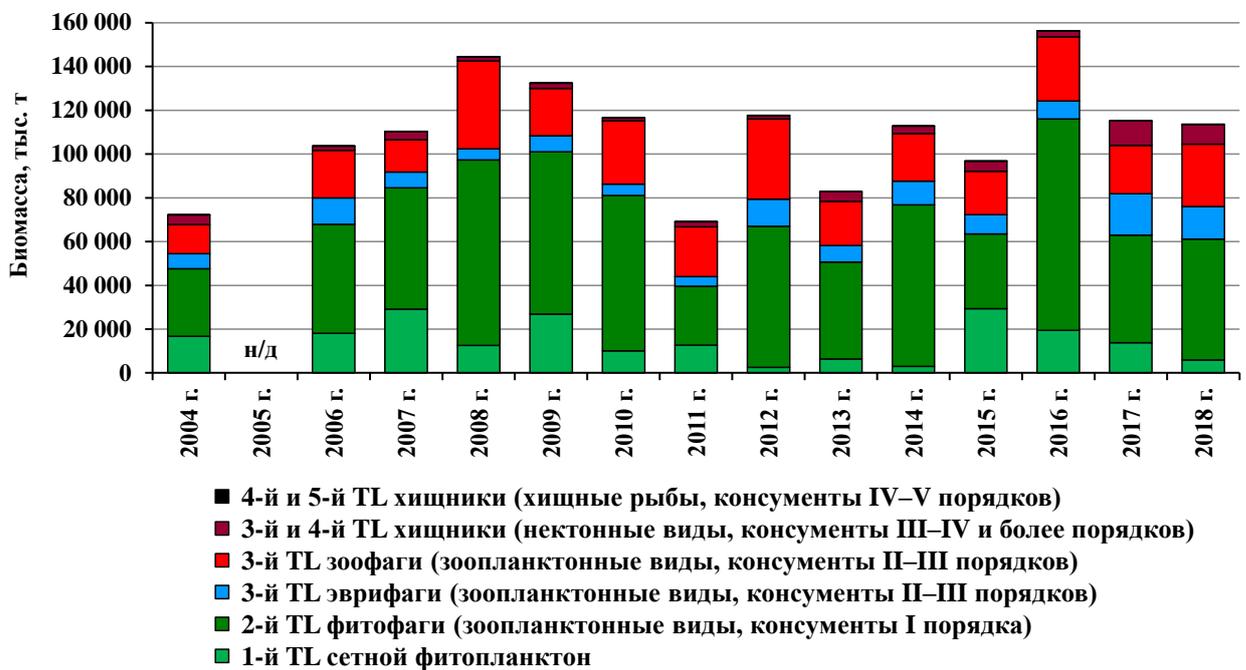


Рис. 3.49. Биомасса (тыс. т) элементов разных трофических уровней в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.: TL — трофический уровень, н/д — нет данных (исследования в 2005 г. не проводились)

С учетом продукции среднемноголетних за 2004–2018 гг. показатель обилия планктонной части 1–3-го TL уровней для лета оценен в 3563 млн т сырого вещества, что свидетельствует о довольно значительном запасе планктонных ресурсов в эпипелагиали обследованных районов, из них среднемноголетняя величина продукции 2–3-го TL уровней в слое эпипелагиали 0–50 м составляет 298 млн т.

Среднемноголетнее за этот же период лет обилие рыб и головоногих моллюсков, которые являются потенциальными потребителями планктонных ресурсов, было в сотни раз ниже и оценивается всего в 7,8 млн т. При этом обитающие

и нагуливающиеся в рассматриваемом регионе рыбы и кальмары в силу своих морфоэкологических особенностей ориентированы на потребление главным образом продукции второго и последующего трофических уровней, фитопланктоном же питаются очень немногие виды или их молодь. Следует также учесть, что рыбами и кальмарами используется в качестве пищи лишь часть планктонных ресурсов и, кроме планктона, в их питании присутствуют представители мелкоразмерного нектона. Гораздо более значительная часть планктонных ресурсов потребляется самим планктоном. Поэтому следующими задачами данного исследования являются изучение структуры пищевых связей рыб и кальмаров, оценка величины потребления пищи и степени использования ими кормовых ресурсов, определение пищевой обеспеченности и роли тех или иных видов нектона в транспорте органического вещества с низших на высшие трофические уровни.

3.5. Потребление кормовых ресурсов рыбами и кальмарами, структура их пищевых связей

Продуценты и консументы различных порядков взаимодействуют между собой через трофические цепи: одни виды потребляют другие, образуя потоки органического вещества и энергии разной величины, поступающих с одного трофического уровня на другой. За счет совокупности трофических связей и потоков формируется и поддерживается трофическая структура того или иного сообщества. Структура пищевых связей и энергетического обмена между трофическими уровнями обусловлена составом, обилием и соотношением консументов различных порядков, связанных сложной системой приспособительных отношений и взаимодействий.

В 2004–2018 гг. в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки биомасса консументов низших трофических уровней (сетного зоопланктона), рассчитанная на единицу площади всей обследованной акватории, изменялась от 50 до 141 и от 109 до 275 т/км² (или в 2,9 и 2,6 раза) в слоях эпипелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м. В то время как биомасса консументов верхних трофических уровней (рыб и кальмаров) была ниже, изменяясь в разные годы в верхней эпипелагиали от 1,1 до 11,8 т/км², или в 10,7 раза (рис. 3.50).

Однако в исследуемый период лет наблюдались вариации не только с высокой и низкой биомассой планктона и nekтона, но и с разным составом и соотношением их доминирующих групп, что, безусловно, отражалось на структуре пищевых связей, объемах выедания кормовых организмов и трофической нагрузке на кормовую базу данного региона. При этом межгодовые изменения в соотношении наиболее важных групп nekтона были выражены значительно больше (рис. 3.51), чем в соотношении групп планктона.

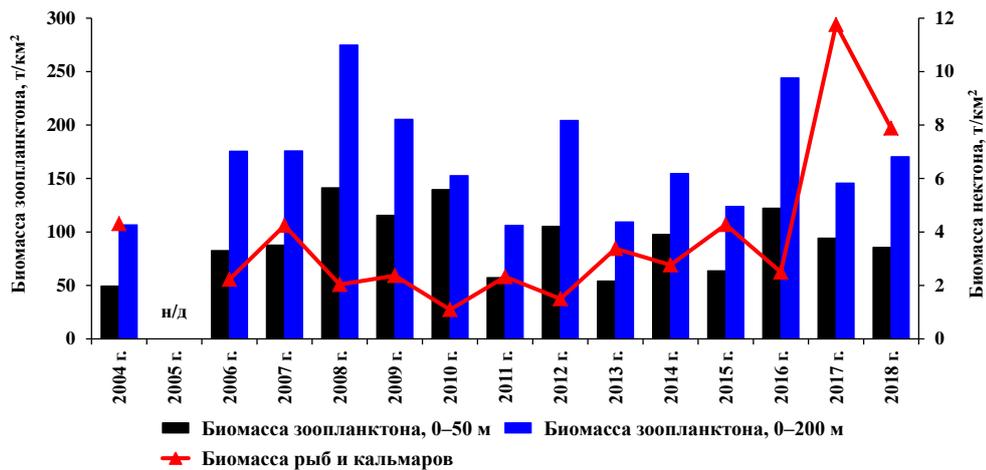


Рис. 3.50. Биомасса зоопланктона и nekтона (т/км^2) в эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

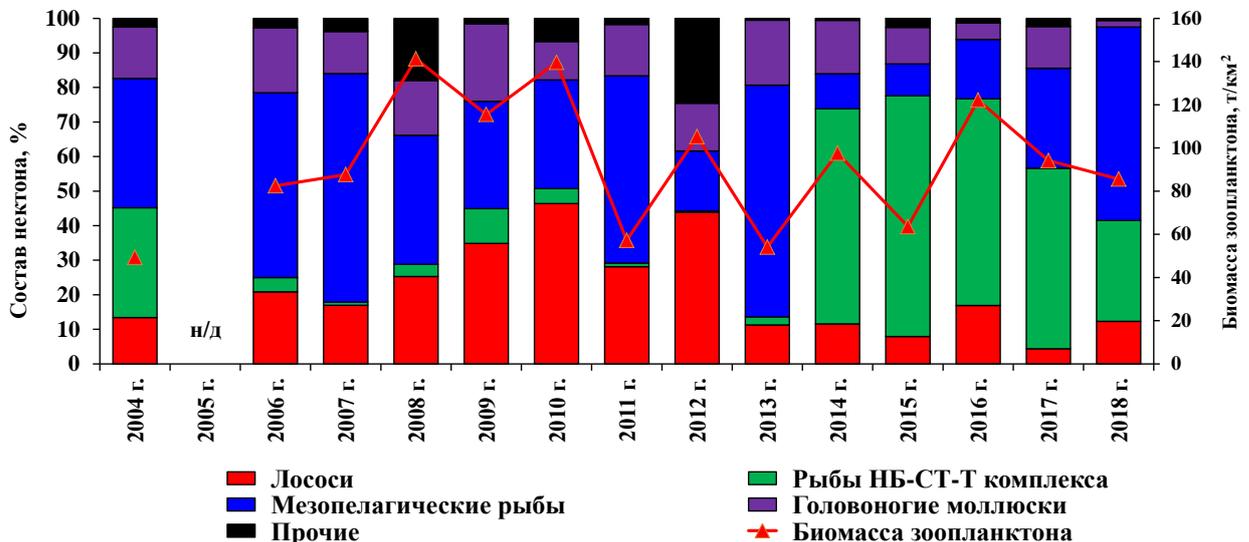


Рис. 3.51. Состав nekтона (%) и биомасса зоопланктона (т/км^2) в слое эпипелагиали 0–50 м тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

В связи с этим анализ трофической структуры nekтона рассматриваемого региона проведен для разных лет, выделенных с учетом доминирования разных групп nekтона: НБ-СТ-Т активно мигрирующих рыб, бати- и мезопелагических рыб, тихоокеанских лососей и кальмаров

2004 г. (доминирование НБ-СБ-Т активно мигрирующих рыб и рыб ба-ти- и мезопелагического комплексов). В 2004 г. суточное потребление пищи или транспорт органического вещества от зоопланктона и мелкоразмерного нектона к рыбам и кальмарам, оценено в 146 тыс. т, что на единицу площади нагульной акватории составило 0,144 т/км²/сут (Приложение 18). Около 28 % этой величины пришлось на пищевые связи между зоопланктоном и анчоусом за счет высокого обилия этого субтропического вида (1036 тыс. т). На долю мезопелагических рыб, несмотря на их более высокое обилие (1613 тыс. т), из-за низких рационов пришлось всего 19 % общего потребления пищи. Транспорт вещества к горбуше, сайре и северному кальмару был примерно на одном уровне — по 13 и 11 %. В пищевых связях между планктоном и нектоном доминировали эвфаузииды (*Th. longipes* и *E. pacifica*), копеподы (*N. cristatus*, *N. cristatus* и *E. bungii*), амфиподы (*T. japonica*) и птероподы. Именно через эти элементы трофических цепей с первого на последующие трофические уровни поступали основные потоки вещества (рис. 3.52).

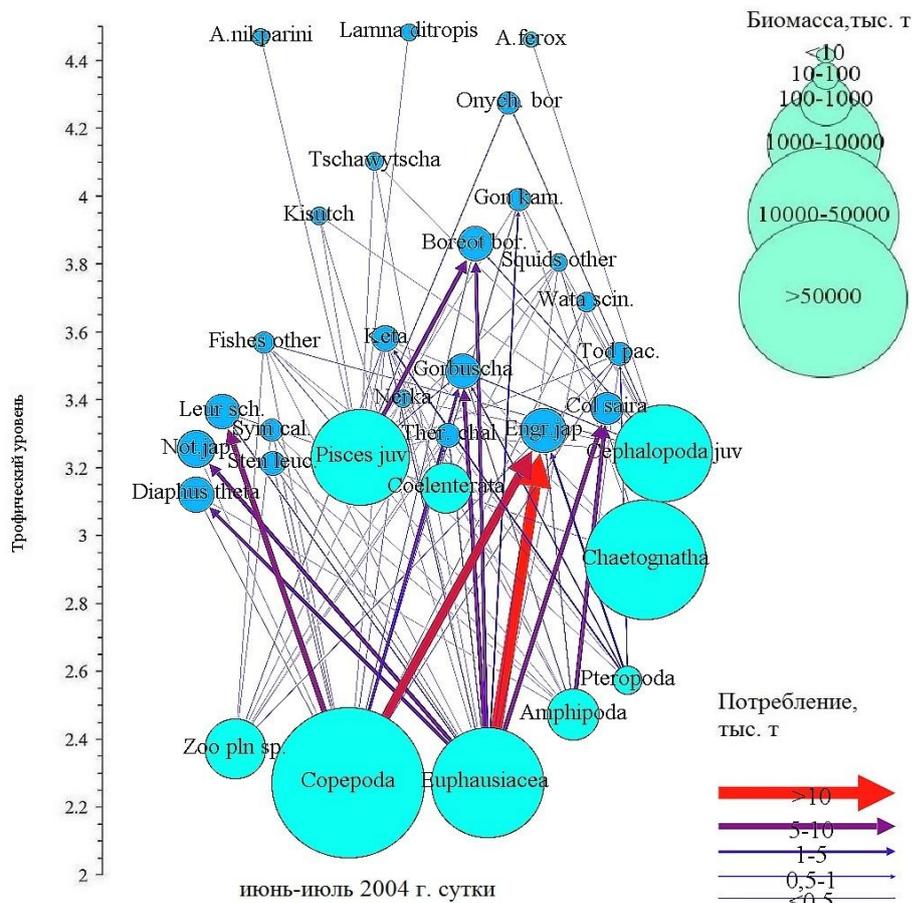


Рис. 3.52. Схема пищевых связей зоопланктона и нектона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004 г.

В целом около 45 % всей пищи, потребляемой за сутки рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали, составляли эвфаузииды, а на копепод, птеропод и амфипод приходилось соответственно 26, 8 и 7 %. Эти группы планктона образовывали главные пищевые связи нектона, из которых доминировали потоки «эвфаузииды → анчоус» и «копеподы → анчоус». Остальная часть пищи (около 16 %) поступала к нектону через второстепенные пищевые связи (рис. 3.52).

Наибольшее потребление кормовых ресурсов (особенно эвфаузиид) наблюдалось в южной части обследованной акватории (10 и 13-й районы), за счет распространения здесь анчоуса и диаф-тета (рис. 3.53). В целом для 2004 г. характерны высокое обилие нектона и низкие показатели запаса зоопланктона (51,1 млн т) в верхнем слое эпипелагиали (см. рис. 3.28).

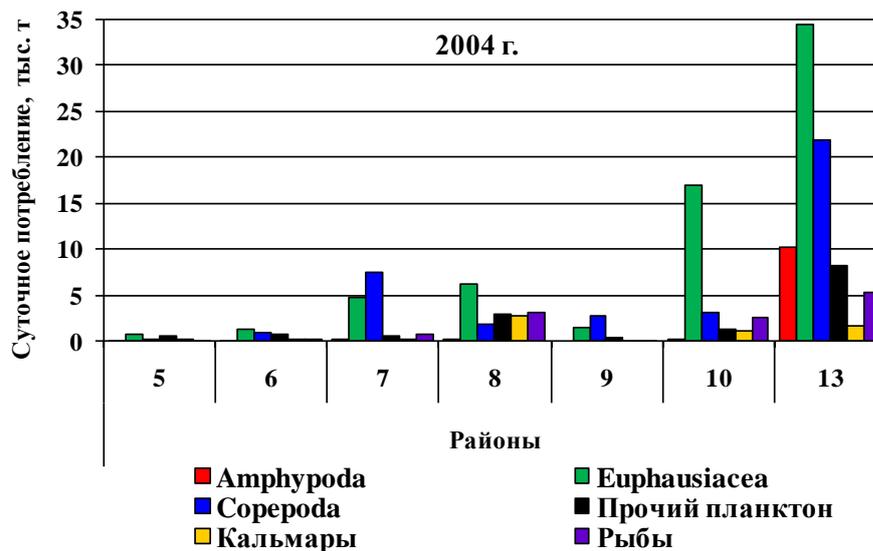


Рис. 3.53. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004 г.

2006–2008, 2011 и 2013 гг. с высокой долей бати- и мезопелагических рыб. При доминировании в верхней эпипелагиали изучаемого региона мезопелагических рыб значительная часть вещества на трофические уровни 3.2–3.4 поступает через пищевые связи «копеподы → мезопелагические рыбы» и «эвфаузииды → мезопелагические рыбы». В такие годы суточное потребление пищи мезопелагическими рыбами оценивалось в 16,3–67,4 тыс. т (Приложение 19–22), но в целом, несмотря на их обилие, было не очень высоким. При этом копепод и эвфаузиид потреблялось соответственно от 5,5 до 52,1 и от 4,1 до 14,1 тыс. т в сутки

(табл. 3.8). Межгодовые различия в соотношении потребляемых групп планктона были обусловлены составом мезопелагических рыб и особенностями их питания. При высоком обилии серебрянки (2011 и 2013 гг.) потребление копепод было в 4 раза выше, чем эвфаузиид. И наоборот, эвфаузиид потреблялось в 3 раза больше, чем копепод, при высокой доле диаф-тета в составе нектона в 2006 г., в то время как в 2007 г., когда высоким было обилие светлоперого стенобраха, копеподы и эвфаузииды потреблялись мезопелагическими рыбами почти в равной пропорции (табл. 3.8).

Таблица 3.8

Суточное потребление пищи (тыс. т) мезопелагическими рыбами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2006–2008, 2011 и 2013 гг.

Кормовая группа	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2011 г.	2013 г.
Эвфаузииды	10,3	14,1	5,8	4,1	12,6
Копеподы	5,5	16,8	2,8	16,2	52,1
Прочие	0,5	1,6	0,3	1,6	2,7
Всего, тыс. т	16,3	32,5	8,9	21,9	67,4

Кроме мезопелагических рыб, важными потребителями планктона в эти годы были также лососи (особенно горбуша) и кальмары (главным образом северный). Их главные пищевые связи формировались не только эвфаузидами и копеподами, но и другими группами планктона, в том числе амфиподами и птероподами. При этом копепод и эвафузиид они потребляли почти столько же (а в некоторых случаях даже больше), сколько и рыбы мезопелагического комплекса при их высоком обилии.

Так, в 2006 г. при меньшей в 3 раза по сравнению с мезопелагическими рыбами биомассе кальмаров, но при высокой интенсивности питания их доля в общем потреблении пищи была на том же уровне (31 %), что и мезопелагических рыб (32 %) (Приложение 19). Только эвфаузиид и копепод ими выедалось 7,3 и 2,2 тыс. т в сутки. Биомасса лососей также была в 2,6 раза ниже биомассы рыб мезопелагического комплекса, но доля лососей в транспорте вещества составила 27 %. Этой группой нектона копепод и эвфаузиид потреблялось соответственно 4,1 и 4,3 тыс. т в сутки. Следует отметить, что в июне-июле 2006 г. наиболее значительный пресс на кормовые ресурсы отмечали в 10-м районе при высоком обилии здесь японского нотоскопела и калифорнийского симболофора и в 8 и 13-м районах — за счет лососей и кальмаров (рис. 3.54).

В 2007 г. мезопелагические рыбы потребляли 16,8 и 14,1 тыс. т в сутки копепод и эвфаузиид (табл. 3.8), почти столько же выедали лососи и кальмары — 12,8 и 13,1 тыс. т в сутки. Соответственно, главными потребителями кормовых ресурсов в 2007 г. были светлоперый стенобрах, горбуша и северный кальмар (рис. 3.55). Основной пресс на кормовые ресурсы эти виды оказывали в 8 и 13-м районах (рис. 3.56). Заметный вклад в общую величину потребления пищи также вносили диаф-тета и японский нотоскопел, главным образом в 10-м районе. В целом на пищевые связи «копеподы → рыбы и кальмары» и «эвфаузииды → рыбы и кальмары» пришлось соответственно 40 и 39 % общего потребления пищи. Доля птеропод и амфипод в суточном потреблении кормовых объектов была существенно ниже — 5 и 3 %. Второстепенные пищевые связи составили 13 % всей пищи, потребляемой рыбами и кальмарами за сутки.

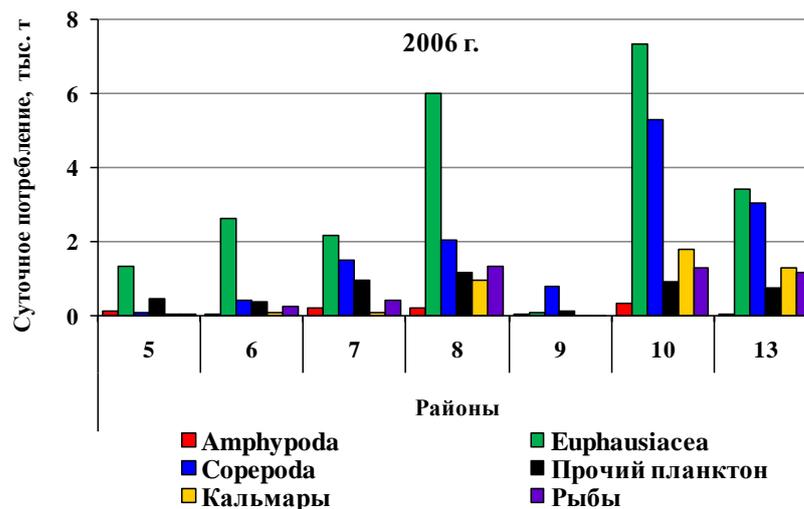


Рис. 3.54. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2006 г.

Таким образом, в 2007 г. в верхней эпипелагиали обследованных районов перенос органического вещества с низших на верхние трофические уровни был высоким не только посредством трофических связей мезопелагических рыб — «копеподы → светлоперый стенобрах, диаф-тета, японский нотоскопел» и «эвфаузииды → светлоперый стенобрах, диаф-тета, японский нотоскопел», но и через «копеподы → горбуша», «эвфаузииды → горбуша» и «эвфаузииды → северный кальмар» (см. рис. 3.55, Приложение 20).

В 2008 г. несмотря на более высокую долю мезопелагических рыб в нектонном сообществе объемы потребления ими пищи были также ниже (в 1,5 раза), чем лососями или кальмарами (Приложение 21). Главными консументами верхних трофических уровней являлись горбуша и северный кальмар, затем диаф-тета и светлоперый стенобрах, а также кальмар-светлячок. В районах распределения этих видов (8, 10 и 13-й) значительный пресс приходился на эвфаузиид (рис. 3.57).

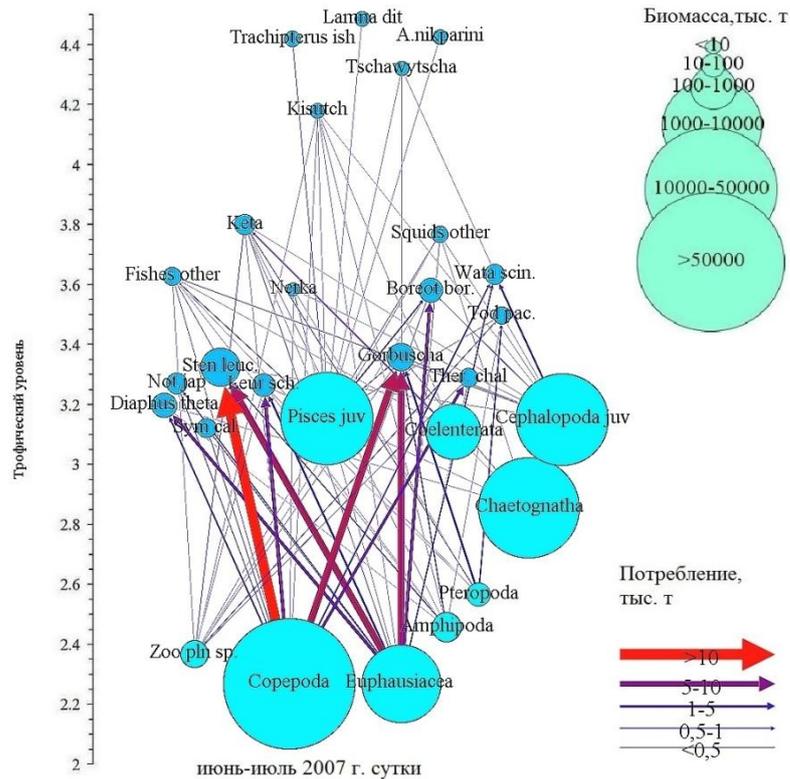


Рис. 3.55. Схема пищевых связей зоопланктона и нектона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2007 г.

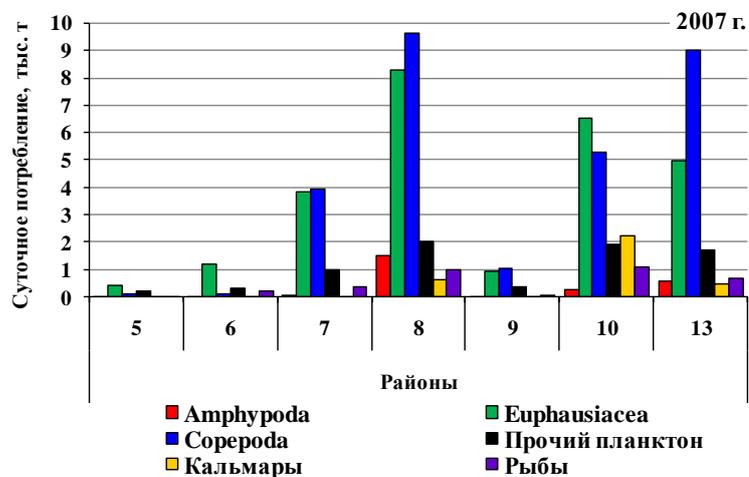


Рис. 3.56. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2007 г.

В 2011 г. доля мезопелагических рыб в нектонном сообществе верхней эпипелагиали составила 54 % (см. рис. 3.51). Но это был также год обильных подходов и высоких уловов тихоокеанских лососей на российском Дальнем Востоке (Шунтов, Темных, 2011а). Несмотря на высокую учтенную биомассу (почти 620 тыс. т) лососей, их доля в нектонном сообществе обследованной акватории составила всего 23 % и была почти в два раза ниже, чем доля мезопелагических рыб (54 %), среди которых преобладала серебрянка. Однако доля лососей за счет высокой интенсивности питания в общем переносе вещества составила 43 %, а доля мезопелагических рыб — 32 % (Найденко, Хоружий, 2017). Из кормовых объектов лосося более всего потребляли эвфаузиид и только в 13-м районе — копепод. В целом же выедание эвфаузиид этой группой нектона составило $0,014 \text{ т/км}^2$ и было в 2,8 раза выше, чем копепод. Следует отметить, что в 2011 г. в пределах всей обследованной акватории отмечалась очень низкая биомасса зоопланктона, в том числе и копепод, что, по всей видимости, отразилось на питании лососей и объясняет повышенную долю эвфаузиид в их рационе. В то время в питании мезопелагических рыб веслоногие рачки были основными кормовыми объектами, что, вероятно, было обусловлено доступностью копепод в верхнем слое эпипелагиали в темное время суток, особенно в глубоководных районах. В частности, в рационе серебрянки, многочисленной в 13-м районе, копеподы составляли 89 % (Найденко Хоружий, 2017). За счет этого перенос вещества через путь «копеподы → серебрянка» был высоким (11,2 т/сут) в 13-м районе, а в 7–8-м районах более значимым (8,1 т/сут) был путь «эвфаузииды → горбуша». Это отразилось на общей величине потока вещества между уровнями, как в отдельных районах, так и в целом для всей обследованной акватории (рис. 3.58, 3.59).

Таким образом, в июне-июле 2011 г. горбуша и серебрянка были главными потребителями кормовых ресурсов (Приложение 22, рис. 3.59), обеспечивающих главные потоки вещества на высшие трофические уровни через копепод (22,7 тыс. т в сутки) и эвфаузиид (21,5 тыс. т в сутки). Следует отметить, что если есть зависимость величины потоков от количественного соотношения кормовых ресурсов (в данном конкретном случае обилия и доступности копепод), то за счет про-

странственного распределения потребителей и разной суточной ритмики их питания она проявляется в меньшей степени, чем при изменении состава и обилия самих потребителей.

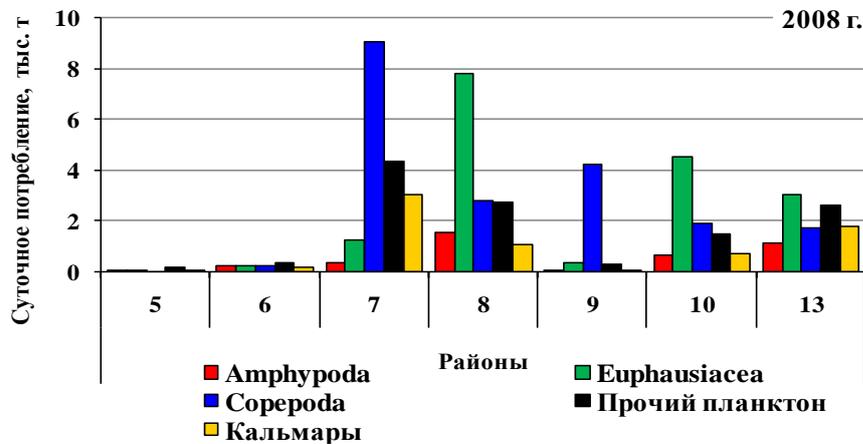


Рис. 3.57. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2008 г.

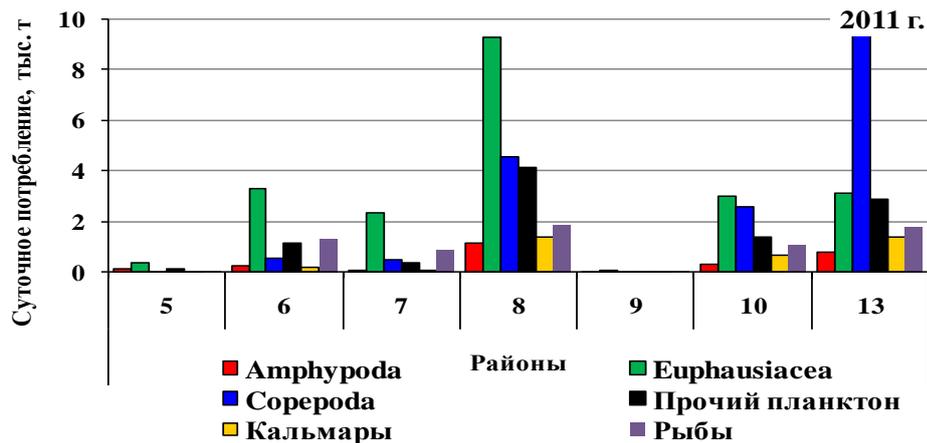


Рис. 3.58. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2011 г.

В июне-июле 2013 г. отмечалась сходная с 2007 и 2011 гг. структура пищевых связей планктона и нектона. Как и в 2011 г., важным потребителем планктонных ресурсов была серебрянка. Суточное потребление этим видом копепод и эвфаузиид оценено соответственно в 46,9 и 5,1 тыс. т.

Кроме серебрянки, заметное обилие имели японский нотоскопел и калифорнийский симболофор (см. рис. 3.11), особенно в южной части обследованной акватории, и оба эти вида потребляли 6,3 и 3,3 тыс. т в сутки соответственно копепод и эвфаузиид. В целом доля мезопелагических рыб достигла 48 % общей величины

пищи, потребленной рыбами и кальмарами. Довольно высокий вклад (30 %) в общее потребление кормовых ресурсов вносили кальмары, главным образом северный и кальмар-светлячок, а доля лососей составила всего 18 %. Главными консументами верхних трофических уровней в июне-июле 2013 г. (в порядке убывания величины потребляемой ими пищи) были серебрянка, северный кальмар, горбуша, кальмар-светлячок, японский нотоскопел и калифорнийский симболофор.

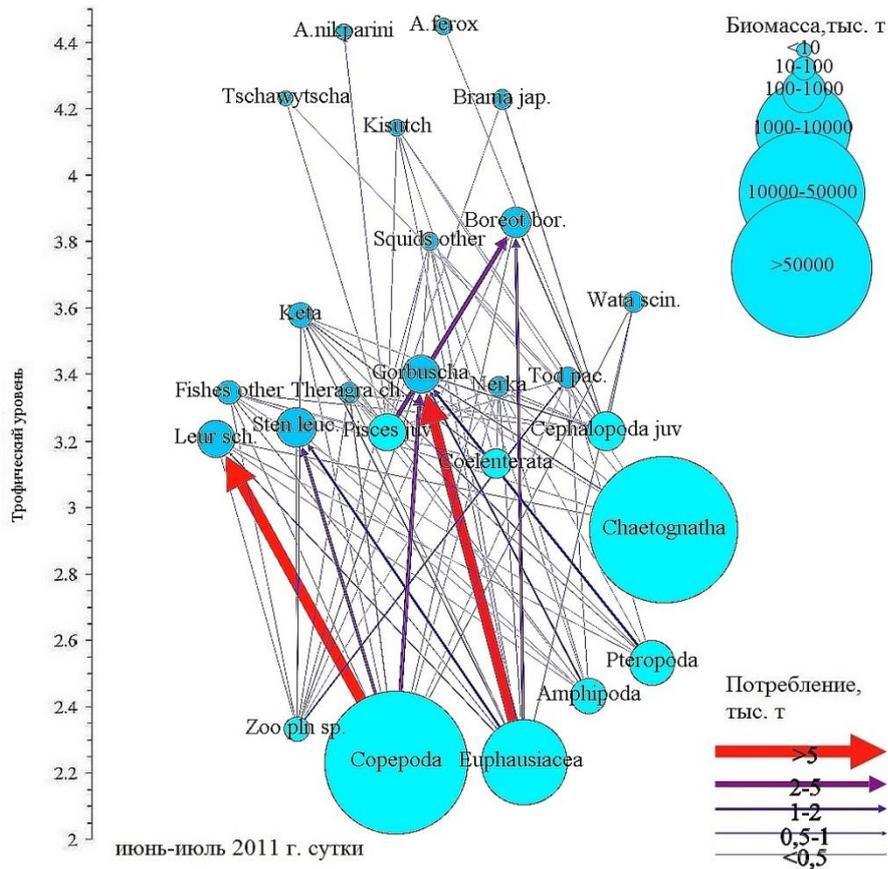


Рис. 3.59. Схема пищевых связей зоопланктона и нектона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2011 г.

Таким образом, вклад бати- и мезопелагических рыб в потребление ресурсов верхнего слоя эпипелагиали был значимым (45–48 %) только в 2007 и 2013 гг. при очень высокой их доле (66–67 %) в нектонном сообществе. В других случаях, когда их доля составляла половину (или была чуть ниже) общей биомассы рыб и кальмаров, по величине потребляемой ими пищи они уступали лососям и кальмарам, которые имеют более высокую интенсивность питания. Доминирование массовых видов мезопелагических рыб определяло величину тех или иных пищевых связей. Так, при доминировании диаф-тета и японского нотоскопела более всего мезопела-

гическими рыбами потреблялось эвфаузиид (особенно в южнокурильском 10-м и южной части 8 и 13-го районов), а при высокой доле серебрянки и светлоперого стенобраха — копепод (главным образом в глубоководных районах).

2009–2010 и 2012 гг. с высокой долей лососей. Как уже отмечалось выше, лососи в верхней эпипелагиали обследованной акватории имели высокую, учтенную по траловым ловам биомассу в 2007, 2009, 2011–2012 и 2018 гг., но доминировали они в нектонных сообществах только в 2009–2010 и 2012 гг., что было обусловлено обилием других групп нектона (см. рис. 3.3). Соответственно, их вклад в использование кормовых ресурсов в эти годы был далеко неравнозначным.

В 2009 г., для которого характерны мощные подходы лососей к российским берегам, их доля в верхней эпипелагиали обследованной акватории составила 35 % общей биомассы рыб и кальмаров (почти 860 тыс. т) (Шунтов, Темных, 2009). Почти такую же долю имели мезопелагические рыбы (32 %), а на кальмаров и субтропических рыб (главным образом сайры) пришлось соответственно 23 и 10 %. При таком составе консументов верхних трофических уровней и с учетом особенностей питания основными потребителями кормовых ресурсов были лососи и кальмары (рис. 3.60). В общих объемах потребляемой за сутки пищи на эти две группы нектона приходилось 37 и 32 %, а доля южных мигрантов (сайры) и мезопелагических рыб была невысокой — по 13 % (Найденко, Хоружий, 2017).

Общее потребление пищи рыбами и кальмарами оценено в $0,069 \text{ т/км}^2$ в сутки, в котором эвфаузииды составили 37 %, нектонная пища — 22 %, а копеподы — 21 % (Приложение 23). Существенным (7 %) было выедание амфипод, особенно в 13-м районе (рис. 3.61), во время нагула сайры и миграций лососей. Пищевые связи «эвфаузииды + копеподы → горбуша», «мелкий нектон → северный кальмар» и «эвфаузииды → северный кальмар», а также «эвфаузииды + амфиподы» → сайра» определены как главные (см. рис. 3.60).

Самую низкую биомассу нектона в районе летних исследований отмечали в 2010 и 2012 гг., на фоне этого доля лососей в нектоне была самой высокой за период с 2004 по 2018 г. (см. рис. 3.51). Так, в 2010 г. относительная биомасса нектона, учтенная в верхней эпипелагиали, составила всего $1,1 \text{ т/км}^2$, из которой 46 %

пришлось на лососей (см. рис. 3.1). В июне сообщество рыб и кальмаров находилось еще на ранней стадии формирования своего летнего состава и доля субтропических мигрантов, приходящих на нагул в район исследований, была низкой, кроме того, была невысокой и биомасса мезопелагических рыб (Найденко, Хоружий, 2017).

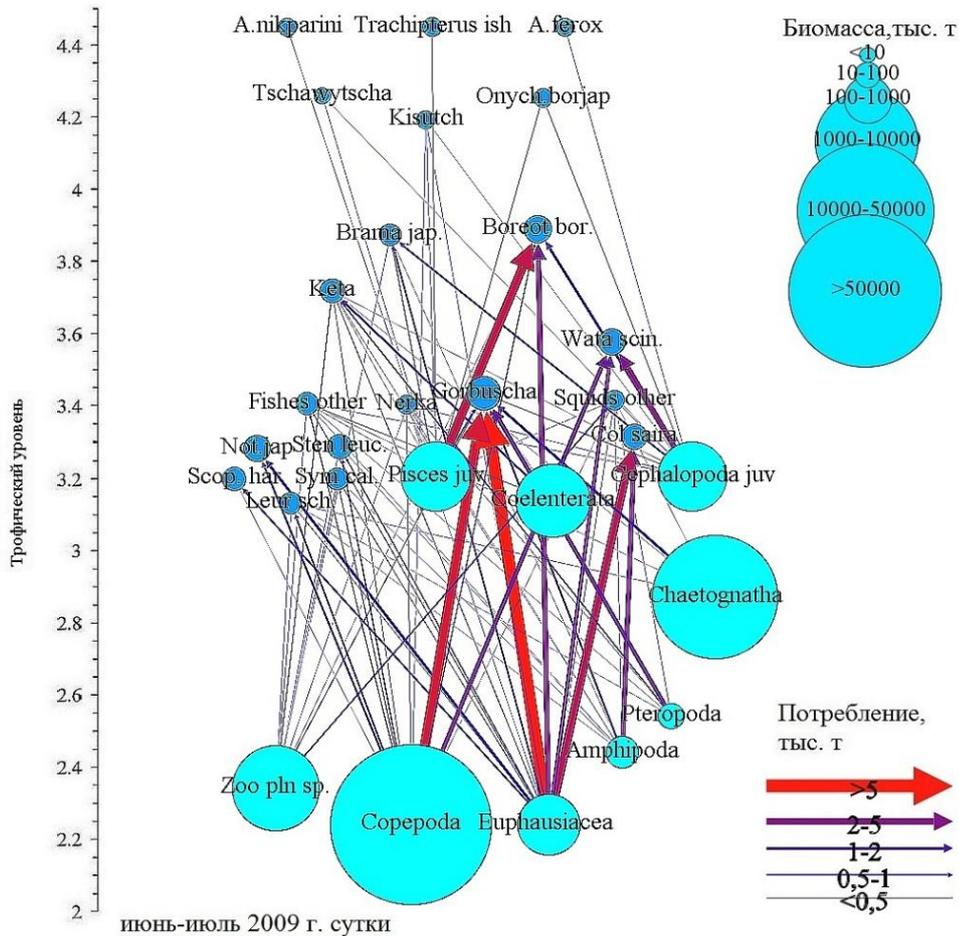


Рис. 3.60. Схема пищевых связей зоопланктона и нектона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2009 г.

В данном слое эпипелагиали только лососи, главным образом горбуша, имели высокую биомассу и, соответственно, являлись главными консументами верхних трофических уровней (рис. 3.62). Доля этой группы нектона в общем потреблении кормовых ресурсов достигла максимальной величины за период с 2004 по 2018 г. — 67 % (Приложение 25). На долю кальмаров пришлось 17 %, а на долю мезопелагических рыб — всего 8 %.

В питании горбуши первостепенное значение имели копеподы и эвфаузииды, поэтому наиболее значительные потоки вещества проходили через пути «ко-

пеподы → горбуша» и «эвфаузииды → горбуша» и в меньшем количестве через связи «сагитты → горбуша», «птероподы → горбуша» и «амфиподы → горбуша». При этом копепод потреблялось в 1,3 раза больше, чем эвфаузиид.

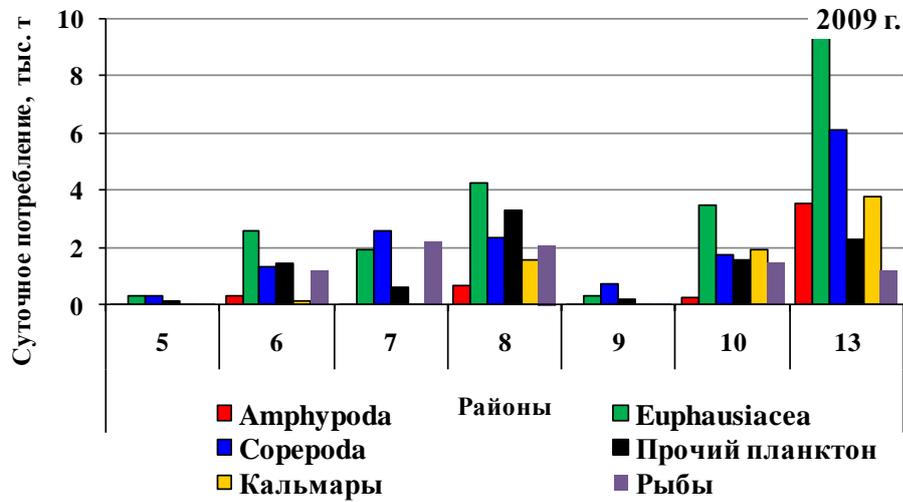


Рис. 3.61. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2009 г.

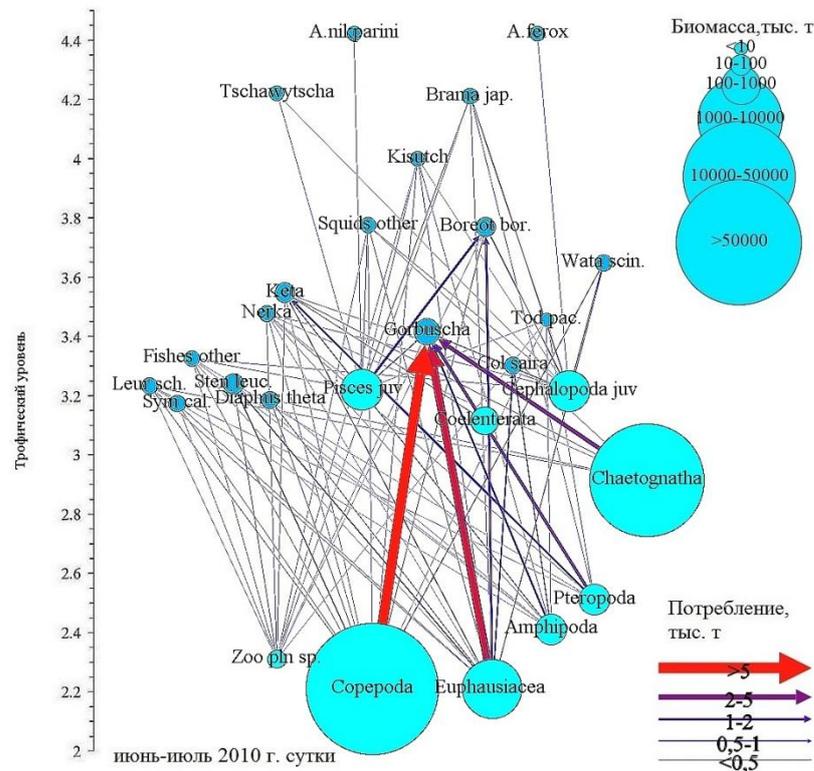


Рис. 3.62. Схема пищевых связей зоопланктона и nekтона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2010 г.

В 2010 г. биомасса и доля копепод в составе планктонного сообщества были довольно высокими, что, вероятно, отразилось на пищевых связях лососей. По-

скольку эвфаузииды доминировали в питании многих других потребителей (кальмары и мезопелагические рыбы), то в целом величина энергетических потоков, направленных к nekтону от эвфаузиид и копепод, была почти на одном уровне, составляя 30 и 26 % всей потребляемой nekтоном пищи. Доля пищи, поступающей через птеропод, сагитт и амфипод, составила соответственно 10, 9 и 7 %, а через второстепенные пути — 18 % (Найденко, Хоружий, 2017).

Наибольшее потребление ресурсов отмечалось главным образом в 8, 10 и 13-м районах (рис. 3.63).

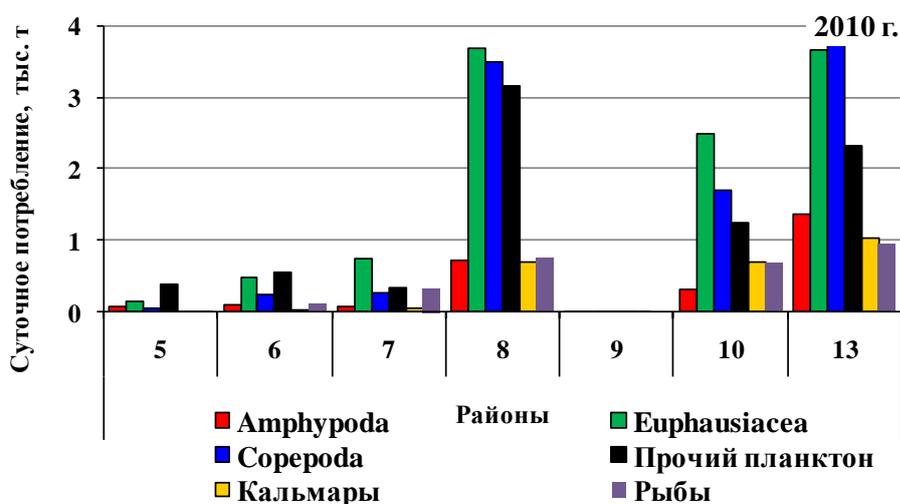


Рис. 3.63. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2010 г.

Несмотря на то что в 2010 г. лососи вносили заметный вклад в общее потребление ресурсов, величина органического вещества, поступающего на верхние трофические уровни к рыбам и кальмарам через функциональные группы трофической сети «зоопланктон + мелкоразмерный nekтон», была очень низкой — 0,03 т/км² в сутки, а запас зоопланктона был, наоборот, высоким — 140 т/км² в слое 0–50 м (см. рис. 3.50), поэтому в целом нагрузка на кормовые ресурсы рассматриваемого региона была минимальной.

В 2012 г. лососи также доминировали среди nekтона (составляя 44 % его биомассы) и были главными потребителями кормовых ресурсов верхней эпипелагиали данного региона. На долю этих рыб пришлось половина всей пищи, потребляемой nekтоном (Приложение 25). Кроме эвфаузиид и копепод (которых выедалось соответственно 17,5 и 15,2 тыс. т в сутки), довольно значительным было потребление

амфипод и птеропод (8,7 и 4,2 тыс. т в сутки). Распределение нагрузки на эти кормовые группы планктона в разных районах было неравномерным (рис. 3.64).

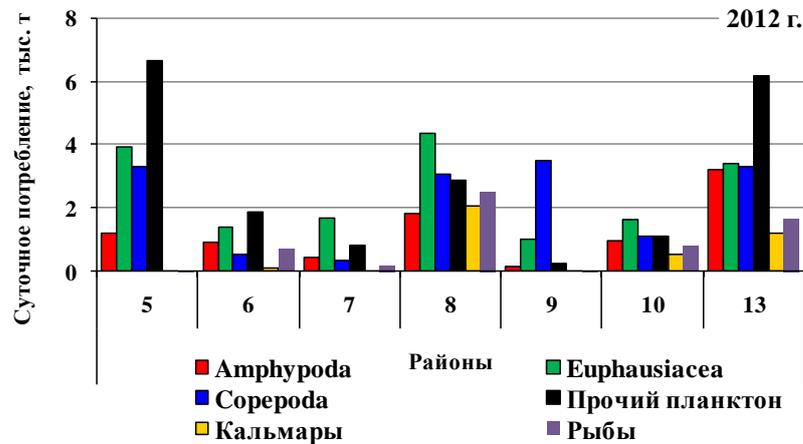


Рис. 3.64. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2012 г.

2014–2018 гг. (доминирование НБ-СБ-Т активно мигрирующих рыб).

Совсем иная ситуация отмечалась летом 2014–2018 гг., когда в верхней эпипелагиали обследованной акватории были учтены значительные нагульные скопления японской и пятнистой скумбрий и дальневосточной сардины. Поскольку в июне миграции южных рыб в районы нагула только начинаются (Шунтов, Васильков, 1981; Шунтов, 2005, 2016а; Хоружий и др., 2015), то основные концентрации этих видов в момент проведения исследований были сосредоточены на южной периферии обследованной акватории. Как уже отмечалось выше, скумбрия и сардина хорошо приспособляются к составу кормовой базы и основу их рациона в районах нагула, как правило, составляют массовые кормовые объекты, что обеспечивает им высокое наполнение желудков (Чучукало, 2006).

Так, в июне-июле 2015 г. в питании японской скумбрии и сардины наибольшую долю имели копеподы (главным образом *N. plumchrus* и *M. pacifica*), а доля эвфаузиид была невысокой. Соответственно, в тех районах (в частности в 10 и 13-м), где скумбрия и сардина были основными потребителями кормовых ресурсов, перенос вещества к nektonу через копепод был выше, чем через эвфаузиид (рис. 3.65, А). В районах, где уловы скумбрии и сардины были единичными или нулевыми, основными потребителями кормовых ресурсов были горбуша и северный кальмар. В этих районах, в частности в 8-м (рис. 3.65, Б), основные по-

токи к трофическим уровням 3.0–3.8 шли через амфипод и эвфаузиид, остальные пути были второстепенными (Найденко, Хоружий, 2017).

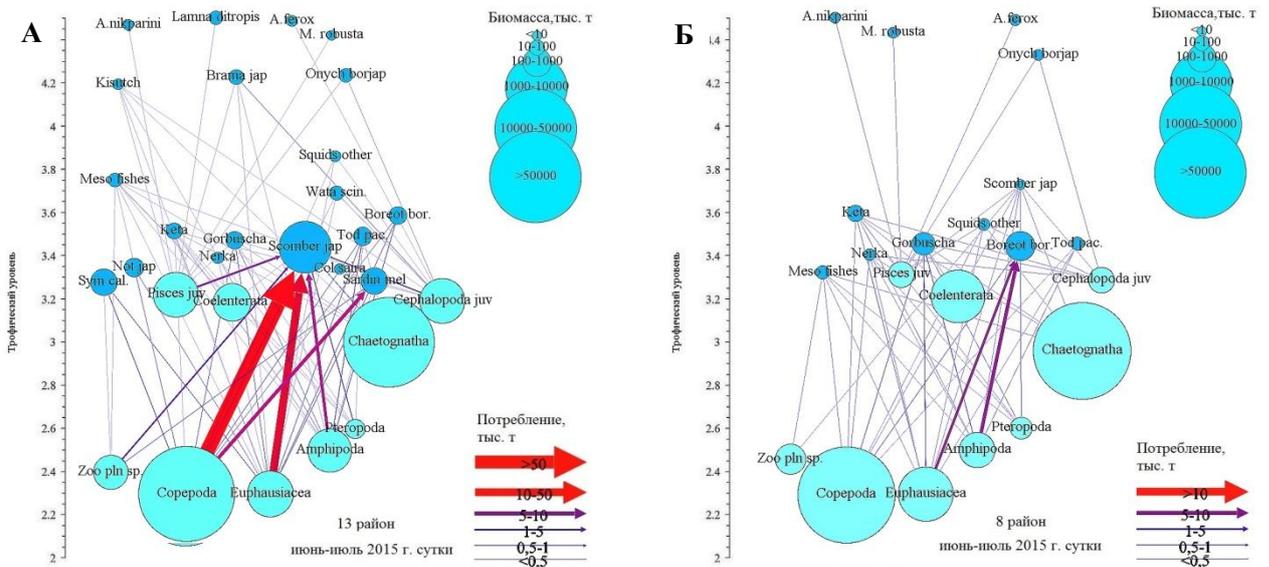


Рис. 3.65. Схема пищевых связей зоопланктона и нектона в верхнем слое эпипелагиали 13-го (А) и 8-го (Б) биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2015 г.

В целом в июне-июле 2015 г. в верхнем слое эпипелагиали исследуемой акватории около 40 % пищи, потребляемой за сутки всеми рыбами и кальмарами, поступало через копепод, 28 % через эвфаузиид и 13 % через амфипод. Нектонной пищи потреблялось немного, около 4 % общего потребления. Перечисленные кормовые группы образовывали главные пищевые потоки на верхние трофические уровни к скумбрии, сардине, северному кальмару и горбуше (рис. 3.66).

Общий перенос вещества через основные блоки — зоопланктон и мелкоразмерный нектон — к рыбам и кальмарам был значительным, составляя $0,187 \text{ т/км}^2$ в сутки, из которого 80 % поступало к НБ-СБ-Т-рыбам, 12 % к кальмарам и только 5 и 3 % соответственно к лососям и мезопелагическим рыбам (Приложение 26). Биомасса зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали, где происходит питание этих групп нектона, была низкой (63 т/км^2), и на единицу нектона приходилось всего 13,5 ед. планктона. Это свидетельствует о повышенной по сравнению с другими годами нагрузке на зоопланктонные ресурсы, особенно в водах 13 и 10-го районов (рис. 3.67).

По составу консументов верхних трофических уровней и структуре их пищевых связей среди «сардино-скумбриевых» лет можно выделить 2018 г., когда в со-

ставе nekтона верхней эпипелагиали, кроме скумбрий и сардины, очень высокую биомассу и долю (4,9 млн т и 54 %) в nekтоне имел японский нотоскопел (см. рис. 3.11). Но при невысокой интенсивности питания на его долю приходилось 24 % всей пищи, потребляемой в верхнем слое эпипелагиали рыбами и кальмарами.

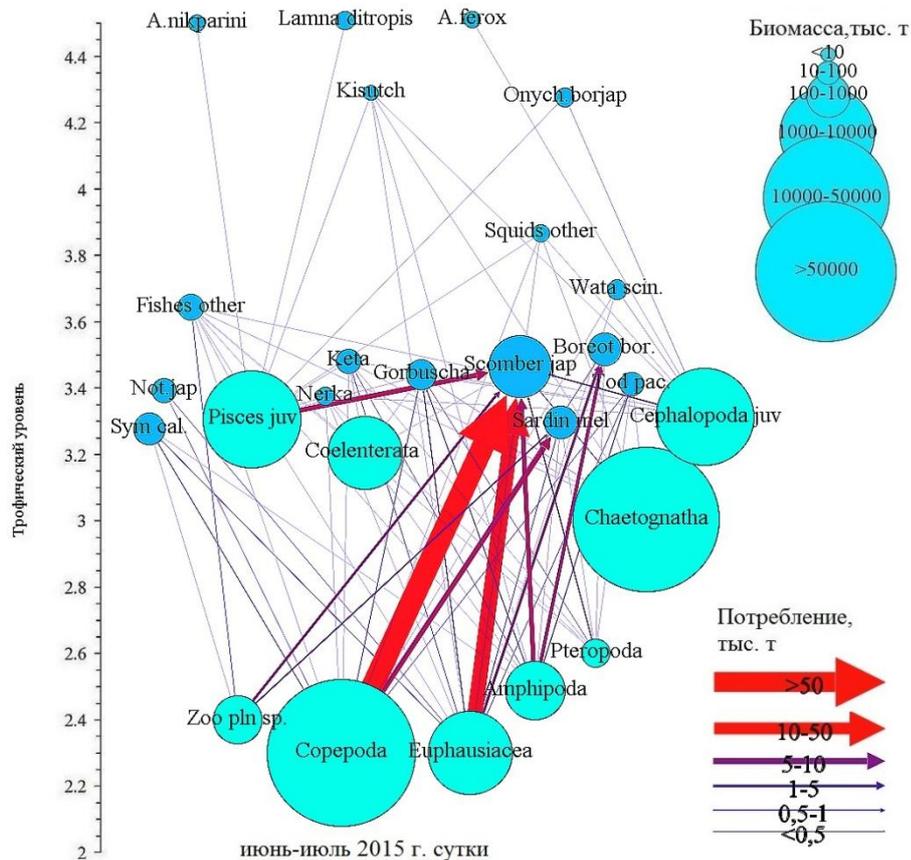


Рис. 3.66. Схема пищевых связей зоопланктона и nekтона в верхнем слое эпипелагиали всей акватории тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2015 г.

Доля субтропических рыб составила 55 %, а лососей и кальмаров соответственно 13 и 3 % (Приложение 27). Японский нотоскопел вносил заметный вклад в потребление эвфаузиид, которых за сутки этим видом потреблялось 49 тыс. т. Виды субтропического комплекса потребляли 24 тыс. т, а общее потребление эвфаузиид составило 82 тыс. т в сутки. Довольно значительным было потребление копепод (87 тыс. т) и амфипод (25 тыс. т), главным образом скумбрией и сардиной, а также японским нотоскопелом и горбушей (рис. 3.68).

Мелкоразмерного nekтона потреблялось 17 тыс. т, главным образом за счет питания крупноразмерной скумбрии мелкоразмерной сардиной, на эти связи приходилось почти 6 % общего потребления nekтоном пищи.

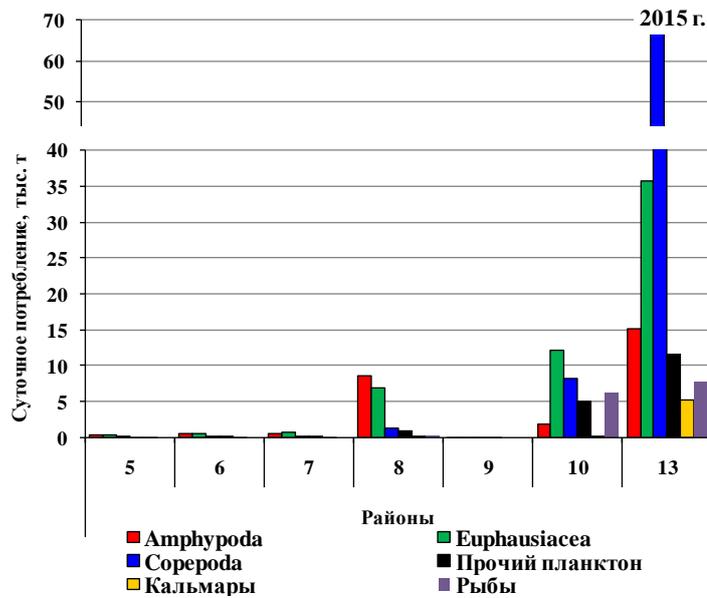


Рис. 3.67. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2015 г.

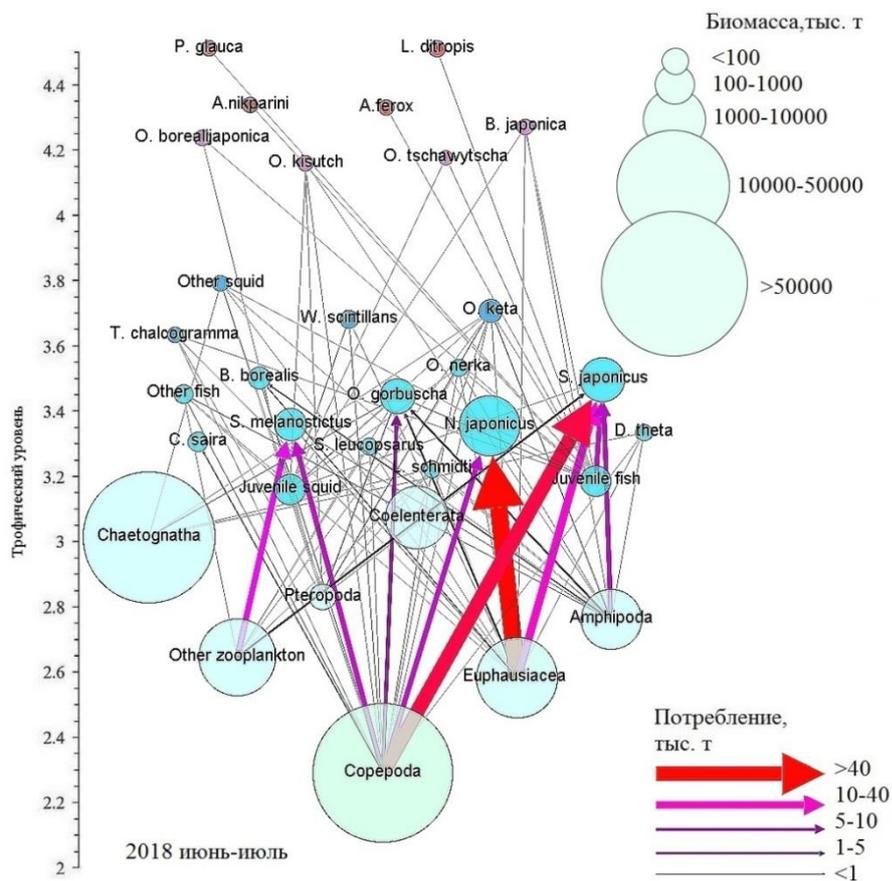


Рис. 3.68. Схема пищевых связей зоопланктона и нектона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2018 г.

Таким образом, в июне-июле 2018 г. главными потребителями кормовых ресурсов были японская скумбрия, японский нотоскопел, горбуша и сардина. Основная нагрузка на кормовые ресурсы отмечалась в районах наиболее высоких кон-

центраций этих потребителей, т.е. в глубоководных 8 и 13-м и южнокурильских 9 и 10-м районах (рис. 3.69).

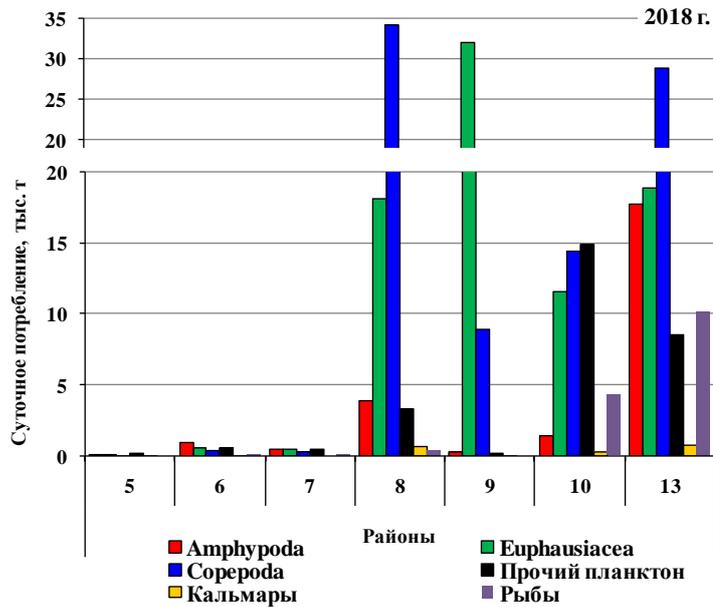


Рис. 3.69. Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2018 г.

Исследования, проведенные в этих же районах месяцем позже, показали, что обилие и пространственное распределение массовых видов нектона в июле-августе изменяется по сравнению с их количественным распределением в июне-июле (Найденко, Хоружий, 2017). Это обусловлено в первую очередь перераспределением японской скумбрии и сардины в северо-западном направлении, а также подходом в районы исследований тихоокеанского кальмара, пятнистой скумбрии, сайры и японского морского леща. Кроме этого, уменьшается обилие лососей, так как они в это время находятся на заключительных этапах анадромных миграций.

Изменения, происходящие в структуре трофических отношений нектона и планктона в июле-августе, проанализированы на примере 2015 г. Биомасса НБ-СБ-Т мигрирующих рыб, учтенных в прикурильских водах в июле-августе 2015 г., по сравнению с июнем-июлем увеличилась в 2 раза. Наиболее высокие уловы южных мигрантов и, соответственно, наиболее значительный пресс на кормовые ресурсы отмечали в 8-м биостатистическом районе. В верхней эпипелагиали этого района главным потребителем пищевых ресурсов была японская скумбрия, биомасса которой оценена в 3,3 млн т. Вторым по значимости видом была сардина, обилие кото-

рой в этом районе было ниже — всего 238 тыс. т (Хоружий и др., 2015). В данном районе основу скоплений японской скумбрии слагали крупные особи со средней длиной тела 29,5 см, а у сардины, наоборот, мелкие, со средней длиной тела 13,7 см. Скумбрия занимает высокий трофический уровень (TL 3.8), и основные потоки вещества на этот TL поступают к скумбрии через мелкоразмерный нектон (главным образом мелкая сардина, миктофиды и молодь кальмаров) и крупно- и среднеразмерный зоопланктон (копеподы *Calanus pacificus*, *N. plumchrus*, *M. pacifica* и эвфаузииды *E. pacifica*). Нагуливаясь в 8-м районе, японская скумбрия за сутки потребляла до 29 тыс. т мелкой сардины и 17 тыс. т миктофид, а из планктона — 42 тыс. т копепод и 27 тыс. т эвфаузиид (Кузнецова, Шебанова, 2016; Найденко, Хоружий, 2017).

В южнокурильском 10-м районе, среди потребителей наиболее высокое обилие имел тихоокеанский кальмар (1,2 млн т), поэтому основные потоки вещества на 3.0–3.5 трофические уровни в этом районе поступали через те кормовые объекты, которыми он питался — амфипод, эвфаузиид и копепод. Часть пищевых связей тихоокеанского кальмара замыкалась на собственную молодь или молодь других видов кальмаров. В нектонном сообществе 10-го района была также высокой биомасса сардины (454 тыс. т). В ее рационе весомую долю составлял фитопланктон, соответственно в данном районе перенос вещества к нектону с 1-го трофического уровня был существенным, составляя 14 % общего потока вещества с низших на верхние трофические уровни.

В океаническом 13-м районе (т.е. за пределами ИЭЗ России) среди всех потребителей наиболее высокую биомассу имела пятнистая скумбрия. Почти 98 % ее учтенной численности составляли рыбы с длиной тела 20–22 см, в пищевом рационе которых доминировала нектонная пища (мелкая сардина, молодь скопелозавра и скумбрии, в том числе собственная, миктофиды и молодь кальмаров), а доля зоопланктона была низкой. Потребление кормовых ресурсов пятнистой скумбрией оценено в 24,6 тыс. т в сутки, из которых на долю нектона пришлось 73 % (Кузнецова, Шебанова, 2016).

Что касается японской скумбрии, то ее биомасса в данном районе была почти 3,6 раза ниже, чем биомасса пятнистой скумбрии (Хоружий и др., 2015). Осно-

ву скоплений японской скумбрии составляли главным образом мелкоразмерные особи со средней длиной тела от 18,7 до 20,8 см. При высокой интенсивности их питания (суточный рацион достигал 7,0 % массы тела) японская скумбрия за сутки потребляла до 13 тыс. т кормовых организмов, из которых 83 % приходилось на долю зоопланктона (Кузнецова, Шебанова, 2016). Соответственно, в 13-м районе за счет потребления пятнистой скумбрией нектона, а японской скумбрией зоопланктона, величина органического вещества, поступающего на верхние трофические уровни через нектонные и планктонные организмы, была почти равной (Найденко, Хоружий, 2017).

В пределах всей обследованной акватории в июле-августе 2015 г. при учтенной биомассе нектона 7,5 млн т, или 11,1 т/км², общий перенос вещества к наиболее массовым видам рыб и кальмаров составил 299 тыс. т в сутки, или 0,504 т/км²/сут, и был в 2,4 раза выше, чем в июне. В этом переносе копеподы и мелкоразмерный нектон составили 0,133 и 0,132 т/км²/сут, а эвфаузииды, амфиподы и фитопланктон — соответственно 0,125; 0,058 и 0,024 т/км²/сут (Найденко, Хоружий, 2017). Доля нектонной пищи в общем потреблении в июле-августе возросла по сравнению с июнем в 3,5 раза (достигая 26 %), соответственно количество связей, в том числе циклических (за счет каннибализма), между нектонными видами увеличилось. Японская и пятнистая скумбрии, сардина, сайра, тихоокеанский кальмар, нагуливаясь в водах данного района, являлись не только важными потребителями кормовых ресурсов, но и сами (главным образом их молодь) были их частью.

Данные, полученные в июне-июле и июле-августе, свидетельствуют о том, что в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки в составе и обилии консументов верхних трофических уровней наблюдается не только межгодовая изменчивость. Эти изменения происходят и в течение одного сезона, в данном случае летнего. Соответственно, в пищевые цепи вовлекаются новые элементы, изменяются величина и направление потоков вещества на верхние трофические уровни. Наиболее значительная пространственная изменчивость трофических характеристик отмечается в южной части обследованной акватории: в южнокурильских 9–10-м и южной части глубоководных 8 и 13-го районов.

Структура пищевых связей. Почти все массовые виды nekтона, отмеченные в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки, считаются мигрантами. Значительное число таких видов являются обычными для данного региона (в определенный сезон или время суток) и, в трофической сети образуют так называемые «устойчивые и постоянные» связи. К таким видам относятся тихоокеанские лососи (летом и осенью во время миграций или нагула) и интерзональные бати- и мезопелагические рыбы и кальмары (в темное время суток). При доминировании таких видов в nekтонных сообществах количество пищи, поступающей через «устойчивые и постоянные» связи на верхние трофические уровни, составляет 82–96 %, и каких-либо кардинальных изменений в трофической структуре nekтона обычно не отмечается.

Другие, главным образом НБ-СТ-Т-виды nekтона, которым свойственны значительные флюктуации численности, существенную роль как потребители ресурсов имеют только в периоды высокой численности. Такие пищевые связи в районе исследований не являются постоянными. При высокой численности субтропических видов процент пищи, поступающей к nekтону через постоянные связи, уменьшается. Например, в 2004 г. их доля снизилась до 57 %, а в 2015–2018 гг. до 15–44 %. В эти годы появились связи, типичные только для определенного вида-потребителя, например, «фитопланктон → сардина» (ни один другой пелагический вид в таких объемах фитопланктон не потребляет), «сардина → скумбрия» или «молодь скумбрии → взрослая скумбрия» и другие. Следовательно, для «сардино-скумбриевых» лет характерно появление новых пищевых связей, и, соответственно, изменение величины и направлений потоков вещества между отдельными звеньями трофической сети.

Имеющиеся данные по питанию nekтона позволили рассчитать величину и число связей между функциональными элементами трофической сети верхней эпипелагиали по типу «пищевой ресурс» (или жертва, в данном случае группы планктона или мелкоразмерного nekтона) → «потребитель» (или хищник, виды рыб и кальмаров). Число связей, которые в весовом выражении составляли бы ≥ 10 кг/км², в районе летних исследований насчитывалось 1–2 в годы низкого оби-

лия субтропических видов и от 3 до 8 — в годы высокого. Основными фигурантами в этих связях в роли «потребитель (хищник)» были японская и пятнистая скумбрии, японский нотоскопел, анчоус, сардина, серебрянка, светлоперый стенобрах и горбуша. Связей, которые в весовом выражении составляли бы < 10 но ≥ 1 кг/км² летом насчитывалось в среднем 17 (от 9 в годы низкого обилия потребителей до 24 в годы высокого их обилия). Такие связи, формировали шесть вышеперечисленных видов nekтона, а также северный кальмар, диаф-тета, тихоокеанский кальмар, кальмар-светлячок, сайра, кета и японский морской лещ. Через эти главные пищевые связи летом проходило от 70 до 95 % вещества, потребленного nekтоном в верхней эпипелагиали. Остальная часть вещества, поступающего с нижних на верхние трофические уровни, распределялась посредством большого количества второстепенных или случайных связей.

В верхней эпипелагиали данного региона общее число потенциальных кормовых объектов достигает около 150 планктонных видов. Кроме планктона важными объектами питания nekтона являются различные мелкоразмерные виды или молодь рыб и кальмаров. В рационе каждого nekтонного вида (а их в верхней жпипелагиали рассматриваемых районов насчитывается 112) встречается от 30 до 50 пищевых компонентов. Соответственно, общее число пищевых связей по типу «хищник-жертва» может достигать более 5 тыс. У массовых видов nekтона их насчитывается до 300, что определяет связность пищевой сети на уровне 0.32. Это указывает на то, что планктонные и nekтонные сообщества верхней эпипелагиали, пронизаны многочисленными трофическими отношениями и взаимодействиями, и образуют сложнейшую и разветвленную трофическую сеть с большим числом консументов и их жертв.

Такой широкий спектр питания рыб и кальмаров позволяет видам в неблагоприятных кормовых условиях переключаться с одних кормовых объектов на другие, проявляя высокую трофическую пластичность. И чем больше в сообществе таких видов, тем выше его способность и возможность использовать имеющиеся пищевые ресурсы. Кроме этого, при наличии большого числа консументов разных трофических уровней и за счет многочисленных трофических (парных) связей

между ними (в том числе в виде каннибализма), достигается усиление связности пищевых цепей. Как известно, с повышением связности устойчивость экосистемы при различных видах воздействий на нее повышается (Pimm, 1979). Когда в составе эпипелагических сообществ исследуемых районов происходили изменения (в частности значительное увеличение биомассы сардины и скумбрии или снижение запасов планктона), то именно за счет пластичности и связности пищевой сети, осуществлялось перераспределение потоков вещества между ее элементами и, образно говоря, «обрыва» пищевых цепей не случалось.

Заключение к главе 3

Тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки в летний период являются транзитным районом для тихоокеанских лососей и нагульной акваторией для НБ-СТ-Т-рыб. Также для данного региона характерна высокая биомасса мезопелагических рыб и кальмаров. В верхней эпипелагиали помимо этого отмечается большое количество молоди различных видов nekтона. В связи с различным количественным соотношением данных групп nekтона в рассматриваемый период лет выделяют годы: 1) с доминированием бати- и мезопелагических рыб и НБ-СТ-Т активно мигрирующих рыб (2004 г.); 2) бати- и мезопелагических рыб (2006–2008, 2011 и 2013 гг.); 3) лососей (2009–2010 и 2012 гг.) и 4) с явным доминированием НБ-СТ-Т-рыб (2014–2018 гг.). Общая биомасса рыб и кальмаров в 2004–2018 гг. изменялась от 1,3 и до 11,2 млн т, составляя в среднем 4,0 млн т. В 2004–2013 гг. в глубоководных районах (8, 10 и 13-й) плотность nekтона составила 3,6 т/км², а в «сардино-скумбриевые» 2014–2018 гг. она возросла в 3,0 раза. Среднемноголетняя (2004–2018 гг.) плотность nekтона для всей акватории оценена в 3,8 т/км².

Суммарная биомасса зоопланктона и мелкоразмерного nekтона, формирующей кормовую базу рыб и кальмаров, летом 2004–2018 гг. в верхней эпипелагиали изменялась от 54 до 135 млн т (составляя в среднем 93 млн т). Среднемноголетний за эти годы запас зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 50–200 м оценен в 91,5 и 85,4 млн т. Доминирующей группой зоопланктона являются копеподы, с биомассой 54 и 44 млн т в слоях 0–50 и 50–200 м. Запас сагитт, эвфаузиид и амфипод оценен соответственно в 19, 7 и 1 млн т в слое 0–50 м и в 30, 2 и 1 млн т в слое 50–200

м. Таким образом, летом в верхнем 50-метровом слое сосредоточено 52 % от запаса зоопланктона, учтенного в 200-метровом слое эпипелагиали.

С учетом продукции среднемноголетний за 2004–2018 гг. показатель обилия планктонной части 1–3-го TL уровней для лета оценен в 3564 млн т сырого вещества, что свидетельствует о довольно значительном запасе планктонных ресурсов в эпипелагиали (0–200 м) обследованных районов. Из них среднемноголетняя величина продукции только 2–4-го TL уровней в слое эпипелагиали 0–50 м (где происходит основное питание вышеуказанных видов nekтона) составила 298 млн т.

Летом в трофической структуре планктона в верхнем слое эпипелагиали среднемноголетняя доля фитофагов достигает 62 %, зоо- и эврифагов — 27 и 11 %, а в слое 0–200 м доля этих функциональных групп оценена соответственно в 56, 35 и 9 %. Значительных межгодовых изменений в соотношении хищного и нехищного планктона, свидетельствующих о серьезных перестройках в структуре планктонных сообществ, отмечено не было.

На большом массиве трофологических данных показано, что у всех массовых видов nekтона наблюдается довольно высокая пластичность питания, которая позволяет им в неблагоприятных кормовых условиях использовать все имеющиеся пищевые ресурсы. Однако в связи с высокими летними биомассами макропланктона и микронектона, основу питания рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали данного региона составляли главным образом 4 группы зоопланктона — эвфаузииды, копеподы, амфиподы, птероподы, а у некоторых видов — желетельный планктон и мелкоразмерный nekтон. Остальные кормовые объекты имели второстепенное значение или являлись случайной пищей. Межгодовые и пространственные изменения в питании рыб и кальмаров определялись в первую очередь составом и обилием кормовой базы в местах их обитания и нагула. Так, в рационе лососей в 2014–2018 гг. наблюдалось увеличение доли гипериид и эвфаузиид, являющихся предпочитаемыми кормовыми объектами этих рыб. Однако это может быть обусловлено стабильно повышенной биомассой данных групп планктона в последние 5 лет наблюдений. В межгодовой динамике в 2006, 2009, 2015 и 2018 гг. (годы высокой численности лососей) почти во всех районах наблюдали снижение интенсивности

питания одновременно у горбуши, кеты и нерки (всех размерных групп), что, по всей видимости, свидетельствует об изменениях кормовых условий рыб.

Среднемноголетнее потребление кормовых ресурсов всеми рыбами и кальмарами за период 2004–2013 гг. оценено в 72,5 тыс. т в сутки (или 0,07 т/км²), а в 2014–2018 гг. оно увеличилось в 3,0 раза — до 220,0 тыс. т (или 0,2 т/км²). Состав и обилие потребителей определяли величину главных потоков вещества с низших на верхние трофические уровни. При доминировании в нектоне японского анчоуса, диаф-тета и японского нотоскопела либо лососей и кальмаров в значительном количестве потреблялись эвфаузииды, а кальмарами, кроме этого, и мелкоразмерный нектон. В глубоководных районах при высокой доле в нектонном сообществе серебрянки и светлоперого стенобраха из всего зоопланктона более всего выедалось копепод. В годы высокой численности сардины и скумбрии основные потоки вещества к этим рыбам поступали главным образом через копепод. При этом появились связи, типичные только для определенного вида-потребителя, например: «фитопланктон → сардина», «сардина → скумбрия» или «молодь скумбрии → взрослая скумбрия».

Пищевая сеть верхней эпипелагиали рассматриваемых районов образована большим числом планктонных и нектонных видов и многочисленными связями между ними, что определяет связность сети на уровне 3.2. Пищевые связи рыб и кальмаров характеризуются высокой пластичностью, которая позволяет им использовать имеющиеся в верхней эпипелагиали кормовые ресурсы. Однако виды и группы макропланктона и микронектона, доминирующие в питании рыб и кальмаров, имеют в данном регионе высокое обилие, поэтому доля главных пищевых связей высокая и составляет в разные годы от 70 до 95 % всей потребляемой нектоном пищи. За счет большого числа и пластичности связей и связности пищевой сети происходит перераспределение потоков вещества между ее элементами и повышается устойчивость сообществ к различным видам воздействий на них. Это подтверждается многолетней динамикой функционирования эпипелагических сообществ.

ГЛАВА 4. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ ЗОНЫ СУБАРКТИЧЕСКОГО ФРОНТА В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

Зимне-весенние исследования, в отличие от летних, проводили в открытых океанических водах 13-го и северной части 12-го биостатистических районов, а также за их пределами восточнее 148° в.д. вплоть до 168° з.д. Эта обширная акватория, являясь частью западного Субарктического макрокруговорота, включает западную и центральную части зоны Субарктического фронта (САФ и, соответственно, районы А и Б, см. гл. 1). Хорошо известно (Беляев, 2003; Иванов, 2005; Шунтов, 2016а), что зона САФ — это один из наиболее продуктивных регионов Мирового океана, в пределах которого обитают и нагуливаются многие массовые пелагические виды нектона. В частности, данный регион является местом основного зимне-весеннего нагула тихоокеанских лососей (Manzer et al., 1965; Pacific Salmon ..., 1991; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; The Ocean Ecology ..., 2019).

Вопрос об условиях зимнего обитания лососей в открытом океане находится в стадии разноречивых обсуждений. Часть исследователей (Nagasawa et al., 1997, 1999; Nagasawa, 1999, 2000) считают, что зима является критическим периодом для тихоокеанских лососей из-за низких температур и недостаточной пищевой обеспеченности. В подтверждение выводов о бедной кормовой базе и зимнем голодании лососей, особенно молоди на фоне значительных энергетических потерь во время их миграций в открытые океанические акватории, приводятся данные о снижении количества липидов в мышечной ткани рыб зимой (Nomura et al., 1999, 2000; Ishida et al., 2000; Nomura and Kaga, 2007; Klimov et al., 2017). Предполагается (Бугаев и др., 2020; Горохов и др., 2020), что неблагоприятные кормовые условия зимой в океане могут быть причиной снижения продукционных показателей, а также выживаемости и возвратов производителей лососей. В то же время существуют и другие публикации, аргументированные и основанные на большом количестве конкретных данных, в которых доказывается, что кормовые ресурсы в Северной Пацифике не снижаются до уровня, лимитирующего

численность этих видов рыб (Шунтов, Темных, 2004, 2008а, 2011а; Шунтов и др., 2010а).

Данные, полученные в ходе проведения комплексных экспедиций в северо-западной части Тихого океана зимой-весной 2009–2011 гг., позволяют не по косвенным, а по прямым показателям оценить пищевую обеспеченность рыб и кальмаров, в том числе и тихоокеанских лососей. Для этой цели проанализированы материалы о зимне-весеннем состоянии планктонных и нектонных сообществ, трофических взаимоотношениях планктона и нектона и рассчитаны объемы потребления рыбами и кальмарами кормовых ресурсов. Основные результаты этих исследований опубликованы, в том числе автором настоящей диссертации, принимавшей участие в зимних экспедициях 2009–2011 гг. (Найденко и др., 2009, 2010а–в, 2021; Найденко, Кузнецова, 2011; Naydenko, Kuznetsova, 2013а, б; Найденко, Темных, 2016; Найденко, Хоружий, 2014, 2017), и изложены в данной главе.

4.1. Состав и динамика нектонных сообществ

В зимне-весенний период основу нектонного сообщества верхней эпипелагиали рассматриваемого региона формируют главным образом тихоокеанские лососи, мезопелагические рыбы и кальмары, а в трансформированных субтропических водах — субтропические рыбы (Старовойтов и др., 2009, 2010а; Глебов и др., 2011; Найденко и др., 2011; Naydenko, 2014; Найденко, Темных, 2016; Найденко, Хоружий, 2017) (табл. 4.1).

Биомасса нектона в пределах всей зоны САФ (с прилегающими к ней водами) в сезонном аспекте более динамична, чем в межгодовом плане, и в течение года она может меняться более чем на два порядка. Это связано с тем, что большинство массовых пелагических рыб, как правило, находятся в данном регионе только во время летне-осеннего нагула, а период размножения проводят в субтропических водах, прилегающих к японским островам (Беляев и др., 1998; Иванов, 2005; Шунтов, 2016а). Осенью в воды САФ мигрируют лососи, где проводят зиму и весну, а в конце весны — начале лета мигрируют к местам нереста или на нагул в другие районы.

Таблица 4.1

Биомасса (тыс. т) рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали в западной и центральной частях зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2009–2011 гг.
(Найденко, Темных, 2016; Найденко, Хоружий, 2017; с изменениями)

Вид и группа nekтона	Зона Субарктического фронта			
	Центр. часть		Западная часть	
	Февраль-март 2009 г.	Март-апрель 2009 г.	Февраль-март 2010 г.	Февраль-апрель 2011 г.
Горбуша	20,0	208,5	24,5	35,2
Кета	16,0	44,8	22,1	31,4
Нерка	15,9	16,7	10,9	10,3
Прочие лососи	13,3	0,7	0,2	0,1
Все лососи	65,2	270,7	57,7	77,0
Мезопелагические рыбы	20,9	428,7	64,7	66,4
Японский анчоус	+	+	288,7	+
Прочие рыбы	37,8	19,0	7,6	5,4
Все рыбы	123,9	718,4	418,7	148,8
Северный кальмар	193,5	204,3	125,1	98,0
Прочие кальмары	58,6	81,0	18,8	88,6
Все кальмары	252,1	285,3	143,9	186,6
Все рыбы и кальмары	376,0	1003,7	562,6	335,4
Площадь, тыс. км ²	824,8	994,9	956,5	916,21
Биомасса, т/км²	0,5	1,0	0,6	0,4

По данным исследований, проведенных в верхней эпипелагиали в зоне САФ зимой-весной 2009–2011 гг., обилие nekтона было невысоким и изменялось в западной части от 335 до 1004 тыс. т, а в центральной оценено в 376 тыс. т (табл. 4.1). Среди рыб, на долю которых в разные годы приходилось от 33 до 74 % общей биомассы nekтона, наибольшую численность и биомассу имели тихоокеанские лососи, мезопелагические рыбы (в основном сем. *Mystophidae*), а в трансформированных субтропических водах — японский анчоус (*E. japonicus*).

Доля лососей в nekтоне обследованного биотопа варьировала от 10 до 27 %, составляя 58–271 и 65 тыс. т соответственно в западной и центральной частях зоны САФ. Среди лососей по численности и биомассе доминировала горбуша, но в западной части САФ ее доля достигала 61–79 % суммарной численности (139–555 млн экз.) лососей, а в центральной — всего 43 % (175 млн экз.). Пространственное распределение горбуши зависит от общего состояния западного Субарктического циклонического макрокруговорота (ЗСК), а также положения фронтальной зоны на участке океанской ветви Восточно-Камчатского течения, которое меняется год от года в связи с изменениями интенсивности продвижения Алеутского течения. «Растянутое» состояние круговорота способствует рассредоточению горбуши в

юго-восточные и восточные районы и расширению ее зимовального ареала, а в условиях, соответствующих «сжатому» состоянию, горбуша распределяется севернее — между 41 и 45–46° с.ш. и ближе к Курильской гряде. В 2009 и 2011 гг. состояние ЗСК оценено как «норма-сжатое» и «сжатое», что определяло распределение горбуши в северном направлении, а в 2010 г. — как «растянутое» и восточное ее рассредоточение (Фигуркин, Найдено, 2013; Naydenko, Figurkin, 2014).

Биомасса мезопелагических рыб, основу которых формируют главным образом виды семейства миктофовых, изменялась значительно — от 65 тыс. т (2010 г.) до 429 тыс. т (2009 г.) в западной части САФ — и составляла всего 21 тыс. т (2009 г.) в центральной (табл. 4.1). Наиболее высокая биомасса мезопелагических рыб (в частности *St. leucopsarus*, *D. theta* и др.), которые совершают вертикальные миграции из более глубоких (300–500 м) слоев пелагиали, отмечалась в 2009 г. в западной части САФ (табл. 4.2). В 2009 г. в этом районе за счет значительного перемешивания и разрушения границ между водными массами слой эпипелагиали до глубины 200 м был гомогенизированным, что, вероятно, и определило более высокую, чем в другие годы, интенсивность миграций мезопелагических видов и их обилие в верхней эпипелагиали. В зимне-весенний период 2010 и 2011 гг. обилие мезопелагических рыб в поверхностном слое эпипелагиали данного района было в 7 раз ниже.

Таблица 4.2

Биомасса (тыс. т) наиболее массовых видов миктофид в верхнем слое эпипелагиали в зоне САФ зимой-весной 2009–2011 гг.

Вид	Центр. часть САФ	Западная часть САФ		
	Февраль-март 2009 г.	Март-апрель 2009 г.	Февраль-март 2010 г.	Февраль-апрель 2011 г.
<i>Tarletonbeania crenularis</i>	1,8	46,6	13,1	15,3
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	1,4	190,8	2,0	3,6
<i>Diaphus theta</i>	13,8	55,9	30,2	9,1
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>		21,6	0,02	0,9
<i>Symbolophorus californiensis</i>	3,7	101,5	19,1	35,1

Из субтропических рыб только японский анчоус в 2010 г. в трансформированных субтропических водах (при температуре поверхности (ТПО) от 6,1 до 10,8 °С) имел высокое обилие, его биомасса оценена в 289 тыс. т (см. табл. 4.1). В этот год

основной поток течения (переносающего на восток смешанные воды, образуемые из субтропических вод северной ветви Куроисио и субарктических вод Ойясио) в юго-западной части съёмки был хорошо выражен и распространялся на северо-восток вдоль ИЭЗ России. Вероятно, это и стало причиной выноса и проникновения теплолюбивых видов в юго-западную часть зоны САФ.

Доля кальмаров в общей биомассе нектона в верхней эпипелагиали варьировала от 28 до 56 % в западной части САФ и достигла 67 % в ее центральной части. Доминирующим видом среди кальмаров был северный, кроме которого в западной части САФ заметное обилие имели кальмар-светлячок и окутания бескрылая, а в центральной — северотихоокеанский субтропический вид абралиопсис фелис (*Abraliopsis felis*).

Плотность всех рыб и кальмаров, учтенных в верхнем слое эпипелагиали в пределах столь обширной акватории, в зимне-весенний период 2009–2011 гг. была невысокой, изменяясь от 0,4 до 1,0 т/км² (табл. 4.1). Для сравнения данный среднесезонный показатель летом в западной части САФ (13-й район) в 2004–2013 г. составил 3,1 т/км², а в 2014–2018 гг. — 6,3 т/км².

4.2. Состав и обилие кормовой базы нектона

Данных по количественному распределению, составу и динамике обилия планктона, собранных в зоне Субарктического фронта и прилегающих к нему водах в зимний и весенний периоды, не очень много. Российские исследования в Тихом океане были развернуты в период 1950–1970-х гг., когда детально изучался состав планктонных фаун отдельных районов океана. В экспедициях 1980–1990-х гг., в том числе при проведении исследований по количественному распределению лососей в океане, изучению планктона также уделялось большое внимание. Но в эти годы облавливался в основном стометровый слой воды и не вводились поправки на уловистость планктонных сетей. Результаты всех проведенных исследований обобщены в публикациях как раннего (Виноградов, 1968; Богоров, 1974; Кун, 1975), так и более позднего периодов (Шунтов, 2001; Беляев, 2003; Иванов, 2005). Кроме российских исследований, работы по изучению количест-

венного распределения планктона в северо-западной части Тихого океана в зимний период проводили и японские ученые (Tadokoro et al., 1995; Nagasawa et al., 1997, 1999; Sugimoto, Tadokoro, 1998; Shiomoto et al., 1999; Nagasawa, 2000; и др.).

В 2000-х гг. данные по планктону были собраны при проведении исследований в рамках международной программы «BASIS» в январе-марте 2006 г. и в комплексных экспедициях ТИНРО в феврале-апреле 2009–2010 гг. Полученные данные включены в базу данных «Сетной зоопланктон ...» (2016а, б) и опубликованы (Волков, 2006; Кузнецова, Ефимкин, 2010; Найденко и др., 2010а; Кузнецова и др., 2011б; Найденко, Темных, 2016; Найденко, Хоружий, 2014, 2017).

В 2009–2011 гг. биомасса зоопланктона в зависимости от сроков проведения исследований в зоне САФ изменялась от 588 до 1254 мг/м³ в слое 0–50 м и от 470 до 839 мг/м³ в слое 0–200 м (табл. 4.3). Основу биомассы зоопланктона составлял крупноразмерный планктон, но его доля, по сравнению с летним периодом, была ниже и варьировала в слое 0–50 м пределах 66–72 %, а в слое 0–200 м составила 70–80 %. Среди крупноразмерного планктона в обоих слоях эпипелагиали доминировали копеподы, эвфаузииды и щетинкочелюстные, а также кишечнополостные (гребневики и медузы) и полихеты в слое 0–200 м.

Как видно из данных табл. 4.3, наибольшая биомасса зоопланктона наблюдалась в 2009 и 2010 гг. в западной части зоны САФ, что может быть связано с разным состоянием планктонных сообществ в период исследований (Кузнецова, Ефимкин, 2010; Кузнецова и др., 2011б). Развитие планктонных сообществ имеет выраженный сезонный характер. В зависимости от конкретных условий в ходе сукцессии происходит постоянная смена доминирования мелких и крупных видов планктона и различных их стадий. Поэтому при различных гидрологических условиях и в разные сроки проведения исследований состояние планктонных сообществ отличается.

По осредненной классификации термического состояния вод (различных участков зоны Субарктического фронта и сопредельных районов) 2009 г. был наиболее теплым, особенно в зоне смешения вод (см. гл. 2). Соответственно, многие процессы в планктонных сообществах проходили по срокам раньше. Кроме

этого, следует учесть, что в западной части зоны САФ исследования проводили с 15 марта по 17 апреля, что отразилось на уровнях оценки биомасс планктона.

Таблица 4.3

Биомасса зоопланктона (мг/м³, %) в центральной и западной частях зоны САФ в феврале-апреле 2009–2011 гг. (Кузнецова, Ефимкин, 2010; Найдено и др., 2010а; Кузнецова и др., 2011б; с изменениями за 2009 г.)

Состав планктона	2009 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2009 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.
	Центр. ч.	Западная часть			Центр. ч.	Западная часть		
		0–50 м				0–200 м		
Биомасса, мг/м³								
Весь зоопланктон	368,6	1254,3	917,1	588,4	339,0	677,4	839,2	469,9
Мелкая фракция	62,3	133,2	152,9	138,7	22,1	47,5	82,4	78,4
Средняя фракция	62,6	220,1	128,6	53,9	60,7	88,1	118,0	62,7
Крупная фракция	243,7	901,0	635,6	395,9	256,2	541,8	638,9	328,8
Copepoda	107,3	601,0	441,3	254,7	90,4	158,2	391,9	172,9
Euphausiacea	41,0	105,0	52,9	40,6	5,8	11,8	29,3	16,5
Amphipoda	4,1	4,6	6,1	8,8	0,3	2,3	7,0	6,0
Chaetognatha	84,7	180,8	130,4	78,8	35,0	74,6	206,7	125,5
Pteropoda	+	0,2	0,4	2,7	0,1	0,3	0,3	0,3
Coelenterata	1,3	2,5	3,6	4,9	81,4	168,1	2,3	4,6
Polychaeta	3,0	1,8	0,9	2,2	42,4	50,5	1,1	2,0
Ostracoda	0,2	0,1	+	+	0,3	0,1	0,2	0,1
Tunicata	0,3	0,3	+	1,8	+	75,6	0,1	0,7
Прочие	1,8	4,7	+	1,3	0,5	0,4	0,1	0,3
Доля, %								
Весь зоопланктон	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Мелкая фракция	16,9	10,6	16,7	23,6	6,5	7,0	9,8	16,7
Средняя фракция	17,0	17,5	14,0	9,2	17,9	13,0	14,1	13,3
Крупная фракция	66,1	71,8	69,3	67,3	75,6	80,0	76,1	70,0
Copepoda	29,1	47,9	48,1	43,3	26,7	23,4	46,7	36,8
Euphausiacea	11,1	8,4	5,8	6,9	1,7	1,7	3,5	3,5
Amphipoda	1,1	0,4	0,7	1,5	0,1	0,3	0,8	1,3
Chaetognatha	23,0	14,4	14,2	13,4	10,3	11,0	24,6	26,7
Pteropoda	+	+	+	0,5	+	+	+	0,1
Coelenterata	0,3	0,2	0,4	0,8	24,0	24,8	0,3	1,0
Polychaeta	0,8	0,1	0,1	0,4	12,5	7,5	0,1	0,4
Ostracoda	0,1	+	+	+	0,1	+	+	+
Tunicata	0,1	+	+	0,3	+	11,2	+	0,1
Прочие	0,5	0,4	+	0,2	0,2	0,1	+	0,1

Зимой 2010 г. ситуация в западной части зоны САФ также развивалась по типу теплых лет, но была уже не настолько аномально теплой. В 2011 г., как и в 2009 г., зимне-весенний период был теплее, чем в 2010 г. В феврале-апреле 2011 г. на большей части акватории рассматриваемого района температура поверхностного слоя была на 1–2 °С выше средних значений и в пределах одного градуса выше относительно 2010 г. (Фигуркин, Найдено, 2013). Эти обстоятельства определили состояние планктона в районе исследований: как *зимнее* — *ранневесен-*

нее в феврале-марте 2010 г. и зимне-весеннее — **весеннее** в феврале-апреле 2009 и 2011 гг. (Кузнецова и др., 2011б). Однако на разных участках исследованной акватории в один и тот же сезон в связи с большой гидрологической неоднородностью, планктон может находиться на разных фазах развития. Например, в феврале-апреле 2011 г. в восточной части района исследований отмечали низкую биомассу фитопланктона, что характерно для зимнего периода, а в западной части биомасса фитопланктона была выше, прослеживалось преобладание видов *Chaetoceros atlanticus* и *Thalassiotrix longissima*, присущее для весеннего развития фитопланктона (Кузнецова и др., 2011б). Возможно, именно неоднородность процессов развития планктона в пределах обследованной акватории определила пониженную биомассу планктона в 2011 г.

Как в зимнем, так и в весеннем планктоне среди копепод доминировали бо-реальные виды *N. cristatus*, *N. plumchrus* (+ *N. flemingeri*), *E. bungii* и *M. pacifica*, представленные копеподами разных стадий. Обилие этих видов в поверхностном слое эпипелагиали имеет сезонную зависимость (различную у разных видов и генераций), связанную с опусканием рачков в мезопелагиаль для размножения в осенне-зимний период (у некоторых генераций раньше), и подъемом их ранних стадий в верхние слои эпипелагиали в конце зимы и весной (Гейнрих, 1961; Гелетин, 1975; Бродский, 1983; Чучукало и др., 1989; Шебанова, 1997; Шунтов, 2001; Nagasawa et al., 2001). Кроме того, биомасса *N. cristatus* и *N. plumchrus* + *N. flemingeri* зависит от успешности нереста разных генераций данных видов, а также от сложившихся гидрологических условий при развитии младших копеподов в приповерхностных слоях и зимующего фонда (Кузнецова и др., 2011б).

Сроки нереста массовых видов копепод и их генераций не совпадают и растянуты по времени (Бродский, 1983; Гейнрих, 1993; Terazaki, 1994; Шебанова, 1997). У вида *N. cristatus* возможны в течение года одна или две генерации, и период размножения не ограничен строго сезоном, так как происходит на больших глубинах (Гелетин, 1975; Бродский, 1983; Чучукало и др., 1989; Шебанова, 1997). Если размножение происходит в августе, то к декабрю копеподиты V стадии поднимаются в приповерхностные слои, где скапливаются в больших коли-

чествах, и летом опускаются на глубину. Если размножение происходит в декабре, то копеподиты младших стадий быстро поднимаются в приповерхностные слои, где остаются до лета (начало прогрева воды) в III–IV стадиях, и летом опускаются в глубокие слои, где происходит размножение. В субарктических водах и зоне смешения в слое эпипелагиали 0–100 м младшие копеподитные стадии *N. cristatus* максимальную численность имеют в декабре или в январе-феврале, что свидетельствует о нересте этого вида осенью и зимой на больших глубинах (Гелетин, 1975; Чучукало и др., 1989; Nagasawa et al., 2001). В центральной и северо-восточной частях Тихого океана (с более мягким гидрологическим режимом) яйца и младшие копеподиты могут встречаться в течение всего года (Miller et al., 1984; Kobari, Ikeda, 1999, 2000, 2001). Сроки начала нереста, его продолжительность и условия развития и нагула определяли обилие разных видов копепод (и их размерно-возрастных групп) в поверхностном слое эпипелагиали данного региона.

Так, средняя за 2009–2011 гг. биомасса *N. cristatus* в слое 0–50 м в пределах всей обследованной акватории составила 223 мг/м³, увеличиваясь от февраля к апрелю в 6 раз в ночное время и в 9 раз — в дневное (табл. 4.4).

Таблица 4.4

Среднемесячная биомасса (ночь/день, мг/м³) *N. cristatus* в слое 0–50 м в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в 2009–2011 гг.

Район	Февраль	Март	Апрель
Центральная часть САФ	26/38	89/102	–
Западная часть САФ	155/32	363/222	525/298
Вся акватория	91/35	226/162	525/298

В зимне-весенний период у данного вида преобладают копеподиты IV–V стадий (табл. 4.5) (Кузнецова и др., 2011б), что свидетельствует о нересте *N. cristatus* в августе-ноябре на больших глубинах, после которого рачки, поднявшиеся в поверхностные слои, остаются здесь до лета.

Сравнение среднемесячных показателей, полученных в разных районах СЗТО, показывает, что в слое 0–50 м пониженная биомасса *N. cristatus* в феврале соответствует уровню осенних показателей, а в марте-апреле биомасса находится на уровне летних (рис. 4.1). Из трех лет наблюдений наиболее высокую биомассу

N. cristatus в западной части САФ отмечали в 2009 г. (табл. 4.6), что, возможно, обусловлено более теплыми гидрологическими условиями данного года.

Таблица 4.5

Биомасса копепод (мг/м³) на разных стадиях развития в эпипелагиали в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период 2010–2011 гг. (Кузнецова и др., 2011б)

Вид	Стадия	2010 г.		2011 г.	
		50–0 м	200–0 м	50–0 м	200–0 м
Сорепода науплии		13,3	5,3	26,1	11,2
Копеподиты <i>Neocalanus</i>	I–II	10,1	4,5	7,4	3,1
Копеподиты <i>Neocalanus</i>	II–III	0,0	0,0	1,4	1,5
<i>Neocalanus cristatus</i>	III	30,2	34,4	15,6	11,6
<i>N. cristatus</i>	IV	273,4	254,5	51,2	33,4
<i>N. cristatus</i>	V			109,8	79,9
Всего		303,6	288,9	176,5	125,0
<i>N. plumchrus</i> + <i>N. flemingeri</i>	III	37,9	25,0	22,8	19,1
<i>N. plumchrus</i> + <i>N. flemingeri</i>	IV	26,4	12,9	27,3	9,2
<i>N. plumchrus</i> + <i>N. flemingeri</i>	V	0,0	0,0	5,1	1,9
Всего		64,3	37,9	55,1	30,2
Копеподиты <i>Eucalanus bungii</i>	I–II	0,0	0,0	5,4	2,4
<i>E. bungii</i>	III	0,0	0,0	2,7	4,9
<i>E. bungii</i>	IV	9,2	13,1	13,8	7,9
<i>E. bungii</i>	V–VI	94,9	88,6	23,7	21,1
Всего		104,1	101,7	45,6	36,3
Копеподиты <i>Metridia pacifica</i>	I–II	11,2	7,9	7,9	7,6
Копеподиты <i>M. pacifica</i>	II–III	2,0	2,2	6,9	6,9
<i>M. pacifica</i>	IV–V	14,2	11,6	4,3	4,4
<i>M. pacifica</i>	V–VI	4,3	2,1	4,7	1,9
Всего		31,7	23,8	23,9	20,8

Таблица 4.6

Межгодовая динамика биомассы (ночь/день, мг/м³) *N. cristatus* в слое 0–50 м в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в 2009–2011 гг.

САФ	Месяц	2009 г.	2010 г.	2011 г.
Центральная часть	Февраль	26/38	–	–
	Март	89/102	–	–
Западная часть	Февраль	–	79/34	256/30
	Март	578/268	328/297	184/102
	Апрель	796/256	653/536	127/101

Биомасса пары видов *N. plumchrus* + *N. flemingeri* была ниже, чем предыдущего *N. cristatus*, и изменялась в слое эпипелагиали 0–50 м с февраля по апрель в ночное время в 8,6 раза, а в дневное время — в 7,4 раза (табл. 4.7, рис. 4.1). Вид *N. plumchrus* размножается зимой. Ранней весной науплии поднимаются в верхние слои эпипелагиали, где к концу мая-июня заканчивается их развитие, затем копепоидит в стадии III–V опускаются на глубину, с последующим созреванием до VI стадии и размножением. Вид *N. flemingeri* размножается в августе-сентябре, и молодежь этой расы

обитает в поверхностных слоях на III–IV стадиях развития до апреля-мая (образуя зимующий фонд). По мере перехода рачков в V стадию, они мигрируют на глубину, где в августе происходит их размножение (Шебанова, 1997). Таким образом, весной к периоду вегетации фитопланктона у этих видов происходит переход молоди в старшие копеподиты. В западном секторе зоны САФ именно в конце марта — апреле у *N. plumchrus* была наибольшей доля копеподитов III–IV стадий (см. табл. 4.5). Наиболее высокие показатели обилия этой пары копепод отмечались в 2009 г. и в апреле 2010 г. (табл. 4.8).

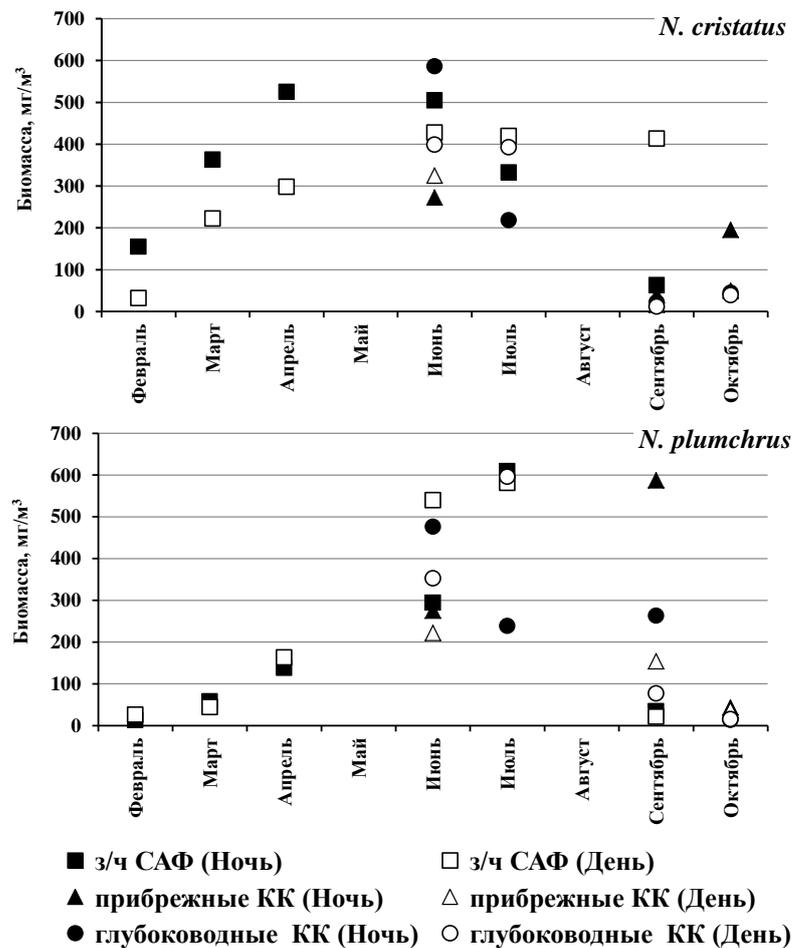


Рис. 4.1. Динамика среднемесячных значений биомассы массовых видов копепод в верхнем слое (0–50 м) эпипелагиали СЗТО в дневное и ночное время в 2004–2018 гг.: з/ч САФ — западная часть зоны Субарктического фронта, КК — курило-камчатские районы

Таблица 4.7

Среднемесячная биомасса (ночь/день, mg/m^3) *N. plumchrus* (+ *N. flemingeri*) в слое 0–50 м в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в 2009–2011 гг.

Район	Февраль	Март	Апрель
Центральная часть САФ	19/26	55/97	
Западная часть САФ	13/17	58/44	138/163
Вся акватория	16/22	56/70	138/163

Таблица 4.8

Межгодовая динамика биомассы (ночь/день, мг/м³) *N. plumchrus* (+ *N. flemingeri*) в слое 0–50 м в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в 2009–2011 гг.

САФ	Месяц	2009 г.	2010 г.	2011 г.
Центральная часть	Февраль	19/26	–	–
	Март	55/97	–	–
Западная часть	Февраль	–	4/12	2/1
	Март	124/59	30/29	29/43
	Апрель	123/126	257/302	34/61

Несколько иной цикл вертикальных миграций разных стадий характерен виду *E. bungii*. С наступлением весны и началом вегетации фитопланктона в верхний слой эпипелагиали поднимаются старшие копепоиды этого вида. Подъем *E. bungii* в поверхностные слои в зимне-весенний период связан с необходимостью откорма рачков во время весеннего развития фитопланктона для их успешного нереста (Гейнрих, 1961). Поэтому в период исследований в верхнем слое эпипелагиали у *E. bungii* доминировали рачки V–VI стадий, которые после откорма и полного созревания должны приступить к размножению (Кузнецова и др., 2011б) (см. табл. 4.5). Среднемесячная биомасса *E. bungii* увеличивалась в верхнем слое эпипелагиали наиболее значительно в ночное время — в среднем для всей зоны в 9,4 раза (табл. 4.9, рис. 4.1).

Таблица 4.9

Среднемесячная биомасса (ночь/день, мг/м³) *E. bungii* в слое 0–50 м в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в 2009–2011 гг.

Район	Февраль	Март	Апрель
Центральная часть САФ	23/25	38/48	–
Западная часть САФ	8/12	56/45	178/58
Вся акватория	19/23	54/45	178/58

Размножение широкобореального океанического вида *M. pacifica* также приурочено к периоду вегетации фитопланктона (Шебанова, 1997). В уловах *M. pacifica* была представлена рачками от I до VI стадии (Кузнецова и др., 2011б) (см. табл. 4.5). Этот вид совершает суточные вертикальные миграции большой амплитуды начиная с IV копепоидитной стадии (Шебанова, 2006), соответственно, его биомасса в верхнем слое эпипелагиали наиболее высокая именно в ночное время, увеличиваясь от февраля к апрелю с 13 до 18 мг/м³ (табл. 4.10).

В целом общая биомасса копепод в верхнем слое эпипелагиали от февраля к апрелю увеличивалась в среднем в 2 раза (рис. 4.2), при этом в центральной части САФ дневные биомассы (за счет молоди) были выше ночных.

Таблица 4.10

Среднемесячная биомасса (ночь/день, $\text{мг}/\text{м}^3$) *M. pacifica* в слое 0–50 м в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в 2009–2011 гг.

Район	Февраль	Март	Апрель
Центральная часть САФ	16/8	16/13	–
Западная часть САФ	2/1	10/1	18/1
Вся акватория	13/6	10/3	18/1

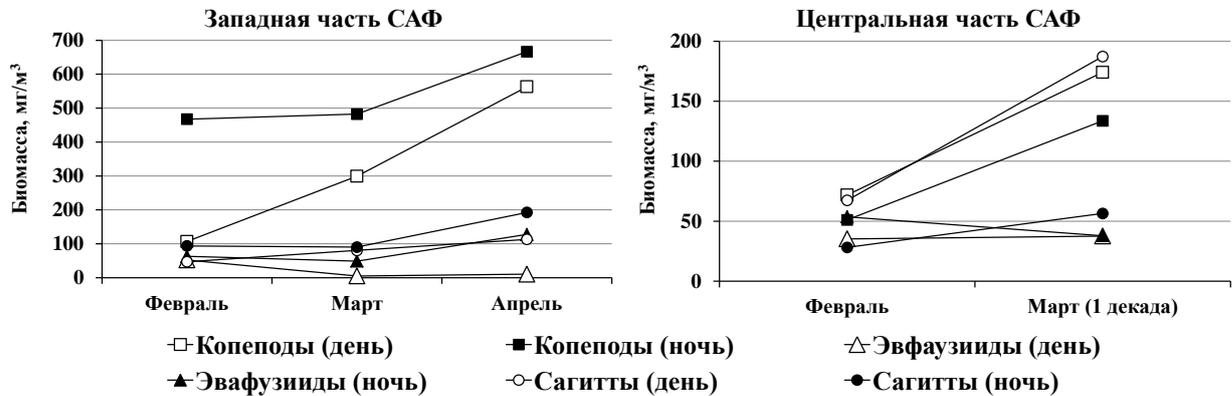


Рис. 4.2. Динамика среднемесячных значений биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) основных групп зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали в западной и центральной частях зоны САФ в феврале–апреле 2009–2011 гг.

Среди эвфаузиид в зимне-весенний период в рассматриваемом регионе доминировали главным образом три вида — *E. pacifica*, *Th. longipes* и *Th. inspinata*, представленные разными размерными группами. Эвфаузииды в верхнем слое эпипелагиали были довольно обильны, особенно в темное время суток, и имели биомассу в некоторых случаях даже более высокую, чем в летние или осенние месяцы (рис. 4.3). Это обусловлено тем, что зимой молодые рачки эвфаузиид населяют преимущественно слой 50–100 м, поднимаясь к поверхности в темное время суток. В весенние месяцы в верхней эпипелагиали происходит нерест с дальнейшим опусканием части взрослых рачков на глубину (Пономарева, 1990). Выметанная икра и вышедшие из нее науплии живут в верхнем 25-метровом слое воды. Калиптопис и особенно фурцилии спускаются глубже — до 50 и 100 м (Дробышева, 1985; Пономарева, 1990).

Поскольку для каждого вида характерны свои сроки размножения, обилие размерных групп разных видов эвфаузиид в поверхностном слое различалось. Так, в период исследований у *Th. inspinata* доминировали рачки с размерами тела 10–15 мм, у *E. pacifica* — 10–15 и 15–20 мм, а у *Th. longipes* особи были наиболее крупные — 15–20 и 20–25 мм. Среднемесячная биомасса *Th. longipes* от февраля к

апрелю снижалась в среднем в 2 раза, что свидетельствует об опускании в весенние месяцы части взрослых рачков этого вида на глубину. Биомасса *Th. inspinata*, наоборот, в апреле по сравнению с февралем-мартом увеличивалась в среднем в 11 раз. При этом в зимние месяцы дневные и ночные биомассы были почти на одном уровне, а в апреле обилие рачков в поверхностном слое увеличивалось значительно — в 13 раз. Биомасса *E. pacifica* уже в марте повышалась по сравнению с февралем в 2 раза (рис. 4.3). Что касается межгодовой динамики, то наиболее высокое обилие эвфаузиид наблюдали в центральной части САФ в 2009 г.

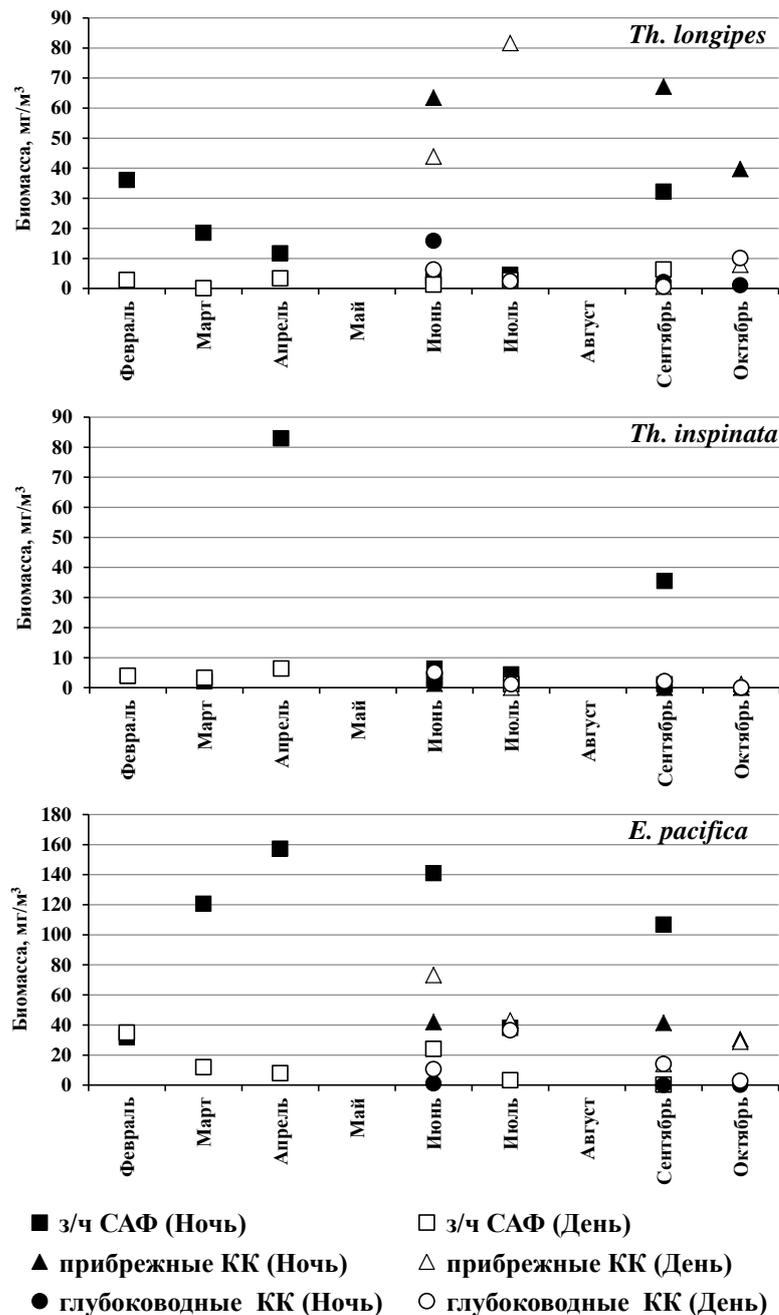


Рис. 4.3. Динамика среднемесячных значений биомассы наиболее массовых видов эвфаузиид в верхнем слое (0–50 м) эпипелагиали СЗТО в дневное и ночное время в 2004–2018 гг. Сокращения как на рис. 4.3

Несовпадение в течение зимы и весны повышенных концентраций разных видов эвфаузиид и копепод и их размерных групп в верхнем слое эпипелагиали является важным моментом пищевой обеспеченности nekтона, особенно лососей в период зимне-весеннего обитания в океане.

Обилие сагитт увеличивалось к апрелю (более чем в 2 раза), при этом в центральной части САФ зимняя биомасса в дневное время была в 3 раза выше по сравнению с ее западным сектором за счет повышенной концентрации сагитт в верхнем слое.

Биомасса и доля в составе планктонного сообщества гипериид и птеропод, рассчитанных по данным планктонных ловов, были низкими (см. табл. 4.3). Эти две группы имеют неравномерное пространственное и вертикальное распределение в эпипелагиали, образуя плотные и узкие по вертикали скопления (Чебанов, 1965; Волков, 1996б, 2003; Чучукало, Напазаков, 1998). Это, вероятно, и отражается на показателях их обилия.

Среди прочих групп планктона в зоне САФ наблюдается повышенная биомасса кишечноротовых (гребневиков, медуз), полихет и туникат (сальп и ойкоплевр), например в 2009 г.

Безусловно, величины биомасс, полученные в зимне-весенний период 2009–2011 гг., отличаются от летних и осенних, но не так значительно, как, например, это указывается в ряде работ японских исследователей (Nagasawa 1999, 2000; Nagasawa et al., 1999). В частности, по данным Нагасавы (Nagasawa, 2000) зимние биомассы планктона составляют всего 45,1 и 25,4 мг/м³ соответственно в западной и центральной частях Северной Пацифики. При этом в центральной части биомасса зоопланктона от декабря к февралю снижается с 52,3 до 19,7 мг/м³, а в западной — от ноября к февралю с 83,0 до 29,0 мг/м³, составляя в феврале в этих районах 8,1 и 13,3 % летней биомассы (Nagasawa, 2000). Оценки биомасс зоопланктона, полученные в экспедициях ТИНРО в зимне-весенний период 2009–2011 гг. (даже без учета коэффициентов уловистости сети), отличаются от японских данных в несколько раз.

Общий запас зоопланктона в пределах обследованной акватории западной части САФ в слое 0–50 м оценивается в среднем в 44 млн т, а в слое 50–200 м — в

83 млн т, т.е. в верхнем слое в зимне-весенний период сосредоточено около 35 % зоопланктона, имеющегося в эпипелагиали. В центральной части САФ, где исследования проводили только в феврале-марте 2009 г., запас зоопланктона оценен в 16 и 36 млн т соответственно в слоях 0–50 м и 50–200 м.

4.3. Питание рыб и кальмаров в зимне-весенний период

Состав рациона тихоокеанских лососей. Основу питания лососей в зимне-весенний период, как и в другие сезоны, составляет рачковый и желетелый планктон, а также мелкие нектонные виды (Тутубалин, Чучукало, 1992; Волков, 2006; Чучукало, 2006; Найденко и др., 2009, 2010а, б; Кузнецова, 2010; Кузнецова и др., 2011а; Шунтов, Темных, 2011а).

В 2009–2011 гг. в рационе горбуши, кеты и нерки доминировали эвфаузииды, копеподы, гиперииды и птероподы, а у кеты кроме того желетелые гидробионты (рис. 4.4–4.6). В питании чавычи и кижуча основными кормовыми объектами были кальмары и рыбы. Из копепод лососи потребляли наиболее массовые виды — *N. cristatus*, *N. plumchrus* и *E. bungii*, а из эвфаузиид — *E. pacifica*, *Th. longipes* и *Th. inspinata*. В зависимости от обилия этих групп планктона в эпипелагиали менялось их соотношение в рационе рыб.

Так, в 2009 г. отмечали четкое различие состава пищи лососей из центральной и западной частей рассматриваемого региона. В феврале — начале марта в центральной части зоны САФ и сопредельных приалеутских водах отмечалось питание горбуши, нерки и мелкоразмерной кеты преимущественно эвфаузидами, а в марте-апреле в западной части САФ и сопредельных субарктических водах — копеподами (Найденко, Темных, 2016). В центральном секторе эвфаузииды на многих станциях достигали 90–100 % пищевого комка лососей, составляя в среднем у разных размерных групп (за исключением крупной кеты) от 40 и до 70 % (рис. 4.4–4.6). Это было обусловлено повышенными концентрациями и хорошей доступностью эвфаузиид в качестве кормовых объектов в слое питания лососей. В этом районе на фоне более низкого обилия копепод доля эвфаузиид в планктоне в слое 0–50 м была выше, чем в западном секторе (табл. 4.3).

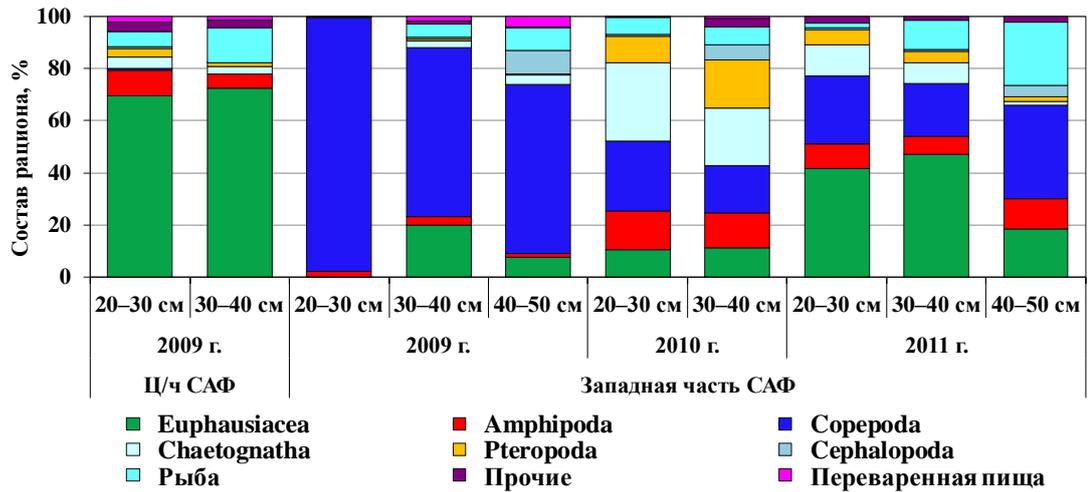


Рис. 4.4. Состав рациона горбуши в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2009–2011 гг. (по: Кузнецова, 2010; Найденко и др., 2010а, б; Кузнецова и др., 2011а)

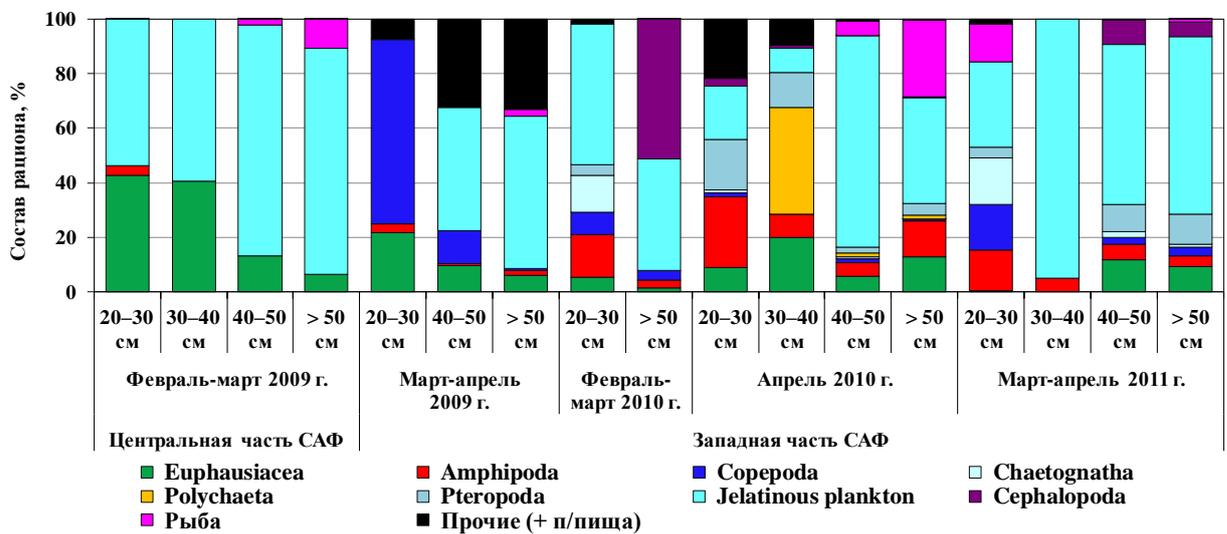


Рис. 4.5. Состав рациона кеты в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2009–2011 гг. (по: Кузнецова, 2010; Найденко и др., 2010а, б; Кузнецова и др., 2011а)

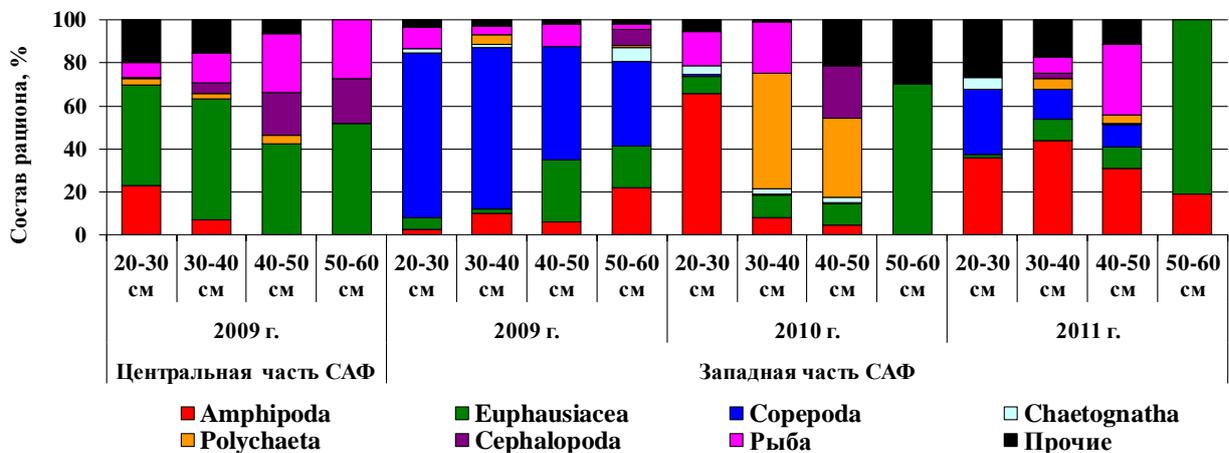


Рис. 4.6. Состав рациона нерки в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2009 г. (по: Кузнецова, 2010; Найденко и др., 2010а, б; Кузнецова и др., 2011а)

В западном секторе в марте-апреле 2009 г. в составе планктона и рационе лососей доминировали копеподы, особенно в питании мелких рыб (рис. 4.4–4.6). Так, доля веслоногих рачков в рационе горбуши, кеты и нерки с размерами тела 20–30 см составляла в среднем 80–98 %. В целом же в этом районе среднемесячная доля копепод, в частности разноразмерной (от 20 до 50 см) горбуши, увеличивалась с 1 до 72 %, а эвфаузиид, напротив, от февраля к апрелю снижалась с 74 до 10 %.

Амфиподы (гиперииды) и птероподы, обычно имеющие в эпипелагиали обследованных районов низкие биомассу и долю в планктоне, в питании горбуши, а также мелко- и среднеразмерной кеты, нерки и кижуча присутствовали в большом количестве. Как уже отмечалось выше, эти две группы образуют в эпипелагиали плотные скопления и поэтому являются доступными для потребления их рыбами. Кроме этого, по отношению к гипериидам и птероподам лососи проявляют избирательность (определяемую размерами, энергетической ценностью, а также визуальной и пространственной доступностью жертв). Избирательность лососей по отношению к этим группам отмечали и в феврале 2006 г. на разрезе по 155° в.д., где доля гипериид и эвфаузиид в питании рыб достигала соответственно 11,7–22,6 и 1,3–69,8 %, тогда как их доля в планктоне была низкой. При этом доля веслоногих рачков в рационе разных видов лососей составляла всего 0,2–10,6 %, несмотря на высокое обилие (249,5 мг/м³) и доминирование копепод среди других планктонных групп (Волков, 2006; Волков и др., 2007).

Поскольку степень избирания жертв потребителями не только определяется размерной и видовой структурой кормовой базы, но и в определенной степени зависит от доступности и обилия жертв, такая выборочность питания лососей по отношению к эвфаузиидам, гипериидам и птероподам может свидетельствовать о достаточном их обилии в районе зимнего нагула рыб (Найденко и др., 2009, 2010а, б).

Желетелый планктон (гребневики, медузы, сальпы) имел большое значение в питании только у кеты, что, скорее всего, связано с морфологическими особенностями строения ее желудочно-кишечного тракта (Воронина, 1997), так как при тех же кормовых условиях доля желетелых в рационе горбуши и нерки была

крайне низкой. Кроме предпочитаемых кормовых объектов, в питании лососей отмечались и другие планктонные организмы, такие как молодь декапод, остракоды, сагитты, полихеты, килевогих моллюски и мелкий нектон. Подобная широкая пищевая пластичность лососей имеет немаловажное значение, особенно в зимний период, когда биомасса планктона обычно ниже весенних и летне-осенних показателей, поскольку позволяет рыбам наиболее полно использовать кормовую базу в районах нагула (Найденко и др., 2009, 2010а, б).

Сравнение состава пищевых спектров лососей и кластерный анализ показали, что наибольшее пищевое сходство отмечалось у горбуши с размерами тела 20–30 и 30–40 см и у кеты с размерами тела 40–50 и 50–60 см. В 2009 г. за счет высокого обилия копепод (в частности *N. cristatus*) в планктоне и, соответственно, в питании лососей высокое пищевое сходство (80–90 %) отмечали между видами: у горбуши 20–30 и 30–40 см, кеты 20–30 и нерки 40–50 см (Приложение 28). В 2010 г. сходство > 50 % наблюдалось у молоди (10–20 и 20–30 см) горбуши и кеты. Минимальное пищевое сходство имели крупноразмерные особи кеты (за счет высокой доли кишечнорастворимых и туникат в питании) с горбушей и неркой. Например, в 2011 г. оно было на уровне 10–30 % (Кузнецова и др., 2011а).

Обилие зоопланктона в эпипелагиали на видовом разнообразии состава рациона лососей отражалось незначительно. В 2010 г. при высокой биомассе планктона индекс видового разнообразия состава пищи по Шеннону (Shannon, 1948) составлял от 1,0 до 3,3 бит/экз., а в 2011 г. при низкой биомассе — от 2,8 до 3,3 бит/экз. (Кузнецова и др., 2011а). При этом и индекс пищевого разнообразия, и мера выравненности (индекс Пайлоу, Pielou, 1966) были несколько выше в 2011 г. (Приложение 29). В 2009 г. данные показатели были ниже, чем в 2010–2011 гг. Более низкая величина выравненности видовой структуры пищевых спектров показывает количественное доминирование в пище 1–2 видов и, соответственно, высокое пищевое сходство рационов лососей, что и наблюдалось в 2009 г. (Найденко и др., 2009, 2010а, б; Кузнецова и др., 2011а).

Интенсивность питания лососей. В интенсивности питания разных видов лососей и их размерных групп в зимний и весенний период отмечаются существ-

венные различия. Так, у горбуши в феврале-марте только 1,0 % рыб имели пустые желудки, 46,6 % желудков были частично заполнены и 41,5 % имели заполнение выше среднего, а 10,9 % — очень высокое (рис. 4.7). Средний ИНЖ в зимние месяцы составил 92,9 и 107,9 ‰ у рыб с длиной тела соответственно 10–30 и 30–50 см (табл. 4.11) (Найденко, Темных, 2016). В апреле доля слабо питающихся рыб уменьшилась, а доля рыб с высоким наполнением желудков возросла. Средний ИНЖ весной составил 104,4 и 127,4 ‰ соответственно у рыб размерных групп 10–30 и 30–50 см (табл. 4.11). Следует отметить, что в феврале-апреле у многих рыб отмечалась гиперфагия, когда ИНЖ достигали 300–600 ‰.

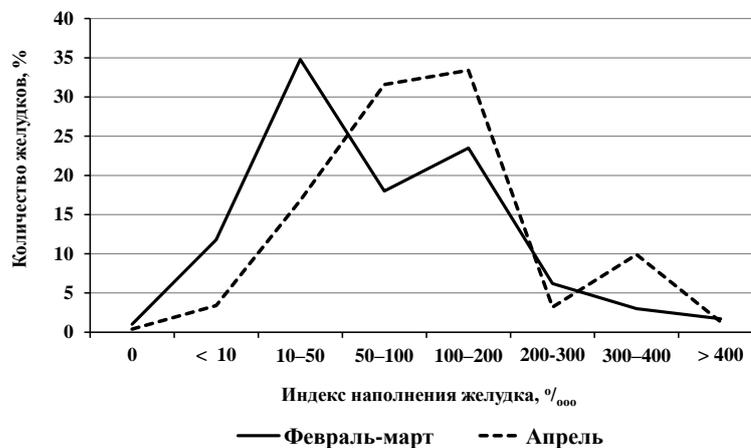


Рис. 4.7. Динамика интенсивности питания горбуши в феврале-апреле 2009–2011 гг. в зоне Субарктического фронта (Найденко, Темных, 2016)

Таблица 4.11

Интенсивность питания (ИНЖ \pm SE, ‰) тихоокеанских лососей в феврале-апреле 2009–2011 гг. в зоне Субарктического фронта (Найденко, Темных, 2016)

Месяцы	Размер рыбы, см			Количество желудков
	10–30	30–50	> 50	
Горбуша				
Февраль-март	92,85 \pm 11,46	107,91 \pm 20,06		1587
Апрель	104,35 \pm 28,99	127,36 \pm 11,45		700
Кета				
Февраль-март	99,28 \pm 11,44	69,96 \pm 7,61	24,87 \pm 5,08	638
Апрель	103,42 \pm 31,07	76,26 \pm 10,6	64,28 \pm 11,44	290
Нерка				
Февраль-март	62,88 \pm 8,45	35,02 \pm 3,79	27,34 \pm 9,30	722
Апрель	50,0 \pm 22,86	63,54 \pm 34,32	95,17 \pm 44,70	55

Примечание. ИНЖ — индекс наполнения желудка (‰); SE — стандартная ошибка средней.

Средний ИНЖ кеты в феврале-марте у рыб с длиной тела 10–30 см был на таком же уровне, как и у горбуши, и составил 99,3 ‰, в то время как интенсивность питания рыб размерных групп 30–50 и более 50 см была ниже (табл. 4.11).

В апреле интенсивность питания кеты всех размерных групп повышалась, но не так значительно, как у горбуши.

Интенсивность питания нерки с размерами тела 10–30 и 30–50 см ниже по сравнению с питанием горбуши и кеты, но в апреле интенсивность питания крупной нерки увеличилась (табл. 4.11). Средний ИНЖ кижуча размером до 50 см в феврале-марте составил 93,7 ‰ (Найденко, Темных, 2016).

Полученные показатели накормленности лососей свидетельствуют о том, что зимой в океане «голодных» условий для этих рыб не наблюдаются.

Сравнение интенсивности питания лососей зимой-весной с другими сезонами. Анализ имеющихся данных о питании лососей в разные сезоны/месяцы показал, что наибольшая накормленность горбуши отмечается осенью в сентябре у молоди с длиной тела 10–30 см и весной в апреле у рыб с размерами 30–50 см (Приложение 30). Статистически значимых различий средних ИНЖ горбуши в эти месяцы не выявлено (Приложение 31). В октябре-ноябре интенсивность питания молоди горбуши снижается. В феврале у рыб размером 10–30 и 30–50 см наблюдается такая же интенсивность питания, как и в ноябре у молоди. В апреле интенсивность питания горбуши значительно возрастает, а в летние и осенние месяцы несколько снижается. При этом средние показатели интенсивности питания горбуши размером 30–50 см в феврале и в летние месяцы имеют высокое сходство (Приложение 31) (Найденко, Темных, 2016).

Наиболее высокая интенсивность питания кеты наблюдается у молоди с длиной тела 10–30 см в августе-сентябре. Так же как и у горбуши, ИНЖ молоди кеты в октябре-ноябре снижаются, питание в феврале такое же неинтенсивное, как и в ноябре (см. Приложение 22). Статистически значимые различия между средними ИНЖ молоди в ноябре и феврале отсутствуют (Приложение 32). В зимние месяцы крупноразмерные рыбы питаются слабо. В апреле интенсивность питания кеты всех размерных групп увеличивается, в июне-июле наблюдаются высокие ИНЖ, а в осенние месяцы накормленность снижается, особенно значительно у крупных (чаще всего половозрелых) рыб. Высокое сходство интенсивности питания имеют рыбы размером 30–50 см в апреле и в июне-июле (Приложение 32).

Сезонные изменения среднемесячных значений ИНЖ нерки размером до 30 см такие же, как и у молоди горбуши и кеты (см. Приложение 30). Но в летние и осенние месяцы среднемесячные значения ИНЖ молоди нерки ниже, чем у молоди горбуши и кеты. Интенсивность питания нерки размером 30–50 и > 50 см в феврале-марте невысокая, при этом крупноразмерная нерка питается зимой так же слабо, как и крупная кета. В апреле среднемесячный ИНЖ повышается выше, чем в июне-июле. Средний ИНЖ рыб длиной более 30 см в осенние месяцы невысокий.

Таким образом, зимой не у всех видов лососей или их размерных групп наблюдается снижение интенсивности питания. В 2009–2011 гг. относительно невысокую интенсивность питания имели средне- и крупноразмерные кета и нерка. Но у разноразмерной горбуши, а также мелкой кеты и кижуча зимой ИНЖ были высокие, в то время как молодь нерки питалась менее интенсивно. Высокие, особенно в отдельных случаях, показатели интенсивности питания рыб в зимне-весенний период, могут быть обеспечены только достаточным обилием и хорошей доступностью кормовых организмов.

Факт, что при одних и тех же условиях пищевой обеспеченности в местах зимовок, лососи имеют разную накормленность, свидетельствует о том, что не кормовые условия, являются причиной изменения интенсивности их питания в зимний период. Различная зимняя интенсивность питания разных видов лососей, вероятно, обусловлена отличиями в их физиологии и жизненных стратегиях. Горбуше и кете, у которых пресноводный период ограничен возрастом сеголетка, для обеспечения жизнестойкости, выживания и роста, особенно в первые месяцы жизненного цикла, требуется больше энергетических ресурсов, чем нерке (у которой более длительный пресноводный период). Соответственно, осенью и зимой интенсивность питания молоди горбуши, выше, чем у нерки. Кроме того, горбуше, а также кижучу с одним морским годом жизни необходим быстрый активный рост и созревание, поэтому питание этих видов в зимне-весенний период более активно, чем у других видов лососей (Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; Найденко, Темных, 2016).

Японский анчоус. Анчоус (с длиной тела 10–15 см), основные скопления которого в зимне-весенний период были приурочены к трансформированным водам, питался главным образом эвфаузидами и копеподами. Кроме этих групп, в рационе были отмечены сагитты, гиперииды, ойкоплевры и остракоды, а также оболочники, медузы и полихеты (рис. 4.8).

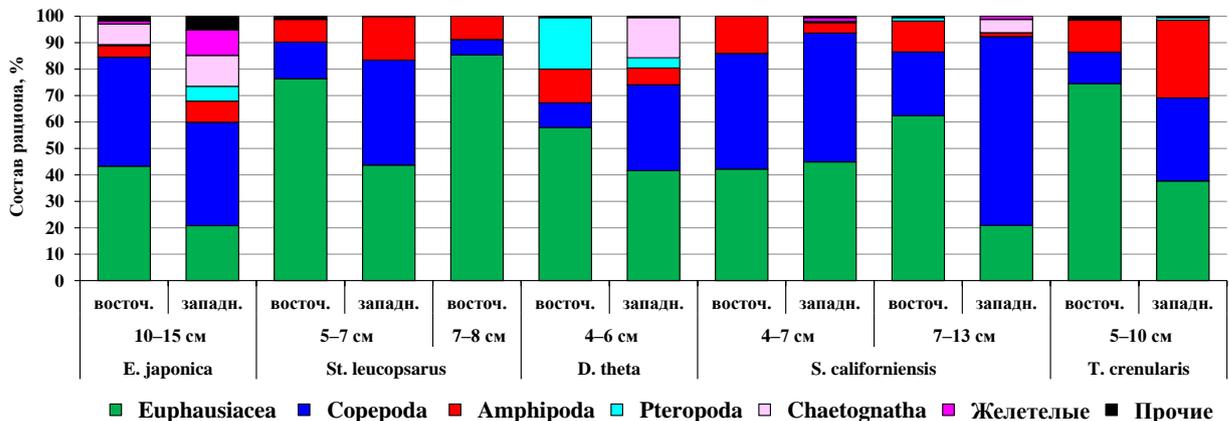


Рис. 4.8. Состав рациона (%) японского анчоуса и массовых мезопелагических рыб в зимне-весенний период 2010 г. западной части зоны САФ: *восточ.* — восточный и *западн.* — западный сектора обследованной акватории

Процентное соотношение кормовых объектов в рационе анчоуса изменялось в зависимости от их обилия в местах нагула данного вида. Так, в 2010 г. в восточном секторе обследованной акватории в пище рыб преобладали эвфаузииды (*E. pacifica* и *Th. inspinata*) и копеподы (из которых отмечены только 3 вида *N. plumchrus*, *N. cristatus* и *Calanus marschallae*), а в западном — в основном копеподы, а доля эвфаузиид (*E. pacifica* и тепловодный вид *Stylocheiron carinatum*) была ниже. При этом в западном секторе в питании анчоуса было отмечено 16 видов копепод, но ни один из них не имел высокой доли в рационе. Следует отметить, что в восточном секторе интенсивность питания была высокой (ИНЖ 361 ‰), а в западном ниже в 4 раза. В 2011 г. основными компонентами в пище анчоуса были копеподы, эвфаузииды и гиперииды. При этом если в питании рыб в слое эпипелагиали 0–30 м доля эвфаузиид и копепод была почти на одном уровне (по 40 %), то в слое 30–60 м в пище доминировали эвфаузииды, достигающие 81 % рациона. Интенсивность питания у рыб в поверхностном слое была выше.

Мезопелагические рыбы. Основу питания мезопелагических рыб составлял рачковый планктон. В 2010 г. в восточной части рассматриваемого района у всех

видов миктофид в пище преобладали эвфаузииды, а доля копепод и гипериид была меньше. В западной части в рационе рыб доля копепод превышала или была на одном уровне с эвфаузидами. Из гипериид в питании отмечался вид *T. pacifica* (рис. 4.8). Подобный состав рациона отмечали и в 2011 г. Интенсивность питания миктофид была высокой (от 104 до 188 ‰ у разных видов), кроме *St. leucopsarus*, у которого средние ИНЖ не превышали 16–41 ‰.

В рационе серебрянки во время питания в верхней эпипелагиали доминировали копеподы и эвфаузииды, в слое воды глубже 30 м в ее рационе увеличивалась доля хетогнат и желетелых, а в мезопелагиали она питалась в основном желетелыми. Желетелые составляли основу питания и охотского липоляга, особенно мелкоразмерных рыб. В питании более крупных особей и с глубиной в рационе липоляга увеличивалась доля эвфаузиид и присутствовали другие кормовые объекты (копеподы, птероподы) (Приложение 34). В рационе мелкоразмерных особей скопелозавра присутствовали копеподы и эвфаузииды, а крупноразмерные особи питались исключительно копеподами. Интенсивность питания всех этих видов была на среднем уровне.

Кальмары. Состав пищи кальмаров в зимне-весенний период в рассматриваемом регионе был довольно разнообразным, но у всех видов в рационе мелкоразмерных особей преобладали зоопланктонные организмы, а в питании более крупных особей — нектонные виды, в том числе и собственная молодь (рис. 4.9). Следует отметить, что, кроме эвфаузиид и копепод, в пище кальмаров была довольно высокой доля гипериид. Интенсивность питания кальмаров в 2010 г. была выше, чем в 2011 г. Так, в зависимости от размера и района у северного кальмара средние ИНЖ находились в пределах от 48 до 172 ‰, аляскинского — от 72 до 255 ‰, камчатского — от 13 до 494 ‰, крючьеносного — от 5 до 107 ‰, а в 2011 г. ИНЖ были в диапазоне от 13 до 81 ‰.

При сравнении питания массовых видов нектона в зимне-весенний период в зоне САФ у большинства видов выявлено существенное расхождение состава их рационов (рис. 4.10), что обусловлено морфофизиологическими особенностями

строения рыб и кальмаров. Различия в составе рациона в пределах одного вида, в том числе расширение видового состава потребляемых пищевых объектов, связано с пространственной неоднородностью состава и обилия кормовой базы в месте нагула вида, что, например, наблюдали в питании анчоуса в 2010 г.

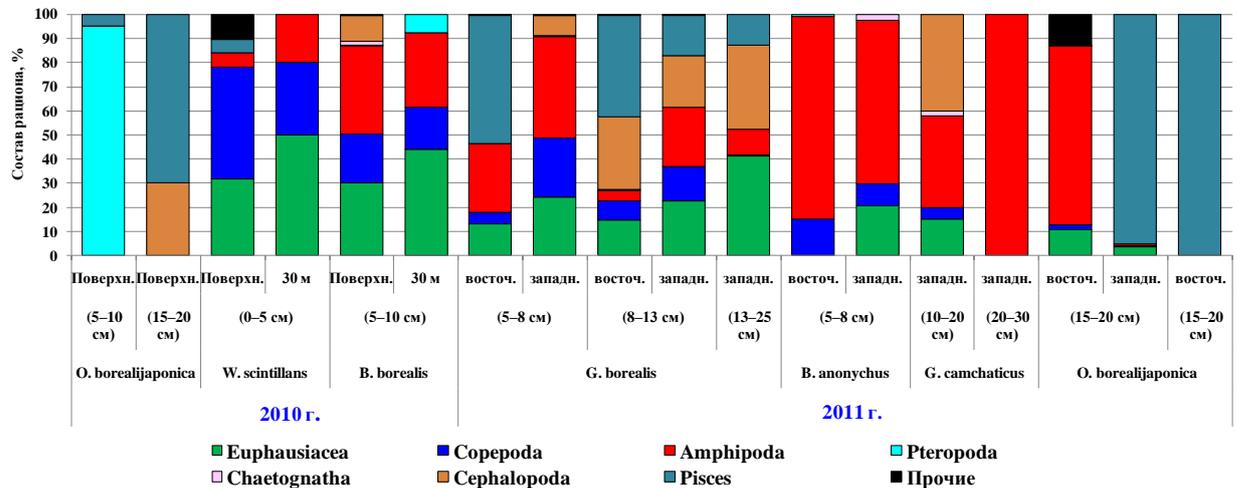


Рис. 4.9. Состав рациона (%) наиболее массовых видов кальмаров в зимне-весенний период 2010–2011 гг. в зоне САФ. Сокращения как на рис. 4.8

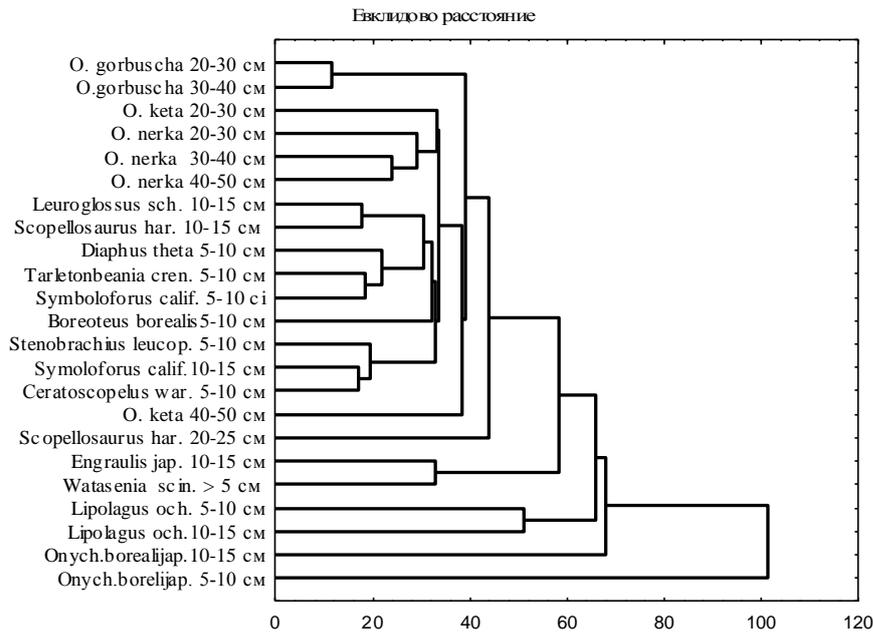


Рис. 4.10. Дендрограмма сходства пищевых рационов наиболее массовых видов нектона в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период

Что касается межвидовых особенностей, то для каждого вида характерно питание определенным набором кормовых объектов, поэтому даже в условиях высокой пищевой обеспеченности именно эти различия будут определять расхождение состава рационов. Различия пищевых спектров у разных видов нектона

играют важную роль в распределении нагрузки на кормовую базу в местах обитания и нагула рыб и кальмаров.

Таким образом, в зимне-весенний период в океане основу питания nekтона формирует макрозоопланктон. Несмотря на расхождение состава рациона рыб и кальмаров, главными кормовыми группами являются копеподы, эвфаузииды, гиперииды и nekтонная пища, доля которых в питании потребителей в течение зимы и весны меняется и зависит от сроков размножения разных видов зоопланктона и обилия разных их размерно-возрастных групп в верхней эпипелагиали. Показатели накормленности рыб и кальмаров на высоком и среднем уровнях свидетельствуют о том, что для них в зимне-весенний период в верхней эпипелагиали имеется достаточное количество пищи.

4.4. Трофические отношения и объемы потребления кормовых ресурсов nekтоном

Как отмечалось выше (см. подраздел 4.1), в феврале-апреле 2009–2011 гг. в зоне САФ (с сопредельными водами) биомасса nekтона в верхнем слое эпипелагиали была значительно ниже, чем летом, и изменялась в небольшом диапазоне — от 0,4 (2011 г.) до 1,0 т/км² (2009 г.). Соответственно, и суточное потребление nekтоном пищи было невысоким, составляя всего 0,007–0,028 т/км², из которых 95–99 % приходилось на долю лососей, кальмаров (северного и светлячка) и пяти видов миктофид.

В марте-апреле 2009 г. в западной части зоны САФ при высокой учтенной биомассе миктофид, лососей и кальмаров (см. табл. 4.1) общее суточное потребление кормовых организмов nekтоном составило 27,8 тыс. т (или 0,028 т/км²), а основные трофические связи замыкались на копепод, эвфаузиид и гипериид. Суточное выедание этих планктонных групп было оценено соответственно в 12,6; 7,6 и 2,8 тыс. т (Приложение 35). При этом более всего потреблялось 4 вида зоопланктона: около 11 тыс. т веслоного рачка *N. cristatus*, до 7 тыс. т эвфаузиид *Th. longipes* и *E. pacifica* и до 3 тыс. т гиперииды *T. pacifica*. Потребление nekтонных кормовых объектов (молоди кальмаров, мальков рыб, миктофид и др.) составило 2,2 тыс. т (Приложение 35).

Главными консументами 3–4-го ТЛ в верхнем слое эпипелагиали были лососи, их доля составила 58 % общего суточного потребления пищи nekтоном. Из всех потребителей кормовых ресурсов, именно лососи выедали более всего копепод и эвфаузиид — 10,1 и 3,0 тыс. т. соответственно (Приложение 35). Наибольшее количество вещества и энергии на верхние трофические уровни поступало главным образом через пути «копеподы (*N. cristatus*) → горбуша» и «эвфаузииды (*Th. longipes*) → горбуша» (рис. 4.11), на которые соответственно приходилось около 35 и 8 % всей пищи, потребленной nekтоном в верхней эпипелагиали за сутки. Остальная часть вещества к горбуше, а также в целом к nekтону, поступала через второстепенные пути.

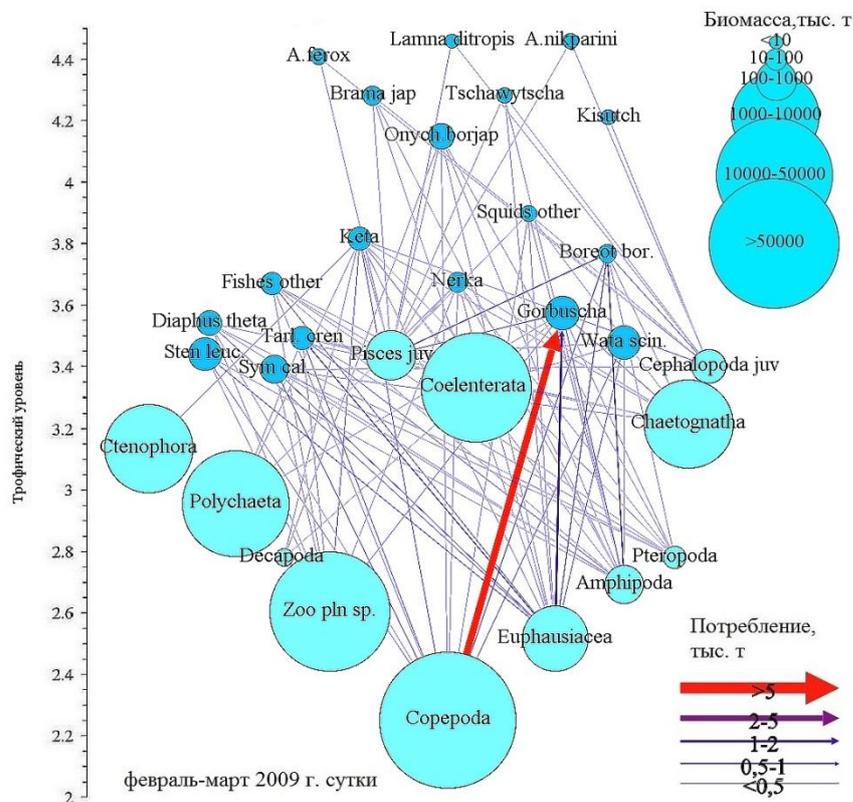


Рис. 4.11. Схема пищевых связей зоопланктона и nekтона в верхнем слое эпипелагиали западной части зоны Субарктического фронта в феврале-марте 2009 г.

Доля кальмаров в общем потреблении кормовых ресурсов была существенно ниже — 21 %. Их трофические связи замыкались главным образом на гиперид (выедание только *T. pacifica* составило 1,6 тыс. т в сутки), эвфаузиид (1,2 тыс. т в сутки) и мелко- и среднеразмерных копепод (1,1 тыс. т в сутки). Доля миктофид, несмотря на гораздо большую по сравнению с лососями биомассу, в общем по-

В пределах же всей обследованной акватории важными консументами верхних трофических уровней в порядке убывания величины потребляемой ими пищи (3,5; 2,2 и 1,1 тыс. т в сутки) были кальмары, лососи и миктофиды. Основная пища к консументам верхних трофических уровней поступала в первую очередь через мелкий нектон, за счет потребления его кальмарами, в том числе собственной молодежи. Кальмары также потребляли гипериид, эвфаузиид (*E. pacifica*) и копепод (*N. plumchrus* и других видов). Трофические связи лососей, в частности горбуши, формировали хетогнаты, а затем копеподы, гиперииды и эвфаузииды, а у кеты — желетелый планктон (рис. 4.12). Миктофиды в верхней эпипелагиали потребляли в основном эвфаузиид (преимущественно *E. pacifica*), гипериид (*T. pacifica*) и копепод (*N. cristatus*).

Отличительной особенностью трофических отношений планктона и нектона в 2010 г. было гораздо большее, чем в другие годы, выедание, в основном анчосом, кальмарами и горбушей, копепод *N. plumchrus*, эвфаузиид *Th. inspinata* и хетогнат. Общее суточное выедание нектоном копепод, эвфаузиид, амфипод и саргитт оценено соответственно в 6,9; 6,3; 2,1 и 1,9 тыс. т.

В феврале-апреле 2011 г. суточное потребление пищи нектоном было ниже, чем в 2009 и 2010 гг., и составляло всего 6,4 тыс. т (или 0,007 т/км²) (Приложение 37). Основные потоки вещества на верхние трофические уровни поступали главным образом через эвфаузиид (*Th. inspinata*, *Th. longipes*, *E. pacifica*) и копепод (*N. cristatus*) к горбуше, а также амфипод (*T. pacifica*), эвфаузиид (*E. pacifica*) и копепод (*N. cristatus*) к северному кальмару (рис. 4.13). В сумме величина этих потоков составила около 35 % пищи, выедаемой нектоном за сутки. Заметным также был перенос вещества на верхние трофические уровни через зоопланктон к миктофидам (главным образом к тарлетонбинии и симболофору), составляющим около 23 % всей пищи, потребленной в верхней эпипелагиали за сутки.

Таким образом, в зимне-весенний период в верхнем слое эпипелагиали зоны САФ отмечалось большое количество пищевых связей между функциональными элементами трофической сети, обуславливая ее связность. Но связей по типу «кормовой объект → потребитель (консумент)», которые в весовом выражении

составляли бы $\geq 0,01$ т/км², отмечено не было. Связей в весовом выражении ≥ 1 но $< 0,01$ т/км² насчитывалось: в 2009 г. — 6, в 2010 г. — 3, а в 2011 г. такие связи отсутствовали. При этом в 2009 г. данные связи были образованы консументами верхних трофических уровней — горбушей, северным кальмаром и тарлетонбинией (составляя в сумме 63 % от веса всех пищевых связей), а в 2010 г. — анчоусом (и их доля достигала 56 %).

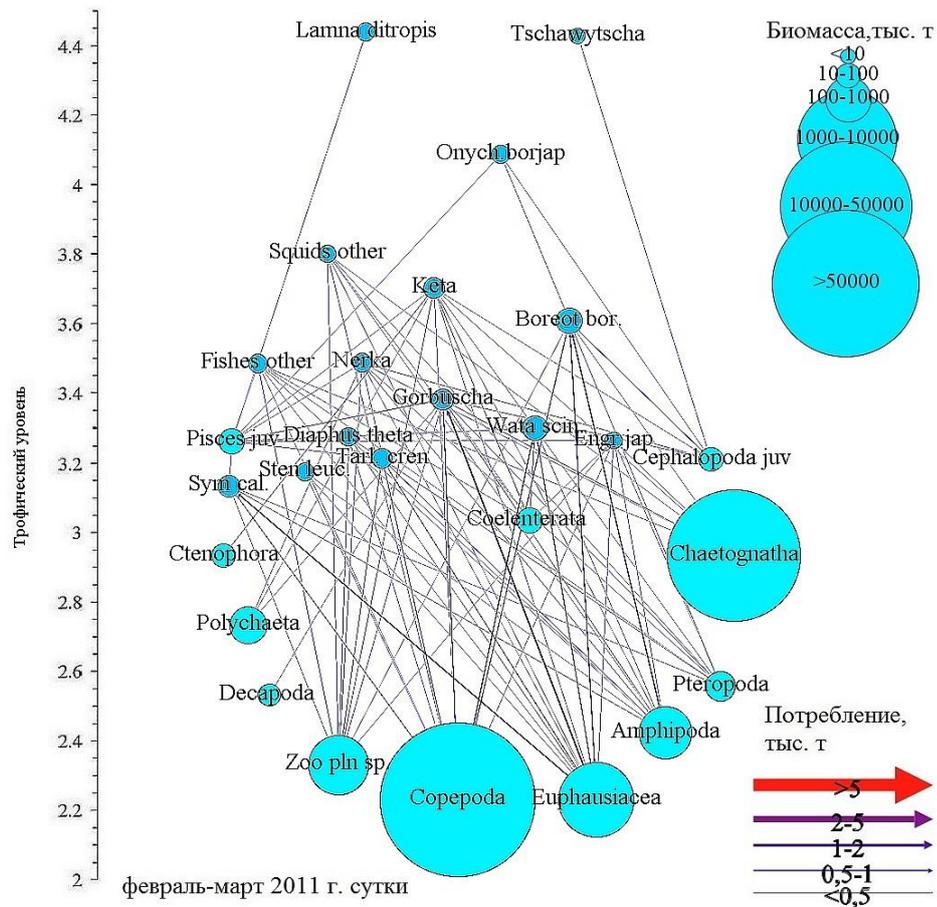


Рис. 4.13. Схема пищевых связей зоопланктона и nekтона в верхнем слое эпипелагиали западной части зоны Субарктического фронта в феврале-марте 2011 г.

Заключение к главе 4

Верхняя эпипелагиаль обширной акватории западной и центральной частей зоны Субарктического фронта (с прилегающими к ней водами) в зимне-весенний период является малозаселенной. Плотность рыб и кальмаров здесь составляет в среднем $0,6$ т/км², что почти в 6 раз ниже, чем летом в открытых тихоокеанских водах Курильских островов. По сравнению с периодом высокой численности сардины и японской скумбрии разница в показателях обилия nekтона этих регионов составляет 20 раз.

Запасы зоопланктона в эпипелагиали данного региона значительны и оцениваются в 60 и 127 млн т (или 68 и 133 т/км²) соответственно в центральной и западной частях зоны САФ. Из этих планктонных ресурсов около 35 % сосредоточено в верхнем 50-метровом слое. При этом от февраля к апрелю обилие зоопланктона увеличивается в среднем почти в 2 раза. За счет различий в сроках нереста, развития и нахождения в верхних слоях эпипелагиали разных видов (и различных стадий) эвфаузиид и копепод катастрофического снижения запасов зоопланктона в данном биотопе не происходит, и здесь создаются вполне благоприятные кормовые условия для рыб и кальмаров, особенно в весеннее время. Об этом свидетельствуют средняя и высокая накормленность разных видов нектона и доминирование в составе их пищевых рационов предпочитаемых объектов питания.

Основными потребителями кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали зоны САФ являются тихоокеанские лососи, мезопелагические рыбы, кальмары, а в трансформированных субтропических водах — низкобореальные субтропические виды, в частности японский анчоус. Так, в западной части зоны САФ в 2009 г. главными консументами были лососи (в основном горбуша), миктофиды (тарлетонбиния, симболофор, японский нотоскопел и светлоперый стенобрах) и кальмары (северный). В 2010 г. в пределах акватории, где не встречался анчоус, основными потребителями кормовых ресурсов были кальмары (северный и кальмар-светлячок), а затем лососи (горбуша) и миктофиды (тарлетонбиния, диаф-тета, симболофор). В 2011 г. лососи и кальмары (северный и кальмар-светлячок) потребляли почти равное количество кормовых организмов, а доля миктофид (в основном симболофор, тарлетонбиния, диаф-тета) была чуть меньше. Эти виды в зимне-весенний период в трофической структуре нектона верхней эпипелагиали в западной части зоны САФ играют главную роль в переносе органического вещества с низших на верхние трофические уровни.

В 2009–2011 гг. наибольшее количество пищи к консументам верхних трофических уровней проходило в первую очередь через копепод, эвфаузиид, гипериид, а затем через хетогнат, мелкий нектон, желетельный планктон и птеропод. Из

межгодовых особенностей следует отметить более высокое выедание в 2010 г. копепод (*N. plumchrus*), эвфаузиид (*Th. inspinata*) и хетогнат, в основном анчусом, кальмарами и горбушей.

Объемы суточного потребления кормовых ресурсов nekтоном в зависимости от его состава и обилия варьировали от 6 до 28 тыс. т (или от 0,007 до 0,028 т/км²), составляя в среднем 19 тыс. т. Зимне-весенние показатели оказались ниже летних в среднем в 4,5 раза, за счет низкой биомассы потребителей в зоне САФ в зимне-весенний период. По этой же причине не было трофических связей, которые в весовом выражении составляли бы более 0,01 т/км².

Полученные результаты использованы для оценки пищевой обеспеченности nekтона, в том числе тихоокеанских лососей в период их зимне-весеннего обитания в океане.

ГЛАВА 5. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ В ЛЕТНИЙ И ОСЕННИЙ ПЕРИОДЫ

За весь период проведения рыбохозяйственных исследований в Беринговом море собран огромный массив данных по кормовой базе и питанию гидробионтов, обитающих как у дна, так и в толще воды. Практически все имеющиеся публикации на эту тему обобщены в сводках В.П. Шунтова (2001, 2016а) и В.И. Чучукало (2006). В результате исследований выявлены особенности питания массовых видов рыб и кальмаров и оценено их влияние на кормовые ресурсы различных районов Берингова моря в разные периоды лет (Шунтов и др., 1993в, 2010в; Чучукало, 2006; Найденко, 2007; Naydenko, 2009, 2010; Шунтов, Темных, 2008а, б, 2011а; Zavolokin, 2011; Заволокин, 2014; Шунтов, 2016а). Кроме этого, на основе экосистемного моделирования с помощью модели Экопас были рассчитаны основные параметры и выделены некоторые особенности данного региона (Aydin et al., 2002; Радченко, 2011, 2015). В продолжение этих работ смоделирован сценарий изменения пищевой обеспеченности нектона при разном уровне его обилия, в частности при различной численности тихоокеанских лососей (Заволокин и др., 2014; Zavolokin et al., 2016а).

Однако, несмотря на довольно значительный объем информации, полученный по рыбам и кальмарам, населяющим верхнюю эпипелагиаль, трофическая структура нектонных сообществ этого биотопа в сезонном и межгодовом аспектах изучена недостаточно полно. В многочисленных публикациях данные о запасах зоопланктонных ресурсов в беринговоморских районах приводятся только для эпипелагиали, а для верхнего ее слоя имеются оценки либо для некоторых годов, либо отдельно для холодного и теплого периодов лет (Волков и др., 2005, 2007; Волков, 2015б, 2016а, б; Шунтов, Волвенко, 2017; Дулепова, 2018; Горбатенко, 2021а; и др.). Современные оценки состояния кормовой базы в 50-метровом слое эпипелагиали, а также степени ее использования рыбами и кальмарами отсутствуют. Между тем именно верхняя эпипелагиаль является слоем преимущественного обитания или нагула многих промысловых видов нектона (в том числе и их молоди).

Целью данной главы является анализ сезонной и межгодовой динамики планктонных и нектонных сообществ верхнего слоя эпипелагиали, анализ трофических отношений нектона и оценка объемов потребления при различном его обилии в летне-осенний период 2002–2020 гг. в разных районах Берингова моря. Основные результаты этих исследований опубликованы в работах С.В. Найденко и А.А. Сомова (Найденко и др., 2022; Найденко, Сомов, 2022).

5.1. Состав и количественные характеристики нектонных сообществ: сезонная и межгодовая динамика

Информация о рыбных ресурсах западной части Берингова моря собиралась во время выполнения комплексных донных и пелагических (специализированных минтаевых, сельдевых, лососевых) траловых съемок. Однако данные о нектонных сообществах верхнего слоя эпипелагиали были получены главным образом во время проведения траловых эпипелагических съемок, основной целью которых являлся учет тихоокеанских лососей в период их откочевки из прибрежья в глубоководные районы, а также нагульных и преднерестовых миграций. Полученные многолетние статические материалы представлены в табличном каталоге (Нектон..., 2006) и Атласе количественного распределения нектона... (2006), а также содержатся в многочисленных публикациях (Шунтов и др., 1993а–в, 1994а, б, 2010в; Радченко, 1994; Гаврилов, Глебов, 2002; Старовойтов, 2002, 2017; Глебов и др., 2004, 2006, 2007; Шунтов, Свиридов, 2005; Глебов, 2007а–в; Шунтов, Темных, 2011а; Шунтов, 2016а; Сомов, 2017; Старовойтов и др., 2019, 2020; и др.).

В Беринговом море в пределах российских вод наиболее исследованными в отношении верхнего слоя эпипелагиали являются глубоководные западная часть Алеутской и Командорская котловины, а также наваринский район. По видовому составу нектонные сообщества данных районов относятся к надшельфовым или неритопелагическим (наваринский шельф) и сообществам открытых вод (Командорская и западная часть Алеутской котловин) (Радченко, 1994; Шунтов, 2016а). Строгой границы разделения между сообществами нет, но для каждого из них характерны свои определенные структурные особенности. Общей особенностью данных сообществ является

то, что они формируются главным образом гидробионтами, населяющими эпипелагиаль временно — в течение определенного периода суток или сезона, либо проводящие здесь только часть жизненного цикла. К таковым относятся молодь различных донных, придонных и глубоководных рыб (северный одноперый терпуг, минтай, угольная рыба *Anoplopoma fimbria* и др.), мезопелагические рыбы (в частности миктофиды), кальмары (камчатский, северный и др.). К временным обитателям вышеуказанных нектонных сообществ относятся также виды, выходящие из рек (мальма *Salvelinus malma*, трехиглая колюшка) или совершающие нагульные или преднерестовые миграции (тихоокеанские лососи). Кроме этого, в конце лета — начале осени в юго-западную часть моря проникают представители низкобореально-субтропического и бореального комплексов (японский морской лещ, катран *Squalus acanthias*, сайра, сардина, японский анчоус, тихоокеанский и курильский крючьеносный кальмары).

Для нектонных сообществ верхнего слоя эпипелагиали глубоководных и шельфовых берингоморских районов характерны выраженная межгодовая и сезонная изменчивости. От того, насколько значительны изменения в составе и обилии нектона (отдельных его групп и видов), зависят изменения и в его трофических отношениях.

Межгодовая динамика. По расчетам, сделанным В.П. Шунтовым и О.С. Темных (2011б), плотность концентраций нектона в эпипелагиали внешнего шельфа и свала глубин оценена для периодов 1980-х, 1991–1995-х и 1996–2004-х гг. соответственно в 23,2, 22,0 и 19,7 т/км², а в эпипелагиали открытых вод глубоководных котловин — в 7,6, 0,8 и 2,0 т/км². В зоне свала глубин концентрация нектона в эти три периода оставалась на относительно стабильном уровне за счет скоплений в наваринском районе минтая, мигрирующего на нагул в западную часть моря из восточной. В связи со значительным снижением численности и биомассы минтая в 1990-х гг. сократилось распространение его сеголеток и молоди в глубоководные котловины, соответственно, изменилась и концентрация нектона в эпипелагиали данных районов, в том числе в верхнем слое (0–50 м). Среднегодовая биомасса нектона в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в 1980–1990-х гг. составляла 5,14 млн т, затем в 1991–1995 гг. снизилась до

1,45 млн т и в последующие 1996–2009 гг. осталась на уровне 2,42 млн т (Шунтов, 2010). Как в эпипелагиали, так и в ее верхнем слое наиболее высокую биомассу нектона отмечали в 1980-х гг. при значительном обилии минтая, а низкую — в 1990-х гг., когда началось сокращение его численности, связанное с естественным уменьшением эффективности воспроизводства. Следует отметить, что начиная с середины 1990-х гг., в связи с увеличением численности тихоокеанских лососей, биомасса и доля этих рыб в период нагула и миграций в нектонных сообществах берингоморских районов увеличилась, а с начала 2000-х гг. в верхней эпипелагиали они стали одной из доминирующих групп нектона (Приложение, 38, 39).

Тихоокеанские лососи. Доля лососей в общей биомассе рыб и кальмаров в разные годы изменялась летом в глубоководных котловинах от 27 до 97 %, в наваринском районе — от 21 до 95 %, а осенью — соответственно от 18 до 86 % и от 2 до 90 % (рис. 5.1–5.3). Отмеченные межгодовые различия обилия лососей в нектонных сообществах верхнего слоя эпипелагиали берингоморских районов обусловлены урожайностью поколений горбуши, а также численностью разных размерно-возрастных групп кеты и нерки различных стад и в меньшей степени обилием чавычи и кижуча (Шунтов и др., 2010в; Шунтов, Темных, 2011а). Так, через западную часть Берингова моря к местам нереста на побережьях Карагинского залива и корякско-анадырского района (Чукотка) проходят пути миграций горбуши восточнокамчатских стад (Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а). Численность горбуши четных и нечетных лет определяет динамику обилия лососей в смежные годы.

У горбуши восточнокамчатских стад наиболее урожайными являются нечетные годы возврата на нерест. В нечетные 2002–2020 гг. подходы (вылов и заполнение нерестилищ) производителей восточнокамчатской горбуши (в основном Карагинской промысловой подзоны) изменялись от 35,9 до 309,8 млн рыб, составляя в среднем 146,4 млн рыб¹⁰. При этом наиболее высокий вылов восточнокамчатской горбуши в линии нечетных лет отмечали в 2009, 2011, 2017 и 2019 гг. — соответственно 139, 182, 153 и 227 тыс. т (рис. 5.4).

¹⁰ Здесь и далее приведены статистические данные о вылове и заполнении нерестилищ, предоставленные территориальными органами Росрыболовства, опубликованные в бюллетенях изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке в 2009–2021 гг. и в документах НПАФК в 2000–2020 гг.

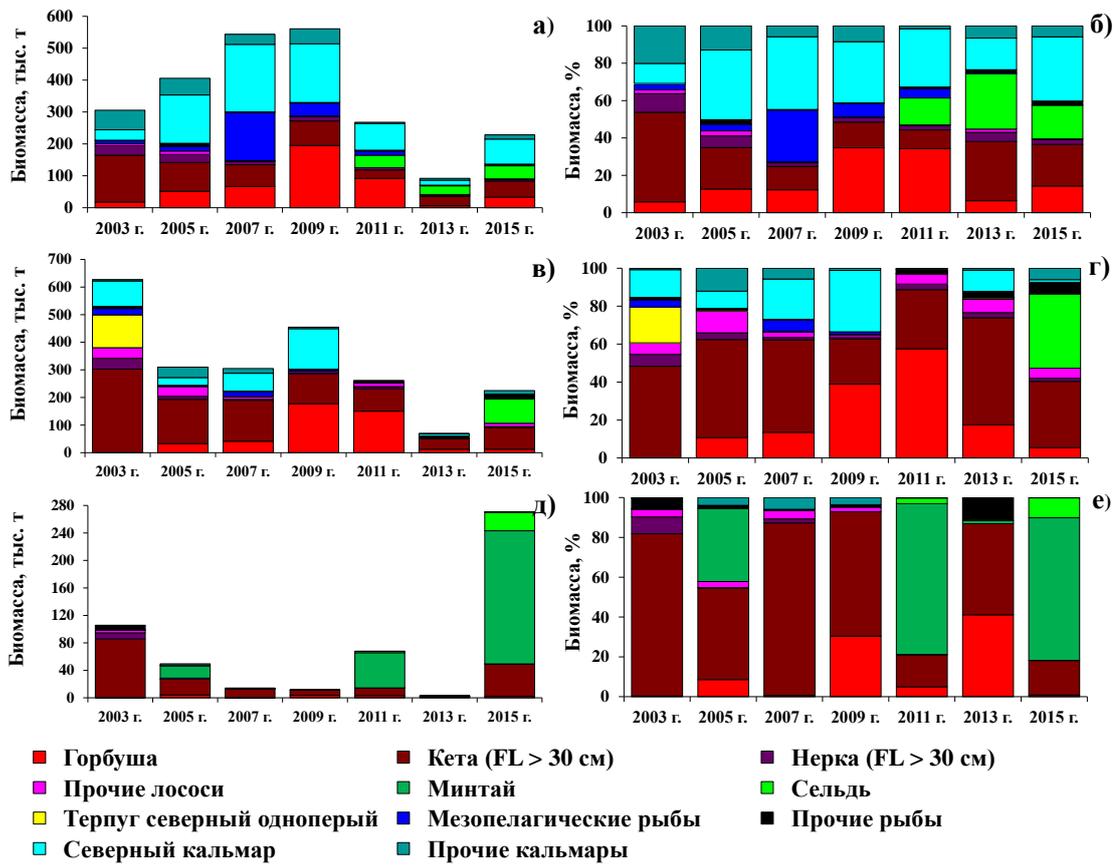


Рис. 5.1. Состав и межгодовая динамика биомассы (тыс. т, %) nekтона в верхнем слое эпипелагиали Командорской (а, б) и западной части Алеутской (в, з) котловин и наваринского района (д, е) летом в нечетные 2003–2015 гг.

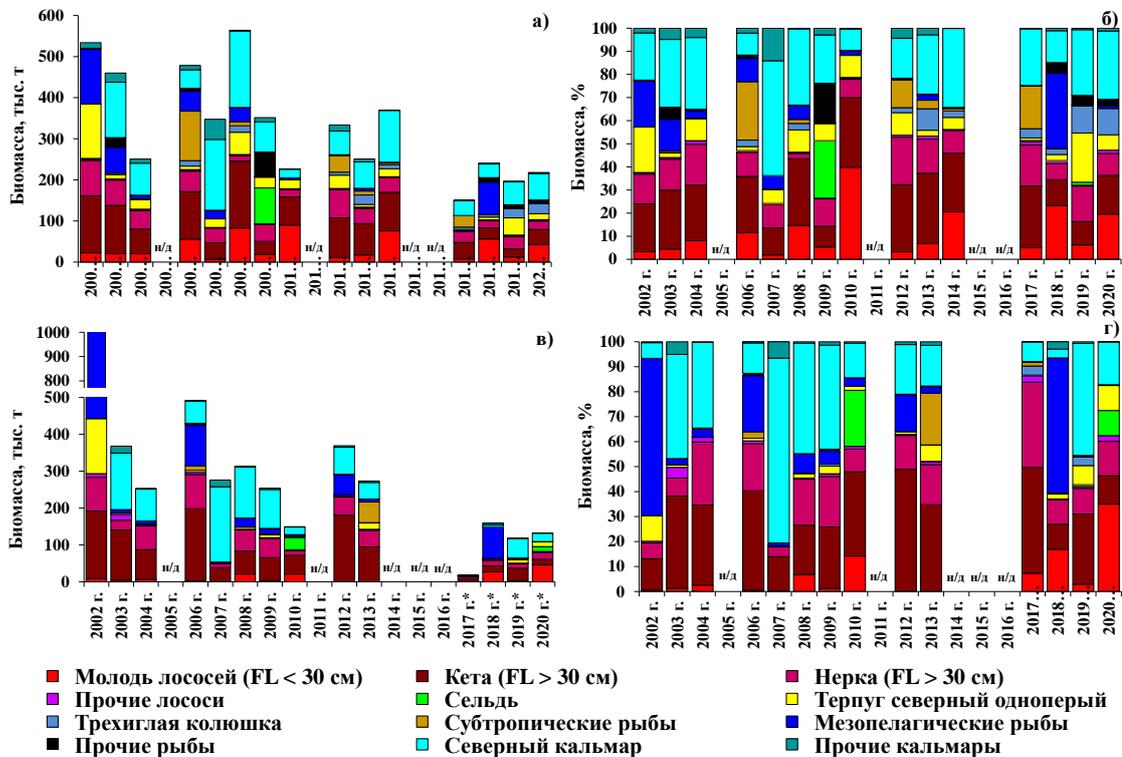


Рис. 5.2. Состав и межгодовая динамика биомассы (тыс. т, %) nekтона в верхней эпипелагиали Командорской (а, б) и западной части Алеутской (в, г) котловин осенью 2002–2020 гг.: н/д — нет данных, съемки не проводились; * — в 2017–2020 гг. западная часть Алеутской котловины обследовалась неполностью

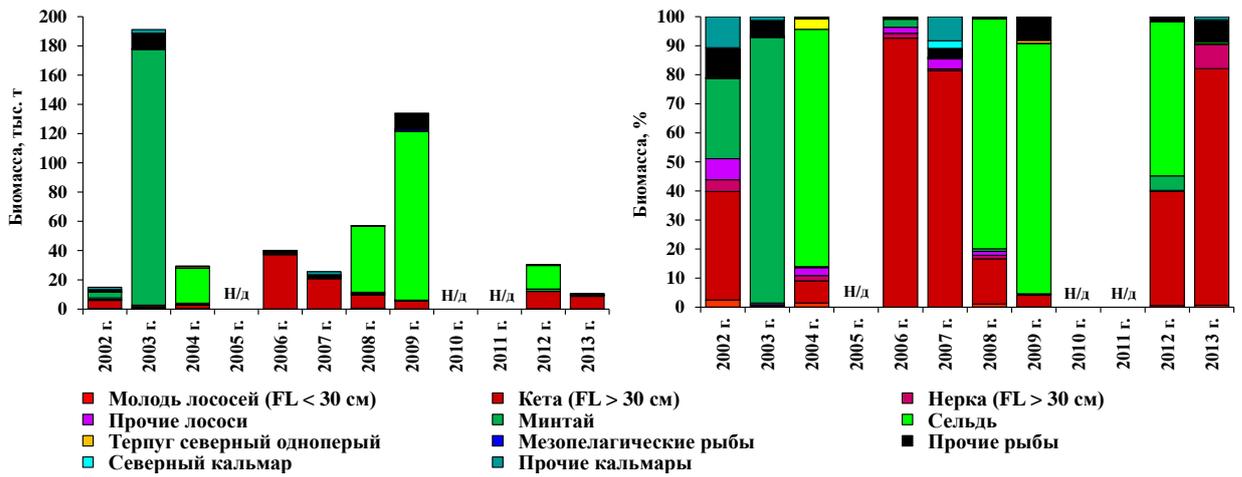


Рис. 5.3. Состав и межгодовая динамика биомассы (тыс. т, %) нектона в верхней эпиэпелагиали наваринского района осенью 2002–2020 гг. Сокращения как на рис. 5.2

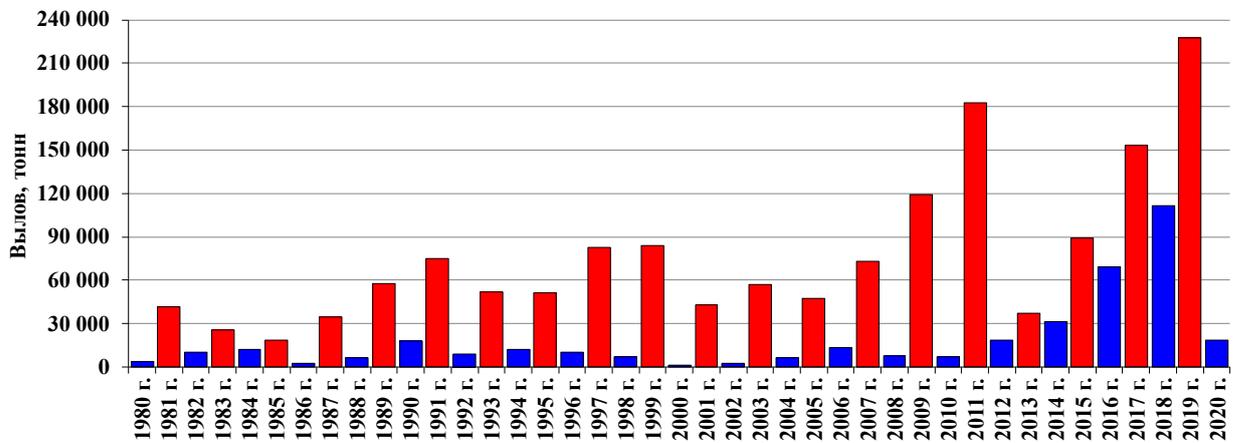


Рис. 5.4. Межгодовая динамика вылова (т) горбуши восточнокамчатских стад: *красные столбцы* — урожайные поколения нечетных лет возврата, *синие* — неурожайные поколения четных лет возврата (статистические данные НПАФК, <https://npafc.org/statistics/>; Найдено, Темных, 2019; с добавлением за 2019 и 2020 гг.)

В четные годы подходы были намного ниже, но после 2010 г. наблюдался последовательный рост запасов в среднем до 24,3 млн экз., а в 2016 и 2018 гг. вылов и заполнение нерестилищ достигли 96,0 и 134,5 млн экз. (Шунтов, Темных, 2011а; Темных и др., 2017; Найдено, Темных, 2019). В связи с этим предположили (Шевляков и др., 2016), что наряду с ростом численности нечетных урожайных поколений горбуши начался и рост численности в линии четных поколений. Максимальный (111,2 тыс. т) вылов горбуши отмечали в 2018 г. (Бугаев и др., 2018; Шунтов, Темных, 2018). Однако уже в 2020 г. вылов восточнокамчатской горбуши составил всего 18,8 тыс. т и был намного ниже, чем в 2014, 2016 и 2018 гг., но выше среднегодового (за 1990–2012 гг.) уровня (10,7 тыс. т) (рис. 5.4) (Бугаев и др., 2020; Шевляков и др., 2020).

Соответственно, изменялась и биомасса горбуши, учтенная по данным траловых съемок в верхнем слое эпипелагиали исследуемых районов. Горбуша в западной части Берингова моря имеет высокую биомассу и долю в нектоне только летом во время прохождения производителей высокоурожайных поколений к местам нереста (Шунтов, Темных, 2011а). Исследования в верхней эпипелагиали, основного биотопа лососей, в летний период проводили только в нечетные 2003–2015 гг. Летом высокую биомассу горбуши в обеих котловинах отмечали в 2009 и 2011 гг., а самую низкую — в 2003 и 2013 гг. (см. рис. 5.1, а–г, табл. 5.1). В наваринском районе биомасса горбуши (идущей главным образом к местам нереста на побережье Чукотки) летом в разные годы составляла от 0,1 до 4,2 тыс. т, или от 0,004 до 0,115 т/км² (рис. 5.1, д–е, табл. 5.1).

Таблица 5.1

Биомасса (т/км²) лососей в верхнем слое эпипелагиали в глубоководных котловинах и наваринском районе летом 2003–2015 гг. (база данных «Траловая макрофауна пелагиали Северной Пацифики 1979–2009 гг.», 2014; с дополнениями за 2010–2015 гг.)

Вид	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.
	Командорская котловина						
Горбуша	0,071	0,206	0,262	0,780	0,368	0,024	0,131
Кета > 30 см	0,588	0,362	0,269	0,307	0,106	0,117	0,203
Нерка > 30 см	0,122	0,101	0,041	0,053	0,027	0,018	0,025
Чавыча > 30 см	0,016	0,007	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
Кижуч > 30 см	0,005	+	0,001	+	+	+	+
Западная часть Алеутской котловины							
Горбуша	0,002	0,163	0,202	1,000	0,849	0,060	0,073
Кета > 30 см	1,483	0,785	0,728	0,614	0,458	0,192	0,472
Нерка > 30 см	0,192	0,054	0,019	0,025	0,044	0,009	0,022
Чавыча > 30 см	0,178	0,163	0,031	0,019	0,014	0,002	0,012
Кижуч > 30 см	0,009	+	0,001	+	+	+	+
Наваринский район							
Горбуша	0,010	0,115	0,004	0,097	0,090	0,035	0,063
Кета > 30 см	2,300	0,613	0,574	0,199	0,294	0,039	1,261
Нерка > 30 см	0,238	0,003	0,013	+	0,004	+	0,006
Чавыча > 30 см	0,092	0,041	0,028	0,007	+	+	+

В осенний период в нектонных сообществах исследуемых районов присутствует только нагульная скатившаяся молодь горбуши, наибольшая часть которой распределяется в глубоководной Командорской котловине (рис. 5.5). Самую высокую численность (около и более 1 млрд экз. рыб) молоди горбуши отмечали в 2008, 2010, 2018 и 2020 гг. (табл. 5.2). Среднегодовалая (для 2002–2020 гг.) доля молоди горбуши в общей биомассе нектона верхнего слоя эпипелагиали глубоководных котловин составляет 9,9 %.

Таблица 5.2

Численность (млн экз.) лососей в верхнем слое эпипелагиали в глубоководных котловинах западной части Берингова моря осенью 2002–2020 гг. по данным траловых съемок (Старовойтов, 2017; Старовойтов и др., 2018, 2019, 2020; Найденко и др., 2020)

Вид	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
Командорская котловина															
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (сеголетки)	273,30	139,41	181,28	616,32	49,21	1 069,45	120,08	816,13	88,44	119,45	619,28	85,12	682,73	123,03	521,74
<i>Oncorhynchus keta</i> (полов.)	2,79	1,97	1,70	6,67	1,18	4,71	1,86	2,41	2,85	2,03	0,35	0,83	0,80	0,67	0,77
<i>Oncorhynchus keta</i> (непол.)	151,14	132,72	68,21	107,37	42,82	118,30	23,67	69,28	102,01	74,56	103,79	37,82	26,62	16,79	44,42
<i>Oncorhynchus keta</i> (сеголетки)	15,52	25,71	19,20	25,02	9,26	54,74	8,78	38,79	14,30	8,22	62,73	5,92	76,32	14,84	31,46
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (полов.)	0,07	4,47	—	—	—	—	0,05	—	—	0,07	0,07	—	0,05	0,07	0,13
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (покатники)	6,47	—	5,14	9,94	3,28	3,27	2,29	7,82	7,25	4,42	4,20	4,09	2,79	4,26	5,43
<i>Oncorhynchus nerka</i> (непол.)	75,30	68,23	48,15	62,42	37,43	16,41	45,16	27,41	77,17	40,06	45,37	33,12	22,50	38,78	29,45
<i>Oncorhynchus nerka</i> (покатники)	7,71	5,90	9,63	7,81	2,70	6,18	11,91	8,56	3,62	5,15	17,76	3,87	6,24	13,31	6,54
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (непол.)	1,72	1,54	2,58	2,67	0,33	2,08	0,58	0,85	1,44	1,86	0,27	0,63	0,99	0,47	1,09
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (покатники)	5,75	9,23	11,14	4,93	5,34	7,41	5,69	4,86	3,55	7,83	3,83	2,76	4,50	8,95	6,66
Все лососи	539,77	389,18	347,03	843,15	151,55	1 282,55	220,07	976,11	300,63	263,65	857,65	174,15	823,54	221,17	647,69
Площадь, тыс. км ²	249,46	249,46	249,46	249,46	249,46	249,46	249,46	249,46	250,07	249,46	219,60	249,46	249,46	249,46	265,0
з/ч Алеутской котловины															
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (сеголетки)	94,96	7,03	37,65	25,00	0,39	192,62	1,22	174,61	0,46	0,11	н/д	15,28	281,61	27,30	435,08
<i>Oncorhynchus keta</i> (полов.)	1,07	0,67	1,05	3,87	0,34	1,76	0,64	0,30	0,67	0,86	н/д	—	0,24	0,43	0,54
<i>Oncorhynchus keta</i> (непол.)	297,83	204,00	116,85	261,41	53,37	65,61	82,07	60,12	243,67	127,05	н/д	9,22	22,75	42,74	22,29
<i>Oncorhynchus keta</i> (сеголетки)	0,16	0,43	0,79	0,64	0,94	2,68	—	12,18	0,58	0,20	н/д	0,21	15,27	0,20	4,50
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (полов.)	—	7,09	—	0,07	—	—	0,04	0,04	0,11	—	н/д	—	—	—	0,06
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (покатники)	0,67	—	0,68	0,30	0,58	1,25	8,01	1,31	0,49	5,37	н/д	1,32	1,25	2,22	5,50
<i>Oncorhynchus nerka</i> (непол.)	76,57	30,14	72,91	94,01	10,66	61,82	51,16	19,66	39,27	41,15	н/д	6,77	19,60	14,86	28,06
<i>Oncorhynchus nerka</i> (покатники)	3,48	1,91	2,89	3,32	0,74	5,86	0,32	3,79	0,59	0,20	н/д	0,31	1,39	0,14	3,64
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (непол.)	8,87	10,83	3,22	5,33	0,78	1,25	2,34	1,21	0,71	0,93	н/д	0,08	0,24	0,41	1,03
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (покатники)	0,47	1,27	1,88	0,04	0,76	0,60	1,23	0,97	0,08	0,25	н/д	0,41	1,80	0,61	0,38
Все лососи	484,08	263,37	237,92	393,99	68,56	333,45	147,03	274,19	286,63	176,13	н/д	33,61	344,15	88,91	501,08
Площадь, тыс. км ²	203,96	203,96	203,96	203,96	203,96	203,96	203,96	181,63	177,15	166,72	—	32,60	85,40	110,0	154,0

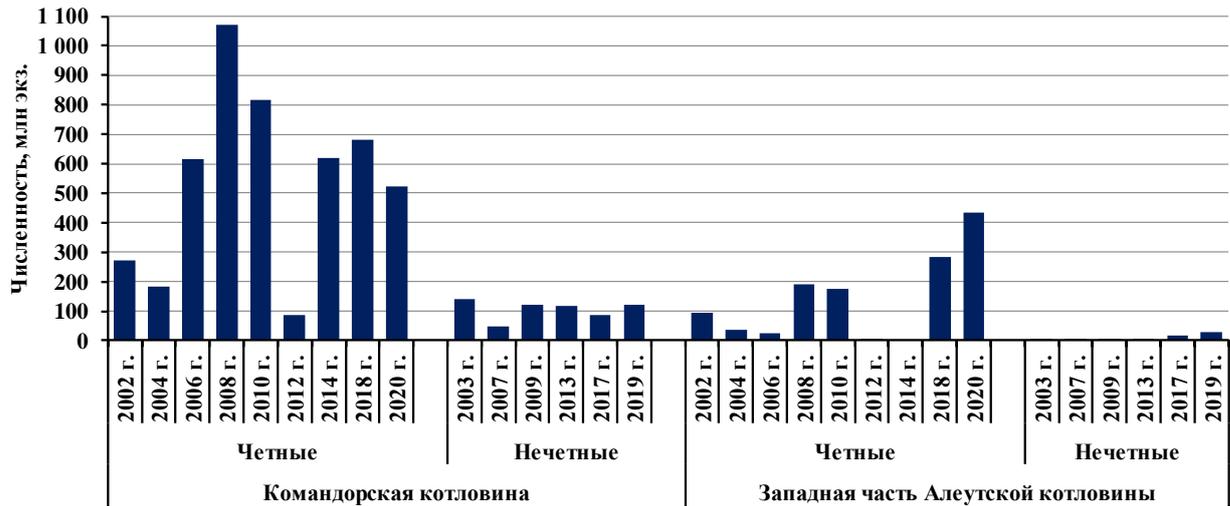


Рис. 5.5. Межгодовая динамика численности (млн экз.) горбуши в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря осенью 2002–2020 гг. по данных траловых съемок (Старовойтов, 2017; Старовойтов и др., 2018, 2019, 2020; Найденко и др., 2020)

Однако среди лососей, а часто и в составе nekтона верхней эпипелагиали рассматриваемых районов, летом и осенью по биомассе преобладают кета и нерка (см. рис. 5.1–5.3), что отмечается во многих исследованиях (Радченко, 1994; Радченко и др., 1995; Старовойтов, 2003а; Глебов и др., 2004, 2006, 2007; Глебов, 2007а–в; Шунтова, Темных, 2008а, 2011а; Старовойтов и др., 2018, 2019).

В российской части моря происходит наложение областей распространения многих азиатских и американских стад кеты (Шунтов, Темных, 2008а, 2011а). Соответственно, межгодовая динамика обилия кеты в западной части Берингова моря обусловлена численностью и биомассой разных размерно-возрастных групп различных стад, а количественное распределение определяется сроками подходов в период ее преданадромных и нагульных миграций.

Среднемноголетний вылов кеты на азиатском и американском побережьях в последние два десятилетия составляет около 316 тыс. т в год, что превышает вылов 1980-х гг. в 1,4 раза (статистические данные НПАФК: NPAFC Statistics: Pacific Salmonid Catch and Hatchery Release Data <https://npafc.org/statistics/>). В определенной степени увеличение обилия кеты связано с ее крупномасштабным искусственным воспроизводством. Соответственно, в последние десятилетия в российских водах Берингова моря кеты стало нагуливаться больше по сравнению с 1980- и 1990-ми гг. (Temnykh et al., 2004а, b; Шунтов, Темных, 2011а). Однако в

последние годы отмечают изменение численности подходов (и соответственно вылова) этого вида лососей в некоторых районах как азиатского, так и американского побережий, что связывают с наблюдаемым потеплением климата.

В северной части ареала кеты, где располагаются в основном природные популяции, состояние запасов изменялось незначительно, а в южной части, в местах интенсивного искусственного воспроизводства, ситуация с возвратами стала ухудшаться. Кроме этого, на обоих побережьях в 2017–2018 гг. в возвратах кеты отмечали увеличение доли младших возрастных групп, т.е. рано созревших рыб. В целом же общий вылов кеты начиная с 2016 г. снизился (рис. 5.6).

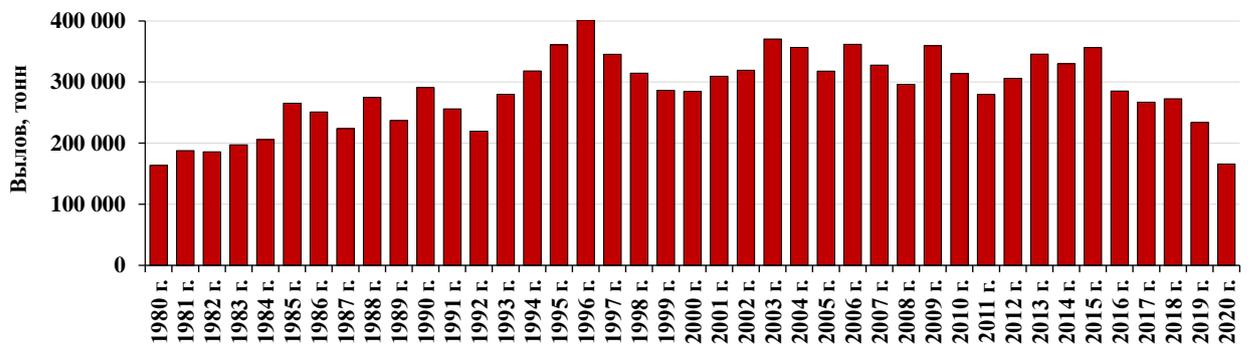


Рис. 5.6. Вылов (т) кеты на азиатском и американском побережьях в 1980–2020 гг. (данные НПАФК: NPAFC Statistics: Pacific Salmonid Catch and Hatchery Release Data <https://npafc.org/statistics/>)

На азиатском побережье в высокобореальных (североохотоморских и западноберинговоморских) районах подходы этого вида лососей в 2017 и 2018 гг. возросли. В частности, в Беринговом море, в Анадырском заливе и на Чукотке подходы анадырской кеты в 2017 г. были на 18 % больше среднемноголетних, а в 2018 г. фактическая численность производителей на треть превысила среднемноголетний уровень (Голубь, Голубь, 2017; Голубь и др., 2018). Но в последующие 2019–2020 гг. возврат рыб был низким за счет низкой доли рыб от нереста 2016 г. (Голубь и др., 2019; Голубь, Голубь, 2020). Предполагают (Голубь, Голубь, 2016, 2017), что это связано с сильными дождевыми паводками во время ската молоди в октябре 2016 г., которые были самыми мощными за последние 25 лет не только на корякском побережье, но и по всей Чукотке. Однако численность анадырской кеты не столь высока, чтобы это обстоятельство внесло значительные изменения в динамику общего обилия кеты, проходящей через воды западной части Берингова

моря в летне-осенний период, поскольку летом основу уловов кеты составляют не только половозрелые рыбы, идущие на нерест, а главным образом неполовозрелые рыбы разных возрастов, нагуливающиеся в данном регионе.

В 2003–2015 гг. биомасса кеты, учтенной на акватории двух глубоководных котловин и наваринского района, изменялась от 70 до 534 тыс. т (составив в среднем 227 тыс. т). К сожалению, отсутствие исследований летом 2016–2020 гг. не позволяет судить, насколько изменилась биомасса кеты летом в данном районе в последние годы. В период проведения осенних съемок (без учета 2014, 2017–2020 гг., когда западная часть Алеутской котловины обследовалась неполностью, а исследования в наваринском районе не проводили) биомасса кеты оценивалась от 90 до 328 тыс. т (составляя в среднем 205 тыс. т). Судить по изменению обилия кеты можно по данным учетных съемок, проведенных в Командорской котловине. Осенью 2002–2014 гг. биомасса кеты (с размерами тела более 30 см) в этом глубоководном районе изменялась от 31 до 162 тыс. т, а в 2017–2020 гг. – от 20 до 40 тыс. т, т.е. в последние годы снизилась в среднем в 3 раза.

Западная глубоководная часть Берингова моря является одной из основных нагульных акваторий нерки. Основные районы воспроизводства азиатских стад нерки в Беринговом море находятся на побережье восточной Камчатки (в западноберинговоморских Карагинском и Олюторском заливах) и Чукотки (в районах Мейныпильгинской озерно-речной системы и других рек). Доля восточнокамчатской и чукотской нерки в общем вылове нерки в Дальневосточном регионе составляет в среднем 29,5 и 1,8 %. Поэтому в Беринговом море основная часть половозрелых рыб распределяется обычно в водах Командорской котловины и в меньшем количестве в районе анадырско-наваринского шельфа (Шунтов, Темных, 2011а). Неполовозрелая нерка также многочисленна в этом районе, но она более активно, особенно во второй половине лета, проникает в северную часть моря, в частности в Алеутскую котловину, наваринский, корякский и анадырский районы. Следует отметить, что в российских водах нагуливается нерка и американских стад. Масштабы подходов и перераспределения нерки по районам Берингова моря во время нагульных миграций различаются в разные годы, что отража-

ется на ее количественных оценках. Наибольшее количество нерки было учтено осенью 2002, 2006 и 2012 гг. (см. рис. 5.1–5.3), когда ее биомасса в пределах акватории исследуемых районов составила соответственно 178, 143 и 119 тыс. т (а в другие годы изменялась от 32 до 108 тыс. т). Что касается покатной молодежи, ее биомасса в осенний период в Командорской котловине находилась в пределах 0,3–2,3 тыс. т, а в западной части Алеутской котловины — 0,1–0,7 тыс. т.

Летом в западной части Алеутской котловины и корякском районе концентрируется значительная доля нагульной чавычи, которая заходит в российские воды из центральной части котловины через ее северо-восточную периферию вдоль свала глубин (Глебов, 2000, 2007б; Шунтов, Темных, 2011а). Чавыча, места воспроизводства которой находятся в пределах Камчатского края, малочисленна, а самая многочисленная популяция воспроизводится в р. Камчатка (Глебов, 2000; Бугаев и др., 2018). Значительную долю в смешанных скоплениях неполовозрелых рыб во время нагула в российских водах составляет чавыча американских стад. Как и у нерки, общее количество нагуливающейся в западной части Берингова моря чавычи зависит от численности отдельных ее поколений и размерно-возрастных групп, сроков подхода и перераспределения в пределах нагульной акватории. Основные концентрации нагуливающейся молодежи чавычи находятся в Алеутской котловине, при этом летом ее обилие выше, чем осенью. Так, летом 2003 г. биомасса чавычи в западной части Алеутской котловины оценена в 36,4 тыс. т, а в Командорской — в 4,0 тыс. т. Осенью этого же года биомасса чавычи в этих районах составила соответственно 15,6 и 3,4 тыс. т. Цифры такого же порядка получены и летом 2005 г. — 33,2 и 1,2 тыс. т в Алеутской и Командорской котловинах.

Следует отметить, что в современный период с некоторыми межгодовыми колебаниями отмечается увеличение в нерестовых подходах доли четырех- и пятилеток, имеющих более низкие размерно-весовые показатели, а также сокращение доли самок (Зикунова, 2014, 2016). Снижение биологических показателей чавычи отмечается и у ряда популяций американского побережья (Heard et al., 2007). Осенью в водах обеих котловин появляется покатная молодежь чавычи, при этом в Командорской котловине (в основном из р. Камчатка) ее численность вы-

ше, чем в западной части Алеутской котловины (из рек заливов Корфа и Олюторского). Так, биомасса покатников в 2002–2020 гг. оценивается в Командорской котловине в 0,4–1,6 тыс. т, а в западной части Алеутской — всего в 0,1–0,4 тыс. т.

Основными местами воспроизводства восточнокамчатского кижуча являются р. Камчатка и реки Карагинского залива (Петропавловско-Командорская и Карагинская промысловые подзоны), в которых сосредоточено около 90 % запасов кижуча этого региона. Однако западноберингоморские стада данного вида имеют невысокую численность, поэтому во время анадромных миграций количество половозрелых рыб в водах Берингова моря низкое (Глебов, 2000; Шунтов, Темных, 2011а; Бугаев и др., 2018). В период исследований биомасса кижуча в Командорской и западной части Алеутской котловин летом находилась в пределах 0,1–1,3 и 0,1–1,9 тыс. т, а осенью — 0,1–1,5 и 0,1–2,1 тыс. т. Биомасса покатной молоди кижуча в этих районах осенью оценена в 0,9–3,2 и 0,1–2,9 тыс. т.

Минтай. Значительную роль в структуре нектонных сообществ Берингова моря имеет минтай. Динамика обилия этого вида в западной части моря зависит, во-первых, от численности (и биомассы) восточноберингоморской популяции и её количественного перераспределения во время нагульных миграций вдоль нижнего шельфа и свала глубин от п-ова Аляска до наваринского района, во-вторых, от биомассы и распределения минтая западноберингоморской и других популяций (Шунтов и др., 1993а; Николаев, Степаненко, 2001; Степаненко, 2001, 2003; Грицай, Степаненко, 2003; Степаненко, Николаев, 2004; Степаненко, Грицай, 2013; Шунтов, 2016б).

В юго-западной части моря, в Карагинском и Олюторском заливах, находится репродуктивный ареал западноберингоморской популяции (Балыкин, 1990; Антонов, 1991, 2011; Буслов, 2008). Основные концентрации минтая этой популяции (главным образом двух- и трехлетки) традиционно находятся на внешней кромке шельфа в районе олюторского свала глубин (глубины 100–150 м), часть из которых при высокой численности распространяется в глубоководную часть моря (Шунтов и др., 1993а). В южной части Командорской котловины многочисленными бывают и сеголетки минтая, выносимые течением с шельфа Кара-

гинского залива. Так, в 2002 г. в районе олюторского свала глубин биомасса минтая составила 197 тыс. т, в то же время в Командорской котловине было учтено 0,38 тыс. т сеголеток минтая, основные уловы которых находились в южной части котловины и были вынесены из Карагинского залива. Однако с 1990-х гг. ресурсы западноберингоморской популяции находятся на низком уровне (Буслов, 2008; Антонов, 2011), поэтому распространение сеголеток и молоди минтая в глубоководные районы стало незначительным. В период с 2002 по 2018 г. биомасса минтая, учтенная в верхнем слое эпипелагиали Командорской котловины, изменялась от 0,11 до 1,16 тыс. т летом и от 0,01 до 21,76 тыс. т осенью (см. рис. 5.1, а, 5.2, а).

В северо-западной части Берингова моря в период нагула формируются смешанные скопления минтая, состоящие из преимущественно восточноберингоморской популяции и небольшого количества особей местного происхождения. В верхней эпипелагиали нагуливаются главным образом сеголетки, двух- и трехлетки минтая. Их основные скопления находятся на шельфе Анадырского залива и наваринского района. В 2002–2020 гг. в пределах анадырского шельфа самую высокую биомассу сеголеток минтая за счет их выноса и миграций из районов воспроизводства в восточной части моря отмечали осенью 2002 и 2003 гг. — соответственно 243 и 659 тыс. т при высоком общем уровне запаса минтая (рис. 5.7). В наваринском районе биомасса минтая в эти годы составила 4 и 169 тыс. т.

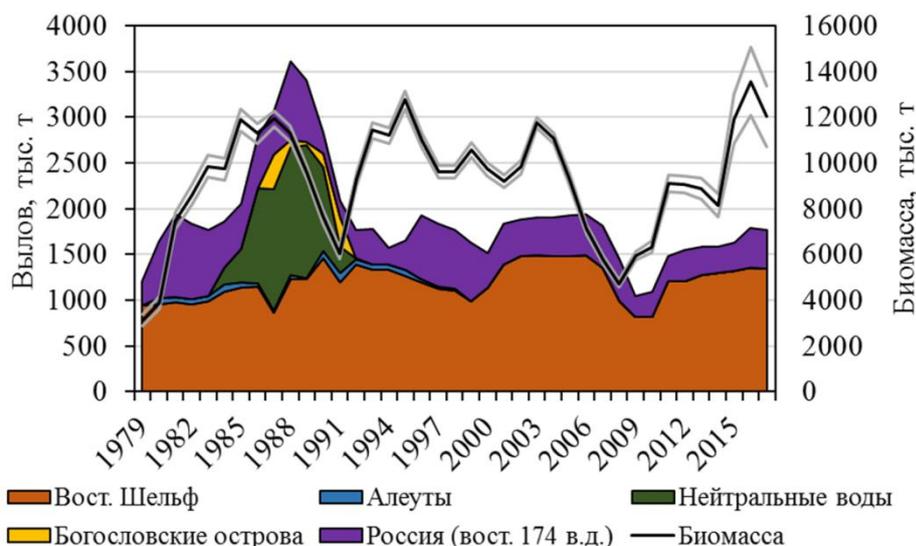


Рис. 5.7. Вылов и биомасса восточноберингоморского минтая (возраст 3+) (по данным: Ianelli et al., 2017; Путинный прогноз..., 2019, 2020)

Следующие высокоурожайные поколения минтая появились в 2006 и 2008 гг., первое из них вступило в нерестовую и промысловую часть популяции в 2010 г., в последующие 2012 и 2017 гг. также отмечали уровень поколений выше среднего. Это свидетельствует о том, что период снижения общей численности восточноберингоморского минтая завершился (Stepanenko, Gritsay, 2014; Степаненко, Грицай, 2016, 2018). Так, летом 2015 г. в верхней эпипелагиали наваринского района отмечали относительно высокую биомассу минтая — 194 тыс. т (см. рис. 5.3). Тем не менее распространение сеголеток и молоди минтая в глубоководную часть моря остается незначительным, а биомасса сеголеток и молоди минтая, учтенная в верхнем слое эпипелагиали западной части Алеутской котловины, низкой, составляя летом 0,01–2,26 тыс. т и осенью — 0,02–3,94 тыс. т.

Таким образом, наиболее высокий уровень обилия минтая отмечали в 1980-х и начале 1990-х гг., когда этот вид абсолютно доминировал в эпипелагиали большинства районов Берингова моря, а его молодь отмечалась и в верхних слоях (Шунтов, Свиридов, 2005; Шунтов, 2016б). В 2002–2020 гг. минтай в нектонных сообществах верхнего слоя эпипелагиали в западной части моря имел заметную долю лишь в отдельные годы и в основном в наваринском районе (см. рис. 5.1–5.3).

Сельдь. В западной части Берингова моря сельдь представлена мигрирующим корфо-карагинским стадом и локальными местными популяциями. Также в российских водах нагуливается сельдь из восточной части моря, распространяясь над свалом глубин и на шельфе северных районов и акватории Алеутской котловины. Установлено, что в летне-осенний период при высокой численности взрослая сельдь Карагинского залива достигает коряжского и наваринского районов, а сеголетки выносятся в Командорскую котловину (Качина, 1981; Науменко, 2001; Шунтов, 2016а). Так, в осенний период 2009 г. основные уловы сеголеток находились в Командорской котловине (рис. 5.8, а), где их биомасса была оценена в 87 тыс. т, а взрослой сельди — в районе наваринского шельфа, где ее было учтено 116 тыс. т (рис. 5.8, б).

В 2010 г. максимальные уловы (647–811 экз./км²) взрослой сельди находились ближе к коряжскому свалу глубин, но также наблюдали и ее обширное рас-

пространение южнее мыса Наварин по акватории западной части Алеутской котловины, где ее биомасса составила 34 тыс. т (рис. 5.8, в). О масштабах обилия и количественного распределения сельди в 2010 г. можно судить по данным специализированной съемки, во время проведения которой горизонты тралений выбирались с учетом эхозаписей. По результатам этих исследований биомасса сельди только на шельфе анадырско-наваринского района была оценена в 673 тыс. т (Шунтов, 2016а).

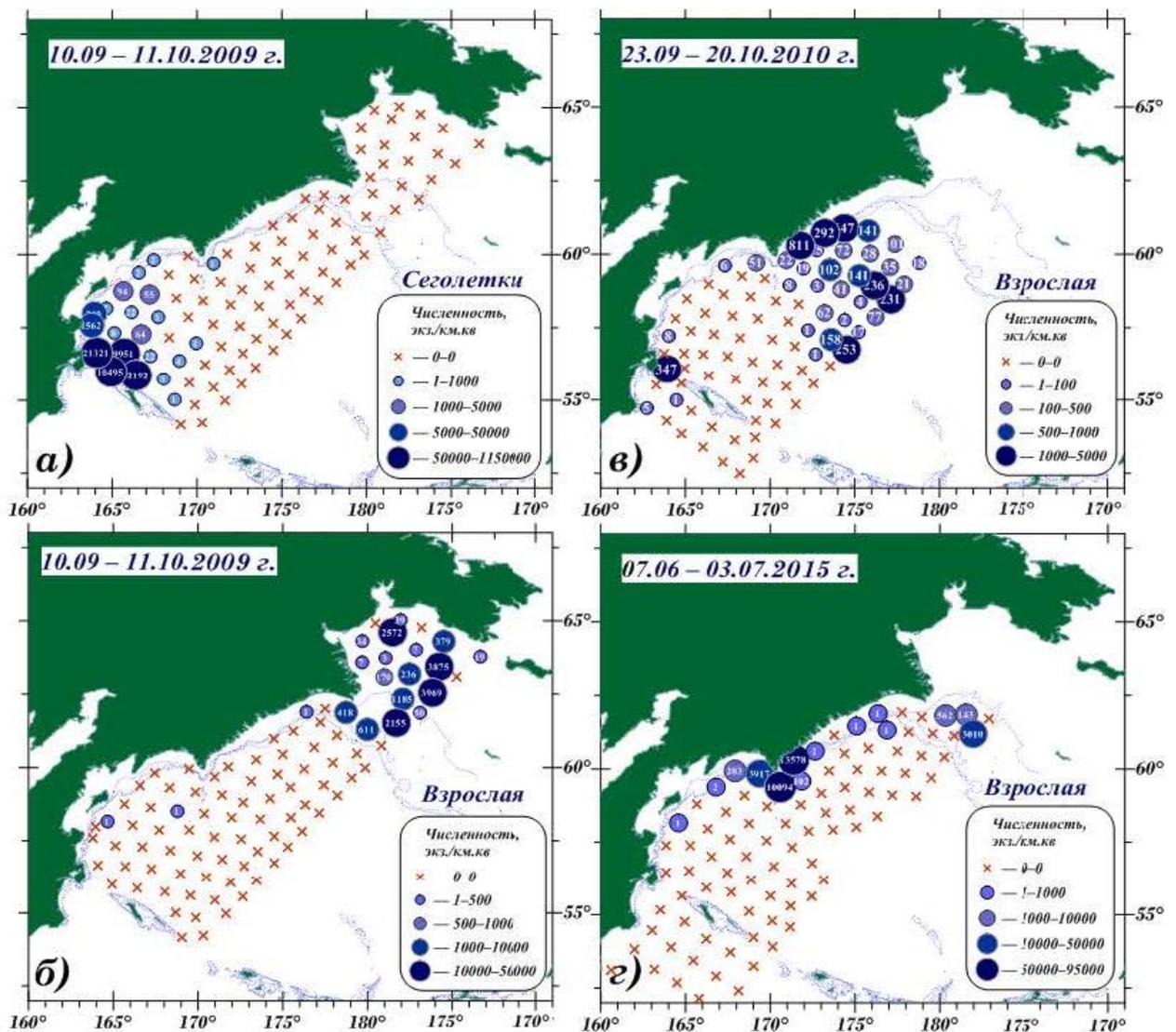


Рис. 5.8. Пространственное распределение тихоокеанской сельди в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря 10.09–11.10.2009 г. (*а* — сеголетки сельди, *б* — взрослая сельдь), 23.09–20.10.2010 г. (*в*) и 07.06–03.07.2015 г. (*г*). Цифры в центре — улов, экз./час траления, изолинии — температура на поверхности

По имеющимся летним наблюдениям повышенная биомасса сельди отмечалась в 2011, 2013 и 2015 гг. в Командорской котловине и в 2015 г. в западной час-

ти Алеутской котловины и наваринском районе (см. рис. 5.1, а, в, 5.3). В 2015 г. самые плотные концентрации численности и биомассы сельди располагались в районах вокруг мыса Олюторского и у мыса Наварин (рис. 5.8, г), что, вероятно, подразумевает под собой различный популяционный статус рыб в этих скоплениях. Широкое распространение и присутствие сельди в верхней эпипелагиали глубоководных котловин указывают на рост ее численности и биомассы в последние годы.

Мойва (Mallotus villosus). Довольно изменчивым элементом нектонных сообществ западной части Берингова моря является мойва: за 1–2 года её доля в уловах может изменяться на два порядка (Балыкин, 2006). Этот вид, как и сельдь, непрерывно распределяется в северной шельфовой части моря — от азиатских до американских берегов. В Анадырском заливе и наваринском районе нагульные акватории азиатских и американских стад мойвы перекрываются (Шунтов, 2016а). В период исследований максимальные концентрации мойвы чаще всего располагались в районах корякского шельфа, Олюторского залива, на свалах глубин (например, в 2007 г., рис. 5.9, а) и в пределах материкового склона у мыса Наварин и в Анадырском заливе (например, в 2009 г., рис. 5.9, б), а в открытой части моря она почти не встречалась.

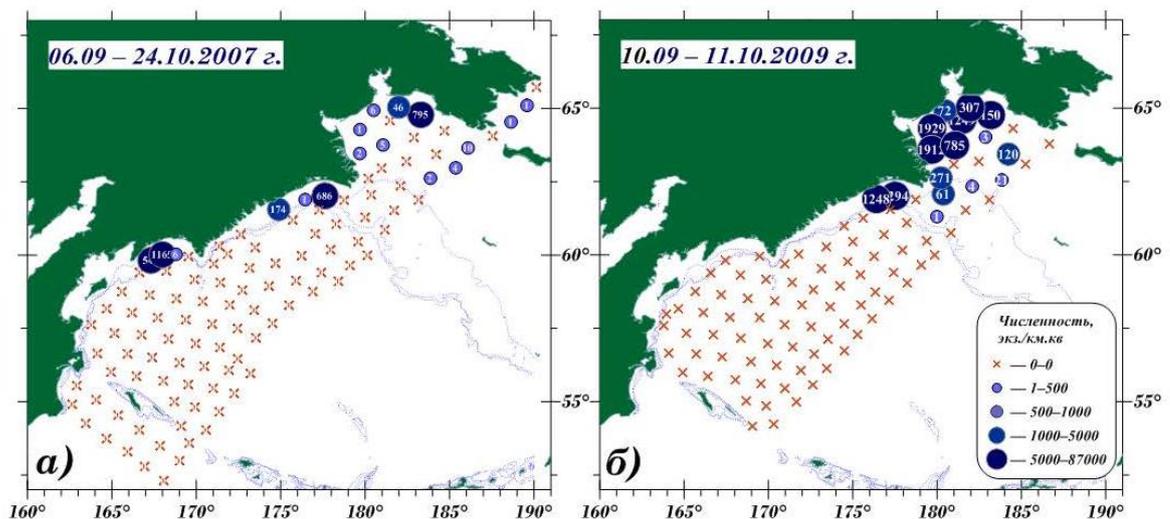


Рис. 5.9. Пространственное распределение (экз./км²) мойвы в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря 06.09–24.10.2007 г. (а) и 10.09–11.10.2009 г. (б)

Поэтому в глубоководных районах биомасса мойвы была очень низкой, и только летом 2005 г. в Командорской котловине ее было учтено 2,1 тыс. т, глав-

ным образом на участках, примыкающих к Олюторскому заливу. В наваринском районе осенью ее биомасса в верхней эпипелагиали была наиболее заметной в 2003 и 2009 гг. — соответственно 9,8 и 2,6 тыс. т.

Трехиглая колюшка. Представитель колюшкообразных в беринговоморских районах в некоторые годы имеет высокую численность и биомассу (Черешнев и др., 2002). В 2002–2020 гг. биомасса колюшки (с коэффициентом уловистости трала 0,5) летом в Командорской котловине не превышала 0,09 тыс. т, в то время как осенью этот вид образовывал довольно плотные скопления (рис. 5.10). Высокое обилие колюшки в Командорской котловине отмечали осенью 2006, 2008, 2012–2014 и 2017–2020 гг. В эти годы ее учетная биомасса варьировала от 6,1 до 24,9 тыс. т (см. рис. 5.2, а, 5.11).

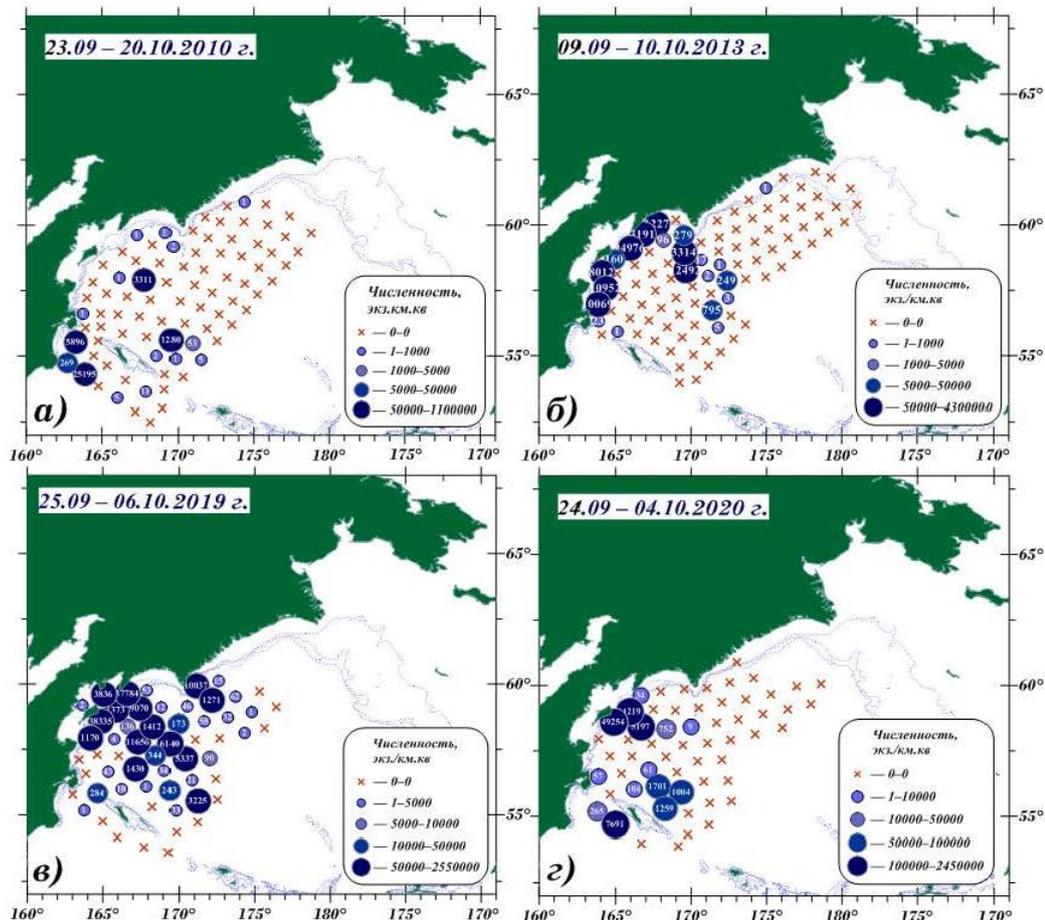


Рис. 5.10. Распределение (экз./км²) трехиглой колюшки в верхней эпипелагиали Берингова моря осенью 2010 (а), 2013 (б), 2019 (в) и 2020 (г) гг.

Этот вид распространяется главным образом на акваториях, прилегающих к присваловым участкам Карагинского залива, южнее о. Карагинского и в водах

Командорской котловины (см. рис. 5.10). На акватории западной части Алеутской котловины колюшка встречается в основном только на южной периферии района на границе с Командорской котловиной. Биомасса рыб в этой котловине обычно низкая, и только в 2009 и 2019 гг. обилие этого вида достигало заметной величины — соответственно 2,1 и 4,1 тыс. т (см. рис. 5.2, в).



Рис. 5.11. Биомасса (тыс. т) трехиглой колюшки в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин Берингова моря осенью 2002–2020 гг. (по данным траловых ловов с коэффициентом уловистости трала 0,5)

Северный одноперый терпуг. В летне-осенний период в западной части Берингова моря довольно значительным бывает обилие северного терпуга, главным образом его молоди. Северный одноперый терпуг относится к элиторальным видам (Федоров, Парин, 1998; Балыкин, Токранов, 2010). На ранних этапах жизненного цикла терпуг обитает в пелагиали, включая отдалённые от берегов глубоководные районы (Золотов, 1984; Мельников, Ефимкин, 2003). При этом нерестилища этого вида располагаются от зал. Аляска до вод центральных Курильских островов, с центрами воспроизводства вдоль северных Курильских, Командорских и Алеутских островов (Золотов, 1984, 2010; Фадеев, 1984). В период исследований наиболее высокие уловы сеголеток терпуга были отмечены в глубоководных районах и вдоль линии разделения экономических зон России и США (рис. 5.12).

Такое распределение терпуга связывают с его распространением от Алеутских островов с тихоокеанскими водами, приносимыми в западную часть моря через прол. Ближний ветвью Аляскинского течения (Золотов, 2010; Золотов и др., 2015). В небольших количествах сеголетки встречались в уловах вдоль границы шельфа от Камчатского пролива до Анадырского залива.

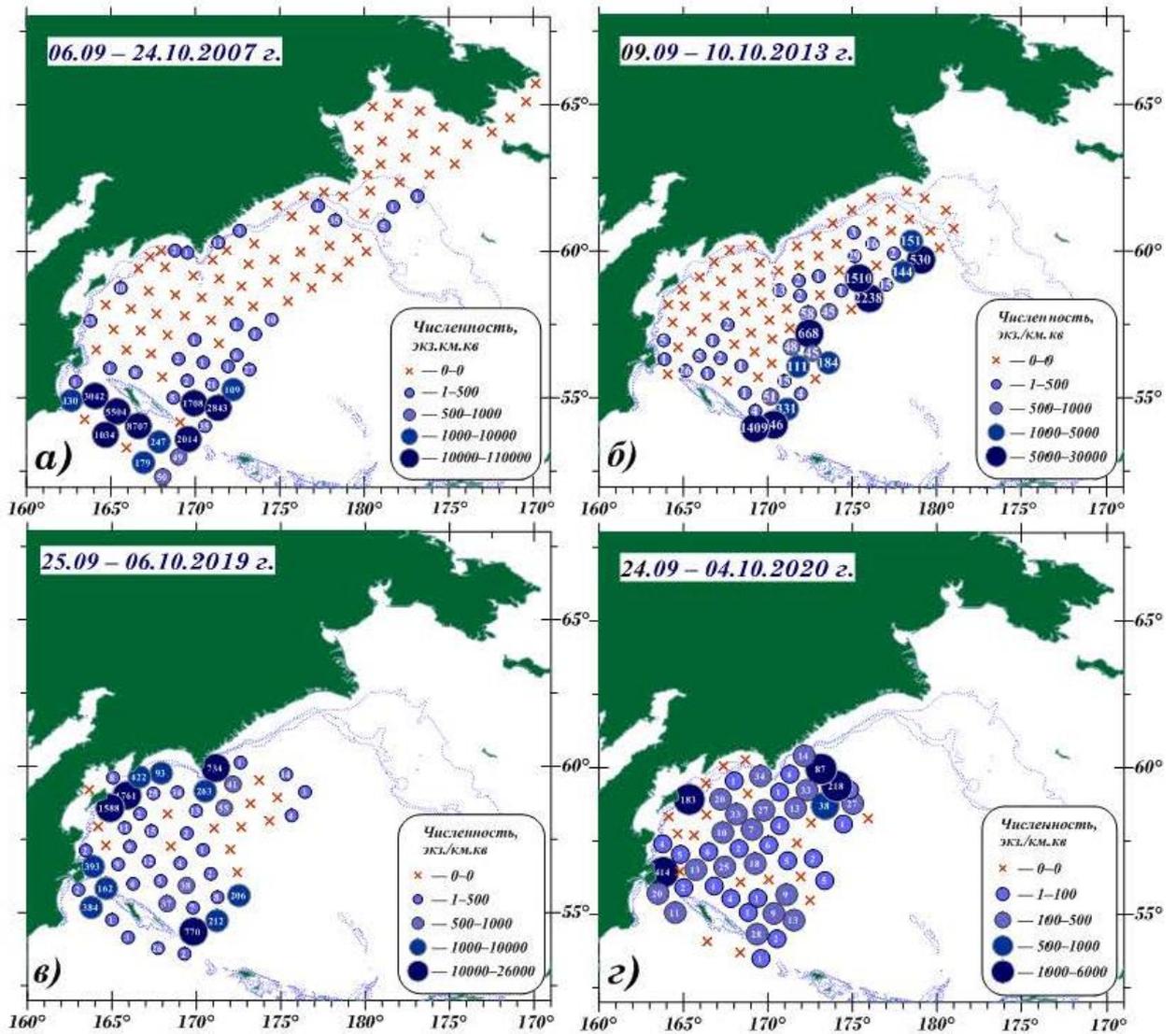


Рис. 5.12. Распределение (экз./км²) сеголеток северного одноперого терпуга в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря и тихоокеанских вод Камчатки осенью 2007 (а), 2013 (б), 2019 (в) и 2020 гг. (г)

По данным летних исследований биомасса терпуга в Командорской и западной части Алеутской котловин не превышала 2,1 тыс. т, кроме 2003 г., когда в российской части Алеутской котловины учли 119 тыс. т его сеголеток (см. рис. 5.1, а, в). Осенью самую высокую биомассу терпуга в Командорской и западной части Алеутской котловин отмечали в 2002 г. — соответственно 132 и 149 тыс. т (см. рис. 5.2, а, в). В последующие годы биомасса терпуга в этих районах изменялась от 2,0 до 54,0 и 0,1 до 17,0 тыс. т. Такая межгодовая динамика обилия молоди терпуга связана не только с урожайностью поколений 2002 и 2003 гг., но и с разной интенсивностью и направлением миграционных процессов и характером дислокации сеголеток терпуга в российской экономической зоне. В большинстве

случаев, например в 2007 г., значительная часть терпуга находилась южнее районов исследований, в тихоокеанских водах Командорских и Алеутских островов (см. рис. 5.12, а), поэтому в районах исследований биомасса этого вида была невысокой. В 2013 г. сеголетки распределялись ближе к границе ИЭЗ РФ, а в 2019 и 2020 гг. — по всей акватории Командорской котловины (рис. 5.12, б–г).

Мезопелагические рыбы. Группа интерзональных мезопелагических мигрантов семейств Microstomiidae (серебрянка и охотский батияг), Notosudidae (скопелозавр Харри), Paralepididae (лестидиопс Рингенса), Mucrophidae (светлоперый лампаникт, диафтета и тарлетонбиния) во время проведения эпипелагических съемок доступна для учетов только в ночное время. Однако в летне-осенний период продолжительность светового дня в Беринговом море увеличивается, в результате чего интенсивность вертикальных миграций практически у всех отмеченных видов снижается. Из-за ограниченных миграций мезопелагических рыб в верхнюю эпипелагиаль их обилие в этом слое в период исследований было невысоким, хотя в отдельные годы, например в 2002, 2006 и 2018, проникновение мезопелагических мигрантов в верхние слои было значительным (см. рис. 5.1–5.3).

Кальмары. Другой массовой группой nekтона, имеющей немаловажное значение в трофической структуре сообществ верхней эпипелагиали, особенно в глубоководных районах, являются головоногие моллюски, среди которых доминирует северный кальмар. Данный вид встречается в широком диапазоне глубин, но в темное время суток наиболее высокие его концентрации отмечены в верхнем слое эпипелагиали (Зуев и др., 2007). Кроме того, летом и осенью в поверхностных слоях появляется большое количество молоди северного и других видов кальмаров. Интенсивность вертикальных миграций, а также успешность и сроки нереста головоногих моллюсков в значительной мере определяют сезонные и межгодовые изменения их обилия в верхних слоях эпипелагиали. Обилие северного кальмара летом в Командорской котловине изменялось от 16 до 212 тыс. т, а осенью — от 21 до 186 тыс. т (рис. 5.1, а, 5.2, а). В западной части Алеутской котловины биомасса была немного ниже, изменяясь в пределах от 1 до 147 тыс. т летом и от 7 до 74 тыс. т осенью (рис. 5.1, в, 5.2, в). В наваринском районе биомасса кальмаров была низкой (рис. 5.1, д, 5.3).

Сезонная динамика. Наиболее полные данные о сезонной динамике структурных характеристик сообществ разных районов моря получены в основном для летнего и осеннего периодов. Результаты комплексных экспедиций, проводимых ТИНРО начиная с 1982 г., показали, что обилие нектона от лета к осени в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря увеличивается в некоторых районах в несколько раз (Нектон..., 2006; Шунтов, 2016а) (рис. 5.13). Соответственно, по видовому составу и устойчивости концентраций нектона в сезонном аспекте разные берингоморские районы неоднозначны. Наиболее выраженная сезонная динамика в сторону увеличения обилия рыб отмечается в прибрежных, надшельфовых районах и на свале глубин.

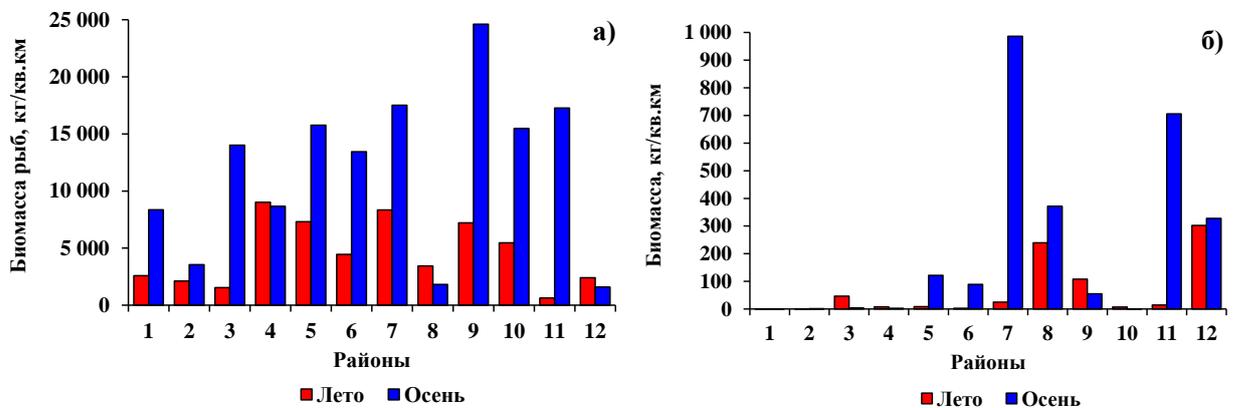


Рис. 5.13. Сезонная динамика обилия рыб (а) и головоногих моллюсков (б) в верхней эпипелагиали различных районов западной части Берингова моря по данным 1982–2004 гг. (Нектон ..., 2006). Названия районов приведены на рис. 1.1

Биомасса ихтиофауны в глубоководных Командорской и западной части Алеутской котловин (соответственно районы 8 и 12 на рис. 5.13, а), напротив, осенью уменьшается, что обусловлено в первую очередь миграциями и перераспределением массовых видов рыб (Нектон..., 2006; Шунтов, 2016а). В то же время в глубоководных котловинах и смежных с ними районах свала глубин в осенний период значительно увеличивается обилие головоногих моллюсков (рис. 5.13, б).

В динамике видового состава и обилия нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в зависимости от сроков миграций массовых видов рыб и кальмаров выделены три периода: с I декады июня по II декаду июля — раннелетний; с III декады июля по II декаду сентября — летний и с III декады сентября по октябрь — осенний (Сомов, 2017). В эти периоды в разных районах отмечается определенный количественный состав нектона.

Глубоководные районы. В раннелетний период (в июне — начале июля) в глубоководной части моря в составе nektonного сообщества верхнего слоя эпипелагиали доминируют главным образом тихоокеанские лососи (рис. 5.14). Через центральные глубоководные котловины Берингова моря по разным направлениям к восточному побережью Камчатки и в корякско-анадырский район проходит значительное количество анадромной горбуши, а также начинает подходить разновозрастная (в большей степени крупная половозрелая) кета (Радченко и др., 1995; Старовойтов, 2003а, б; Заволокина, 2007; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; Шунтов, 2016а). Средняя за 2002–2020 гг. биомасса горбуши в верхней эпипелагиали Командорской и западной части Алеутской котловин составила 175 и 133 кг/км², а биомасса кеты была выше — соответственно 227 и 393 кг/км².

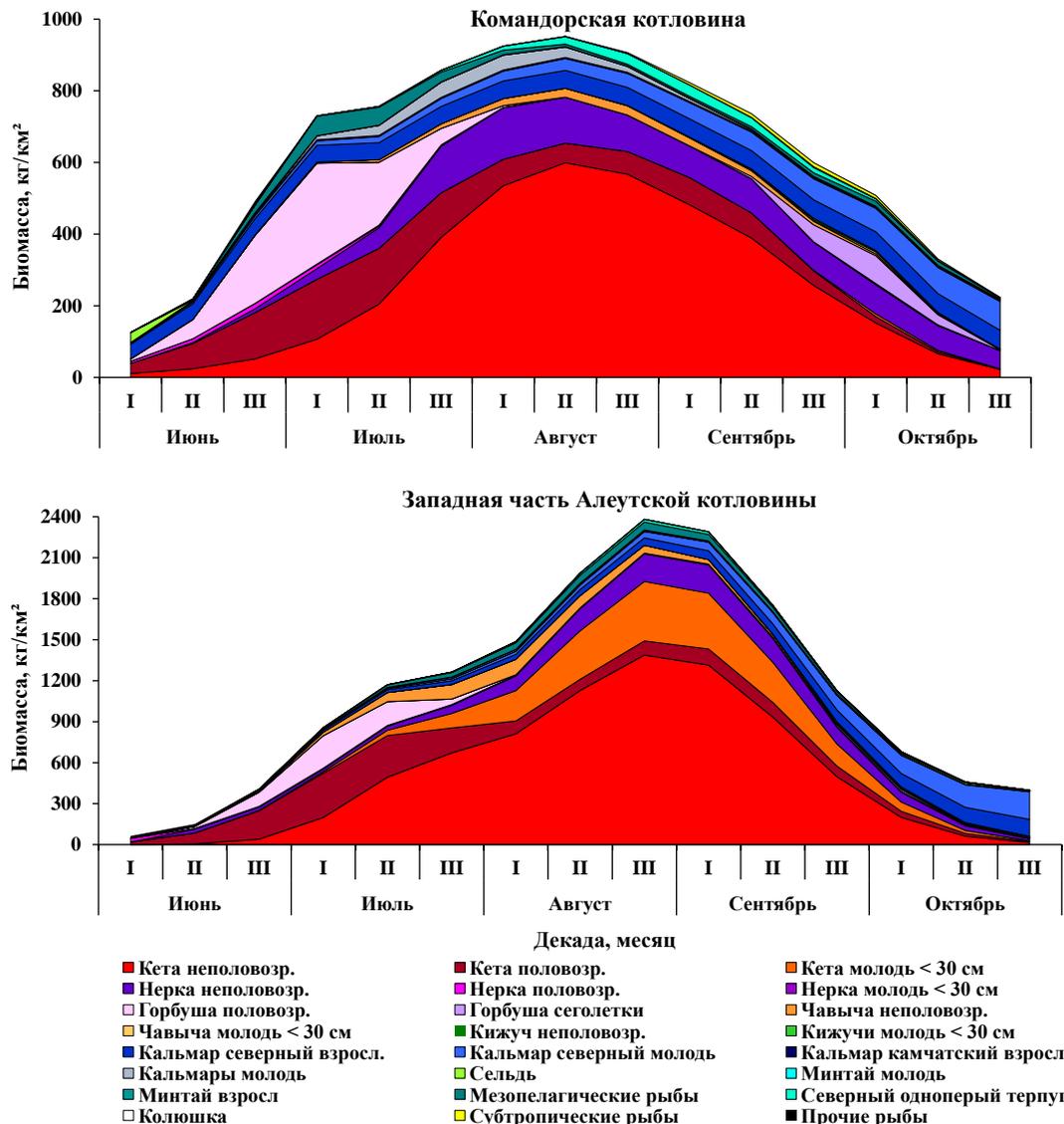


Рис. 5.14. Подекадная динамика обилия (кг/км²) рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали глубоководных районов западной части Берингова моря (Найденко, Сомов, 2019)

Среди разноразмерной кеты преобладают крупные рыбы (с длиной тела $AC > 50$ см) (рис. 5.14). Среднемноголетняя доля крупных половозрелых и неполовозрелых рыб от всей учтенной в этот период кеты составила 54 и 30 % и 55 и 22 % соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловинах, а рыб с длиной тела 40–50 см — 13 и 11 %. В пространственном распределении доля неполовозрелой кеты обычно выше в открытых водах, доля же половозрелых рыб увеличивается по мере продвижения к районам воспроизводства. Мелкая кета (с длиной тела 30–40 см) подходит на нагул в глубоководные котловины позже, поэтому ее численность в раннелетний период, особенно в западной части Алеутской котловины, низкая (рис. 5.15).

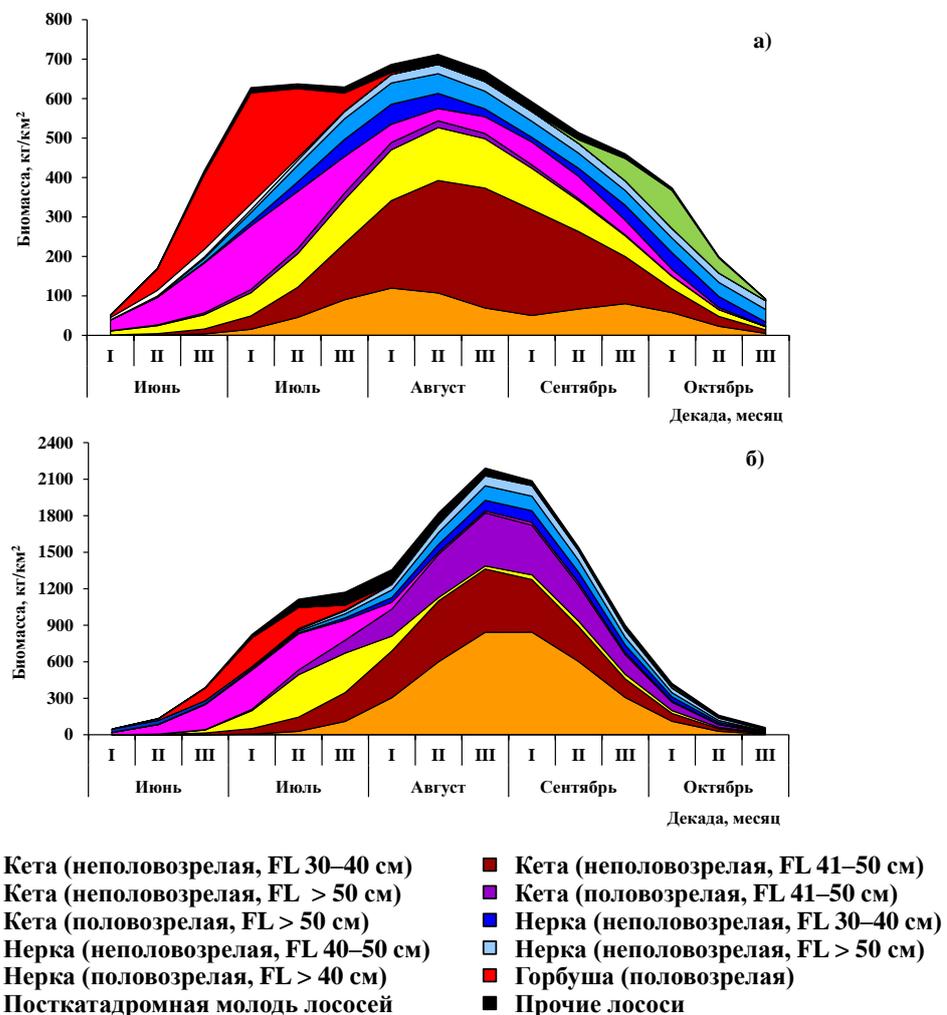


Рис. 5.15. Подекадная динамика обилия (кг/км²) разных размерных групп лососей в верхней эпипелагиали Командорской (а) и западной части Алеутской (б) котловин (Найденко, Сомов, 2019)

В начале июня начинаются массовые миграции на нагул чавычи, но этот вид, как и кижуч, является малочисленным и, соответственно, имеет низкую

удельную биомассу и долю в нектоне. В целом наиболее высокая концентрация лососей в раннелетний период отмечается в водах западной части Алеутской котловины (рис. 5.16).

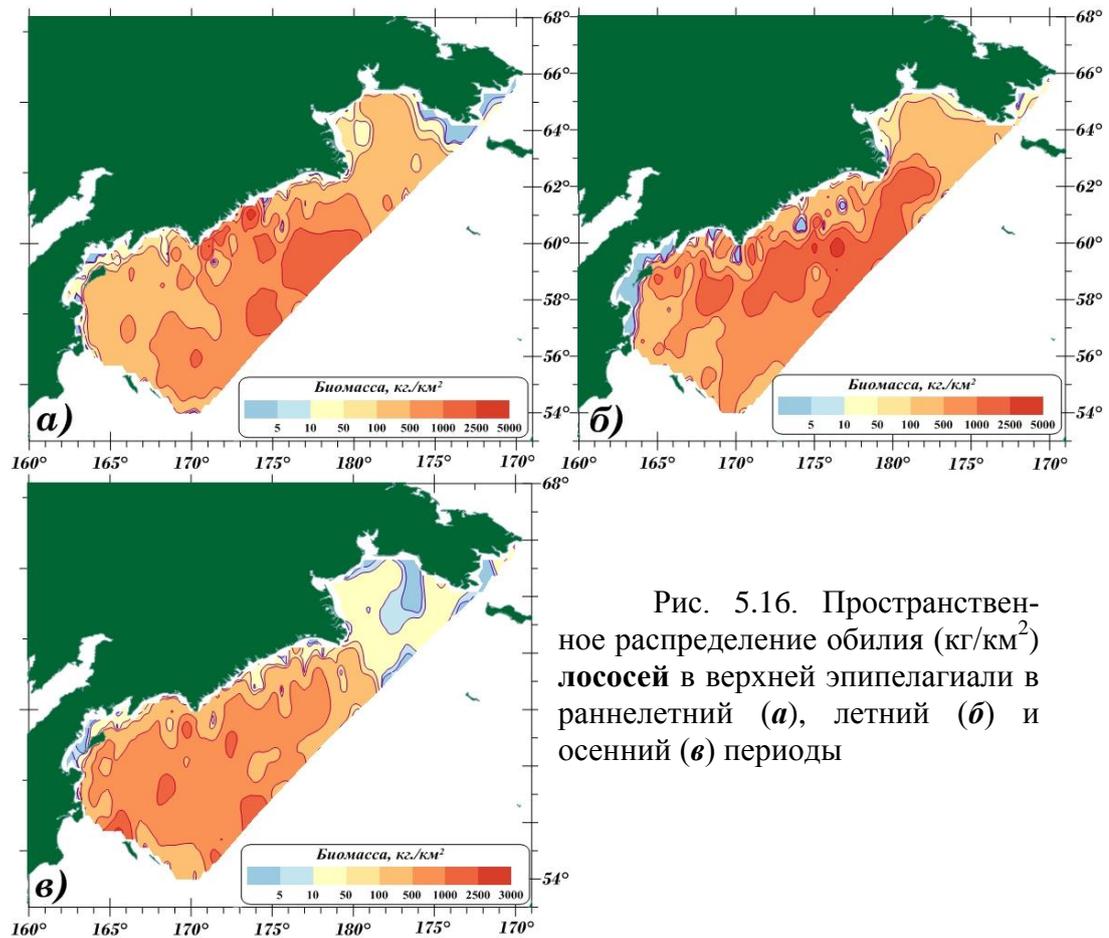


Рис. 5.16. Пространственное распределение обилия (кг/км²) лососей в верхней эпипелагиали в раннелетний (а), летний (б) и осенний (в) периоды

Доля остальных видов и групп нектона в раннелетний период невысокая. Сельдь в начале лета в заметном количестве встречается только в западной части Командорской котловины. Среднегодовалая биомасса кальмаров, в основном северного и молоди разных видов сем. *Gonatidae*, оценивается в 71 кг/км². При этом их основные концентрации обычно сосредоточены в Командорской и юго-западной части Алеутской котловин (рис. 5.17). Доля мезопелагических рыб составляет в этих районах соответственно всего 6 и 1 % общей биомассы нектона (рис. 5.18).

Летний сезон. С развитием летнего сезона биомасса нектона в верхней эпипелагиали увеличивается: в среднегодовалом аспекте в Командорской котловине — в 1,6 раза, а в западной части Алеутской — почти в три раза. Это обусловлено главным образом подходом нагульной кеты (в возрасте от одного морского года и стар-

ше), а также нерки и чавычи (Радченко, 1994; Глебов, 2000, 2007а, б; Старовойтов, 2002; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а). В июле-августе возрастает также встречаемость половозрелого кижуча (Глебов и др., 2007; Шунтов, Темных, 2011а).

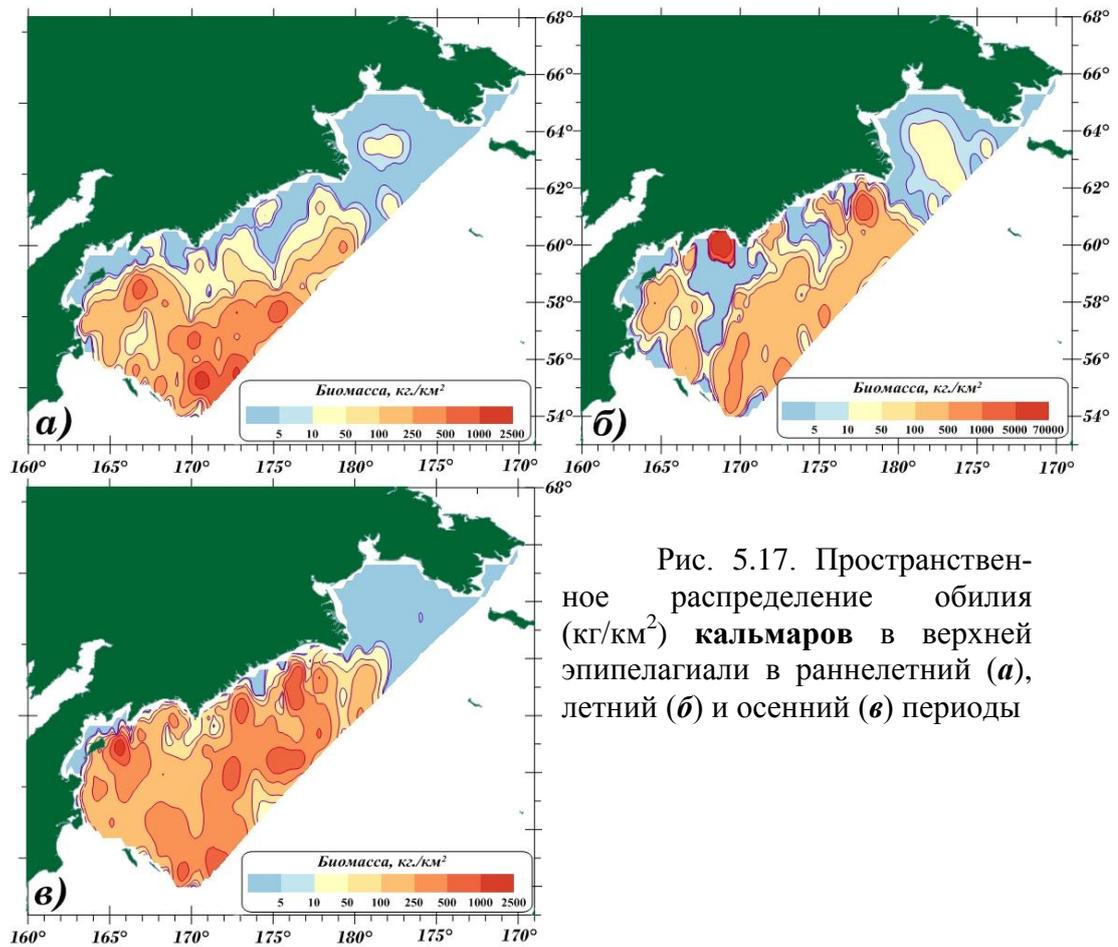


Рис. 5.17. Пространственное распределение обилия ($\text{кг}/\text{км}^2$) кальмаров в верхней эпипелагиали в раннелетний (а), летний (б) и осенний (в) периоды

Среднемноголетняя биомасса неполовозрелой кеты с длиной тела 30–40 и более 40 см в Командорской котловине в июле-августе составила соответственно 84 и 350 $\text{кг}/\text{км}^2$, а в Алеутской котловине — 550 и 490 $\text{кг}/\text{км}^2$, т.е. обилие неполовозрелых рыб в этих районах по сравнению с ранним летом увеличивается соответственно в 5 и 7 раз (см. рис. 5.15). Следует отметить, что в Алеутской котловине в летний период нагуливается половозрелая кета размером 40–50 см, обилие которой достигает 304 $\text{кг}/\text{км}^2$.

Во второй половине лета в глубоководной части моря значительно возрастает количество неполовозрелой нерки (Шунтов, Темных, 2011а). Так, биомасса крупных неполовозрелых рыб летом по сравнению с ранним летом увеличивается в Командорской и западной части Алеутской котловины в 3 и 19 раз (Найденко, Сомов, 2019).

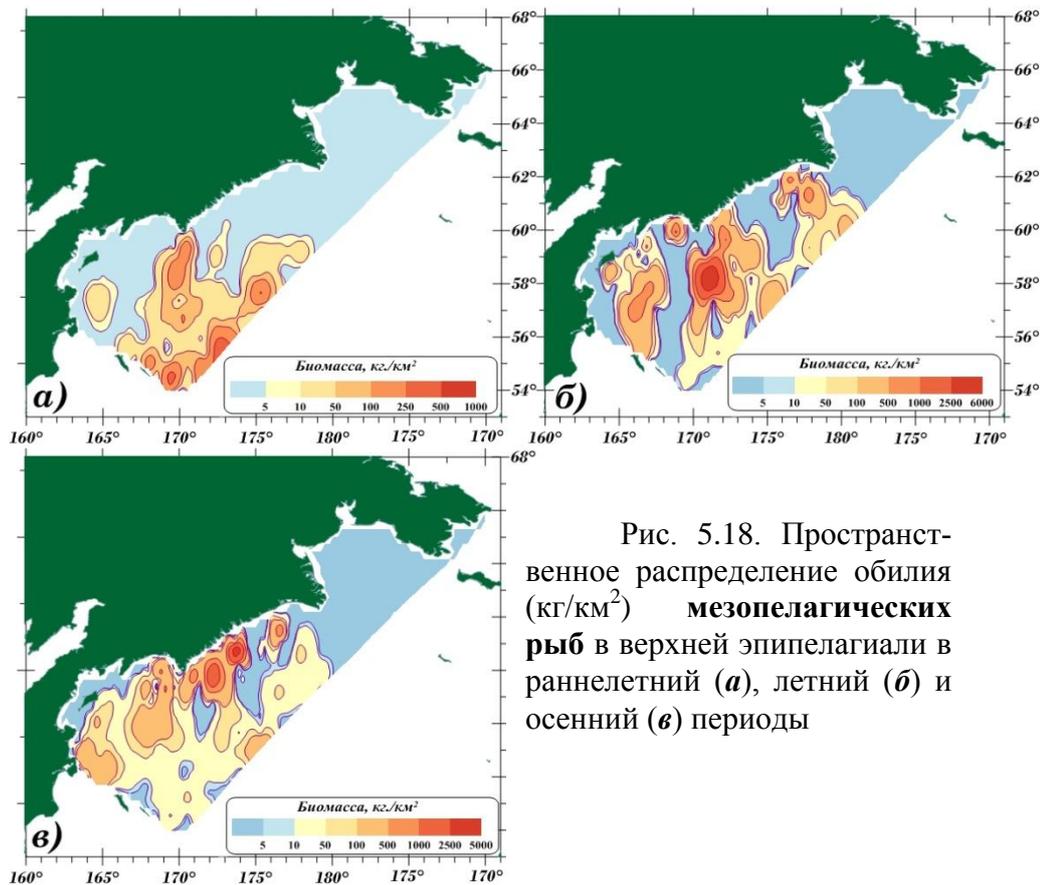


Рис. 5.18. Пространственное распределение обилия ($\text{кг}/\text{км}^2$) мезопелагических рыб в верхней эпипелагиали в раннелетний (а), летний (б) и осенний (в) периоды

С развитием летнего сезона возрастает и биомасса чавычи. Основные пути нагульных миграций неполовозрелой чавычи проходят вдоль северо-восточной периферии Алеутской котловины (Глебов, 2000, 2007б). Именно в этом районе ее обилие в июле-августе по сравнению с июнем возрастает почти в 4 раза (до $70 \text{ кг}/\text{км}^2$). В Командорской котловине в эти же месяцы биомасса чавычи (оцененная по данным траловых съемок) ниже в 3 раза. Биомасса горбуши, напротив, в обоих районах снижается, так как в основном в августе она мигрирует из глубоководной части моря в прибрежную зону и далее в реки (Шунтов, Темных 2008а, 2011а). Среднемноголетняя биомасса горбуши летом в обеих котловинах находится на одном уровне ($8,5$ и $7,3 \text{ кг}/\text{км}^2$) (Найденко, Сомов, 2019).

Сезонные изменения в составе nektonного сообщества происходят не только за счет подхода и перераспределения лососей. Летом в верхней эпипелагиали глубоководных районов появляются и другие виды рыб. Так, у северного одноперого терпуга большая часть молодежи в первое лето жизненного цикла нагуливается в эпипелагиали глубоководных котловин (Шунтов, 2016а). Среднемноголетняя биомасса молодежи этого вида летом в Командорской и в западной части Алеутской

котловин составляет соответственно 19,0 и 10,8 кг/км². В темное время суток в верхнюю эпипелагиаль совершают суточные миграции мезопелагические рыбы, но летом их доля в общей биомассе nekтона в обоих районах низкая. По сравнению с ранним летом возрастает биомасса кальмаров: в Командорской котловине — в 2 раза (до 117 кг/км²), а в западной части Алеутской котловины — в 7 раз (до 106 кг/км²) (Найденко, Сомов, 2019) (см. рис. 5.14).

Осенний период. Осенью (с сентября по ноябрь) в рассматриваемых районах численность средне- и крупноразмерных лососей уменьшается (хотя их биомасса, в частности кеты и нерки, остается еще значительной), а мелкоразмерной молодежи (особенно горбуши) увеличивается. Кроме этого, происходит перераспределение лососей в юго-восточном направлении — в основном в приалеутские воды (Радченко, 1994; Глебов, 2000, 2007а–в; Старовойтов, 2003а; Глебов и др., 2007; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; Шунтов, 2016а). В период исследований общее обилие лососей в Командорской и западной части Алеутской котловин уменьшилось соответственно в 2 и 4 раза (рис. 5.14–5.16). Но при этом доля посткатадромной молодежи в общем обилии лососей в Командорской котловине увеличилась в 14 раз (до 17,0 %), а в западной части Алеутской котловины в 7 раз (до 2,5 %) (Найденко, Сомов, 2019).

Большое значение в структуре пелагических сообществ Берингова моря (не только районов шельфа и свала глубин, но и глубоководных котловин) в периоды своей высокой численности имеет минтай (Шунтов и др., 1993а; Найденко, 2007; Заволокин и др., 2014). Но осенью 2002–2020 гг. в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин среднемноголетняя биомасса минтая, рассчитанная по данным траловых уловов, не превышала 5,0–7,0 кг/км². Цифры такого же порядка получены и для сельди западной части Алеутской котловины, где ее среднемноголетняя биомасса составила всего 7,0 кг/км². Следует отметить, что распределение сельди в глубоководных районах определяется уровнем и динамикой ее численности, к тому же оценки обилия получены по поверхностным тралениям, выполняемым в горизонте всего 0–35(50) м.

Как уже отмечалось выше, одним из элементов сообществ верхней эпипелагиали глубоководных районов осенью является трехиглая колюшка, для которой

характерно существенное периодическое увеличение численности (Черешнев и др., 2002; Бугаев и др., 2007; Старовойтов и др., 2014). Сеголетки колюшки скапливаются в море из водоемов Камчатки в августе-сентябре, образуя осенью массовые скопления главным образом в Командорской котловине вдоль олюторского и карагинского свала глубин. Среднеголетняя биомасса колюшки в этом районе в конце сентября — начале октября оценена в $2,5-1,5 \text{ кг/км}^2$ (с учетом коэффициента уловистости трала этого вида 0,5).

В конце лета и начале осени в южную часть Командорской котловины проникают некоторые низкобореально-субтропические и субтропические виды (Радченко, 1994; Глебов и др., 2010; Шунтов, 2016а). Масштабы их проникновения в воды Берингова моря связаны с расширением нагульного ареала конкретных видов при высокой их численности, с изменчивостью северного переноса вод и выраженностью температурных аномалий в верхнем слое эпипелагиали (Шунтов, 2016а). Из видов НБ-СБ-Т-комплекса только сайра имела заметное обилие, достигая $3,4$ и $6,2 \text{ кг/км}^2$ соответственно в летний и осенний периоды (Найденко, Сомов, 2019).

Среди головоногих моллюсков осенью возрастает биомасса северного кальмара, преимущественно в западной части Алеутской котловины (Старовойтов, 2003б; Глебов, и др., 2007, 2010; Сомов, 2017) (рис. 5.14). Северный кальмар является активным вертикальным мигрантом на разных онтогенетических стадиях, и в темное время суток образует в верхнем слое эпипелагиали высокие концентрации (Nesis, 1997; Watanabe et al., 2006; Зуев и др., 2007). После весеннего и летне-осеннего нереста в верхней эпипелагиали появляется большое количество молоди этого вида (Зуев и др., 2007). Среднеголетняя биомасса молоди северного кальмара осенью в Командорской и западной части Алеутской котловин составила 69 и 151 кг/км^2 . Таким образом, за счет этого вида осенью кальмары распределены в пределах обоих глубоководных котловин (рис. 5.18).

Наваринский район. В раннелетний и летний периоды в наваринском районе основу биомассы nekтона составляет кета (рис. 5.19), которая в период нагула и преданадромных миграций осваивает почти всю акваторию западной части Берингова моря (Шунтов, Темных, 2011а). Среднеголетние биомасса и доля кеты в

общем обилии nekтона в июне-июле составили 246 кг/км^2 и 78% , а в июле-августе — 414 кг/км^2 и 75% . Осенью эти показатели снизились до 55 кг/км^2 и 8% . Следует отметить, что осенью среди всей кеты, учтенной в наваринском районе, по численности в некоторые годы могут преобладать сеголетки.

Кроме кеты, в данном районе нагуливается значительная часть неполовозрелой чавычи, повышенные концентрации которой здесь отмечаются летом и сохраняются в сентябре-октябре (Шунтов, Темных, 2011а). Среднемноголетняя биомасса чавычи в летний период составляет 56 кг/км^2 , осенью же в связи с ее перемещением в юго-западную и центральную части моря обилие чавычи становится в 2 раза ниже.

Среднемноголетнее обилие горбуши даже в летний период на шельфе невысокое — всего 27 кг/км^2 (рис. 5.19). Среднемноголетняя биомасса сеголеток в этом районе в августе — начале сентября оценивается в $7,5 \text{ кг/км}^2$, а в сентябре-октябре $12,5 \text{ кг/км}^2$.

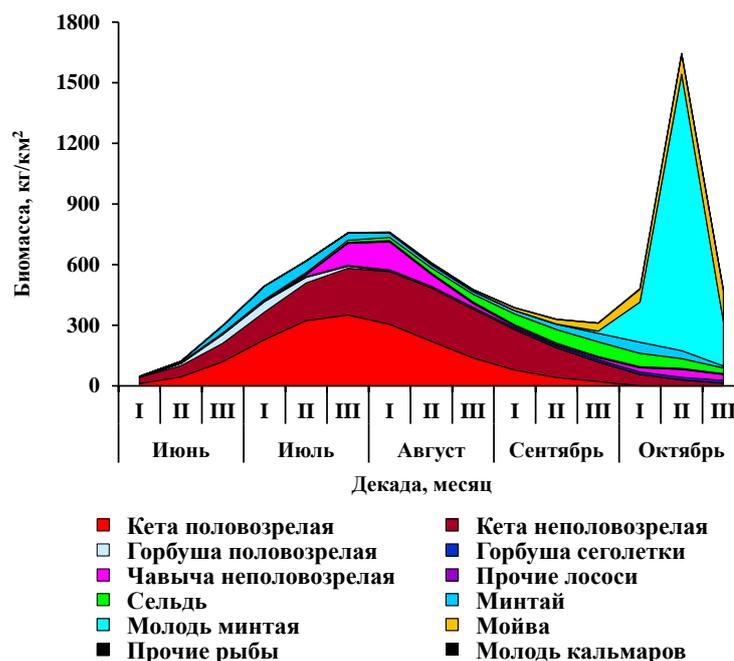


Рис. 5.19. Подекадная динамика обилия (кг/км^2) nekтона в верхней эпипелагиали наваринского района Берингова моря

Наваринский район — это внешний шельф с глубинами не более 200 м, поэтому в его верхней эпипелагиали массово встречаются минтай (главным образом молодь и мелкие рыбы), сельдь, мойва и некоторые другие виды, которые обитают преимущественно в толще воды и у дна. Перемещения мелкоразмерного минтая в район исследования с прилегающих нагульных участков и нерестилищ происходят в мае-

июне, а также в августе-сентябре с более дальних юго-восточных репродуктивных центров, таким образом, увеличение биомассы минтая на шельфе отмечается от весны к лету и осенью (Шунтов и др., 1993а; Шунтов, 2016а). Как уже отмечалось выше, с 2006 г. наблюдается восстановление численности восточноберингоморского минтая и его миграций в западную часть моря. Однако его биомасса в наваринском районе не достигла уровня 1980-х и начала 1990-х гг. Среднеголетняя биомасса молоди минтая осенью в данном районе оценена в 450 кг/км^2 . Более крупные рыбы отмечались в течение всего летне-осеннего периода, но их биомасса не превышала $21\text{--}37 \text{ кг/км}^2$. Кроме минтая, на акватории наваринского шельфа нагуливается сельдь местных популяций и корфо-карагинского стада (в периоды высокой численности), также сюда мигрирует часть рыб из восточной части моря (Качина, 1981; Науменко, 2001; Шунтов, 2016а). В сезонной динамике обилия сельди отмечалось увеличение биомассы от раннего лета к осени с $4,0$ до $53,6 \text{ кг/км}^2$ (рис. 5.19). Такую же сезонную динамику биомассы имела мойва. Среднеголетняя биомасса этого пелагического шельфового вида, распространенного в северной шельфовой части моря, изменялась в верхней эпипелагиали от 8 кг/км^2 в летний период до 89 кг/км^2 в осенний.

Таким образом, в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин и наваринского шельфа отсутствует межгодовая и сезонная стабильность обилия и пространственного распределения nekтона. Главными элементами nekтонных сообществ верхней эпипелагиали глубоководных котловин в летне-осенний период являются лососи и кальмары и в некоторые годы северный одноперый терпуг, колюшка, молодь минтая и мезопелагические рыбы, а в наваринском районе — лососи, минтай, сельдь и мойва.

В межгодовой динамике nekтона после пониженной в конце 1990-х гг. численности минтая отмечалось появление ряда урожайных поколений его восточноберингоморской популяции в 2000, 2006, 2008, 2012 и 2017 гг. Кроме этого, продолжается повышенный уровень численности лососей. В некоторые годы зафиксировано высокое обилие северного терпуга, трехиглой колюшки, мойвы и сельди.

В сезонной динамике у лососей наблюдается четкая внутри- и межвидовая структурированность подходов, выраженная в разных сроках миграций и про-

странственного распределения половозрелых и неполовозрелых рыб (и их разных размерно-возрастных групп), что хорошо согласуется с выводами других исследователей (Радченко, 1994; Глебов, 2000; Старовойтов, 2003а; Темных, 2004; Заволокина, 2007; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а).

Пространственная разобщенность и различия в сроках появления в верхней эпипелагиали характерны также молоди северного и прочих кальмаров, молоди северного терпуга, молоди сельди и трехиглой колюшки.

5.2. Состав и динамика обилия кормовой базы нектона

Основу общего запаса кормовой базы пелагического нектона изучаемого региона формируют крупноразмерный зоопланктон, многочисленная молодь и мелкоразмерные виды рыб и кальмаров. Разные виды зоопланктона и нектона различаются по эколого-биологическим характеристикам, динамике численности, особенностям распределения, развития и обилия в зависимости от региональных условий обитания. В связи с этим биомасса и соотношение кормовых групп, являющихся пищей нектонным организмам, в разных районах моря и в разные сезоны и годы существенно различаются. В морях высокое обилие зоопланктонной пищи в эпипелагиали отмечается в шельфовых водах и на свалах глубин, а в глубоководных районах биомасса зоопланктона, как правило, меньше (Волков, 1996а, 2008а, 2016а, б).

Эпипелагические зоопланктонные сообщества Берингова моря отличаются от сообществ смежных регионов по составу и количественному соотношению видов и групп. В частности, в берингоморских районах наблюдается более высокая доля щетинкочелюстных в эпипелагиали по сравнению с Охотским морем и прикурильскими тихоокеанскими водами (Шунтов, 2001; Волков, 2008а). Доля эвфаузиид, напротив, летом заметно ниже, особенно по сравнению с «эвфаузиидным» Охотским морем, и только осенью в наваринском районе их среднемноголетняя доля достигает 12 и 32 % общей биомассы крупной фракции планктона (рис. 5.20). При этом имеются и различия по набору массовых видов эвфаузиид: в Беринговом море преобладают главным образом два вида *Th. longipes* и *Th. inermis* (Волков, 2008а; Дулепова, 2016).

Отличаются берингоморские районы и по количеству и доле копепод в составе планктона. Летом в верхней эпипелагиали глубоководных котловин копеподы крупной фракции составляют 39–43 % общей биомассы зоопланктона, тогда как в глубоководных прикурильских районах их доля достигает 56–65 %. Осенью их обилие и доля заметно снижаются (в среднем до 22 %). В наваринском районе доля копепод летом и осенью составляет соответственно 46 и 29 % (рис. 5.20) (Найденко и др., 2022).

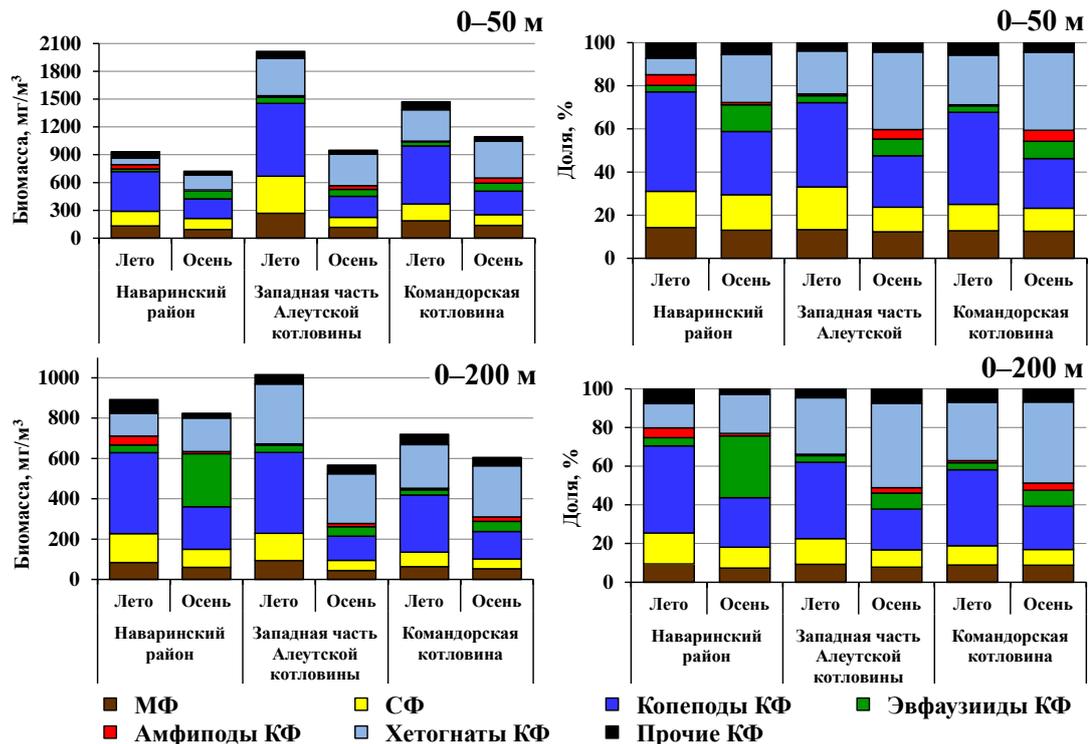


Рис. 5.20. Динамика биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$, %) разных групп зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в западной части Берингова моря в 2002–2020 гг. Здесь и далее на рисунках и в таблицах данные БД «Сетной зоопланктон» (Рег. № 2016620026, Volvenko, 2021) и локальной БД «Зоопланктон». *МФ* — мелкая фракция, *СФ* — средняя фракция, *КФ* — крупная фракция

Биомасса наиболее массовых зоопланктонных групп, их доля в планктоне имеют значительные сезонные и межгодовые различия. Сезонная динамика общей биомассы зоопланктона в эпипелагиали связана с сезонными сукцессионными процессами, определяется сменой жизненных циклов и вертикальным перераспределением отдельных видов в слоях пелагиали. Межгодовая динамика обусловлена как естественной динамикой обилия, так и совокупностью целого ряда абиотических факторов среды обитания, в том числе общего фона климатических изменений. В морях высоких широт, к которым относится и Берингово море, се-

зонные и межгодовые изменения характеристик среды и, соответственно, состава и обилия планктона выражены наиболее значительно (Beaugrand et al., 2000; Шунтов, 2001; Pertsova, Kosobokova, 2003; Трошков, 2005).

Сезонная динамика. Сезонные колебания различных процессов во внешней среде, размножение, смена жизненных циклов, рост и перераспределение по вертикали определяют сезонную динамику обилия зоопланктона. В Беринговом море сезонные изменения биомассы и концентрации планктона отмечаются как с севера на юг, так и от шельфово-материковой зоны в сторону глубоководных котловин (Волков, 1996б; Ефимкин, 1998; Шунтов, 2001). По данным планктонных исследований, проведенных в 1986–2018 гг., общая биомасса зоопланктона от лета к осени наиболее заметно снижалась в западной части Алеутской котловины — в 2,2 и 1,7 раза в слоях пелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м (Найденко, Сомов, 2019) (рис. 5.21). В Командорской котловине и в районе наваринского шельфа эти изменения были не так существенны — 1,4 и 1,2 раза в слоях 0–50 и 0–200 м (рис. 5.21). Однако снижение подекадных показателей обилия планктона было более значительным и в разных районах от I декады июня к III декаде октября составило три раза и более (рис. 5.22) (Найденко, Сомов, 2019).

Изменения летне-осенних показателей обилия зоопланктона происходят за счет динамики биомассы мелкого, среднеразмерного и отдельных групп крупноразмерного планктона (Волков, 1996б, 2016а, б; Шунтов, 2001, 2016а). В летний период за счет развития и увеличения биомассы мелкой и средней размерных фракций зоопланктона их среднемноголетняя доля в общей биомассе планктона в слое эпипелагиали 0–50 м в Командорской и западной части Алеутской котловин составляла соответственно 25 и 33 %. Осенью этот показатель в обоих районах снижался до 23 %. В наваринском районе изменения более выраженными были в слое эпипелагиали 0–200 м (см. рис. 5.21). Однако наибольший вклад в сезонную динамику обилия зоопланктона вносит макрозоопланктон, биомасса которого повсеместно летом и осенью превышает биомассу его мелкой и средней фракций (см. рис. 5.20, 5.21). При заметных межгодовых различиях среди крупноразмерного планктона доминирующими группами являются копеподы и щетинкочелюст-

ные и в меньшей степени эвфаузииды и гиперииды (Волков, 1996б, 2014, 2016а, б; Шунтов, 2001; Volkov, Naydenko, 2008).

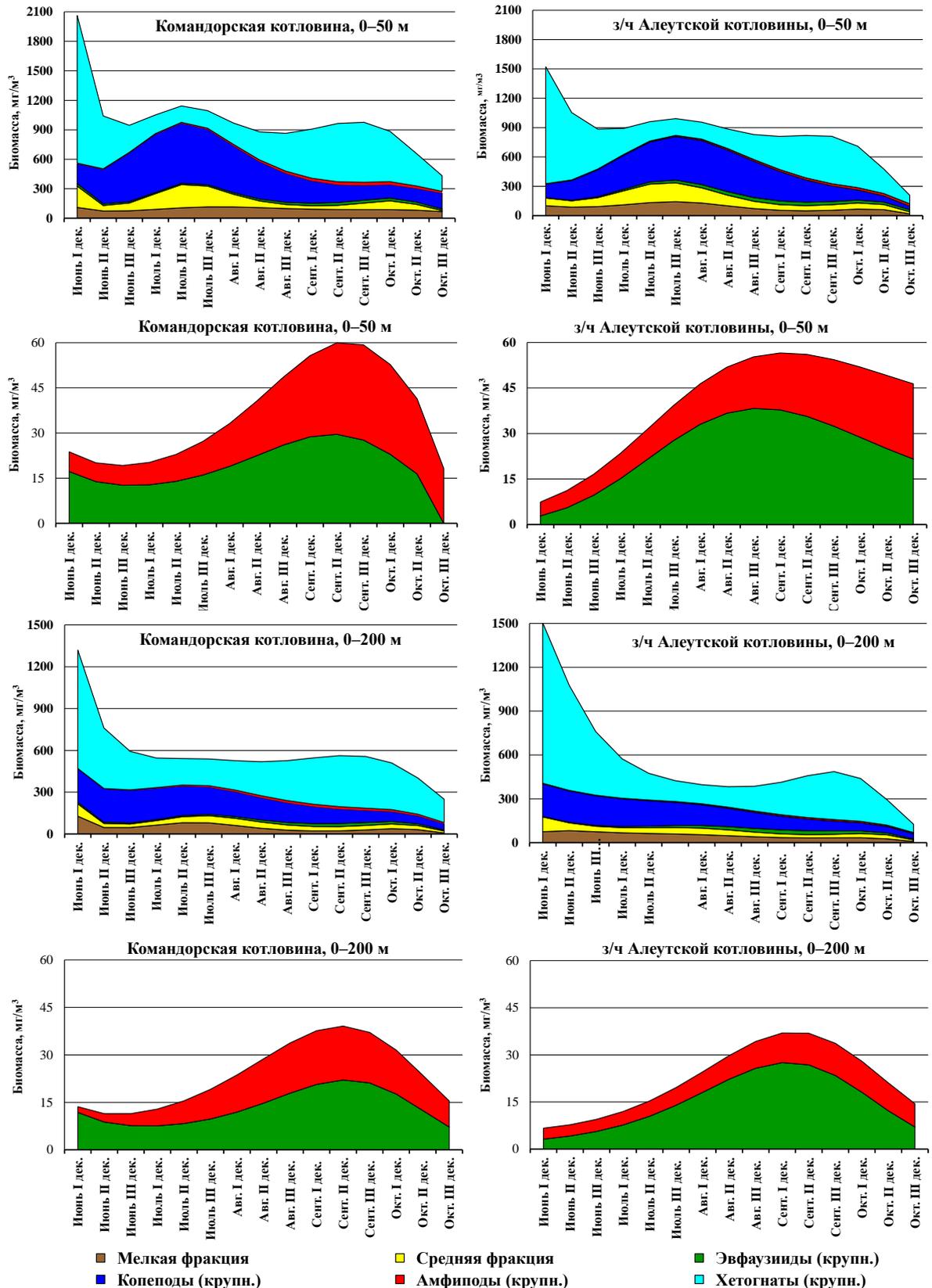


Рис. 5.21. Подекадная динамика биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м глубоководных котловин Берингова моря в летне-осенний период по данным 1986–2018 гг. (Найденко, Сомов, 2019)

Основу биомассы крупноразмерных копепод в западной части Берингова моря обычно формируют виды *N. plumchrus* (+*N. flemingeri*), *N. cristatus* и *E. bungii* (Волков, 1996б, 2016а, б; Шунтов, 2001). С обилием этих видов связаны сезонные изменения в концентрациях планктона. Как уже отмечалось в главе 3, летом копепоидитные стадии CIV и CV видов *N. plumchrus* (+*N. flemingeri*), *N. cristatus* обитают в 200-метровом слое эпипелагиали, образуя основные концентрации в слое 0–50 м, также в эпипелагиали проходит нерест *E. bungii*. Осенью начинаются онтогенетические миграции этих видов в более глубокие слои пелагиали, в связи с чем их биомасса в эпипелагиали, особенно в ее верхнем слое, снижается (Бродский, 1983; Горбатенко, 1996; Шебанова, 1997, 2003, 2016а; Nagasawa et al., 2001).

Среднемноголетняя биомасса копепод в верхнем слое эпипелагиали Командорской и западной части Алеутской котловин летом оценена соответственно в 627 и 787 мг/м³, а осенью происходит снижение этих показателей в 2–3 раза. При этом к концу осеннего периода по сравнению с ранним летом копепод в этих районах становится почти в 4 и 12 раз меньше (Найденко, Сомов, 2019) (рис. 5.21). Диапазон сезонных изменений обилия копепод в слое эпипелагиали 0–200 м был почти таким же, что и в слое 0–50 м, но удельные биомассы были ниже. В наваринском районе к концу осени в обоих слоях эпипелагиали отмечалось уменьшение биомассы копепод почти в 2 раза (см. рис. 5.20) (Найденко, Сомов, 2019).

Кроме копепод, заметную долю в рачковом планктоне в берингоморских районах имеют эвфаузииды *Th. inermis*, *Th. raschii* и *Th. longipes*, из которых биомасса двух первых в шельфовых районах обычно выше, чем в глубоководных. Характер сезонных изменений состава и обилия эвфаузиид различается в разных районах и ландшафтных зонах в разные периоды лет (Пономарева, 1963, 1990; Погодин, 1980, 1981; Волков, 1996б, 2008б, 2016а, б; Кузнецова, 1996; Чучукало и др., 1996, 2013; Шунтов, 2001). В глубоководных берингоморских котловинах и наваринском районе биомасса этих рачков поступательно увеличивается в летний период, достигая максимальных значений в августе-сентябре, и снижается в октябре-ноябре (см. рис. 5.21). Это обусловлено сезонным перераспределением разных размерных групп по вертикали, а также их выеданием (Волков, 1996б; Чучукало и др., 1996; Шунтов, 2001).

Среднемноголетняя биомасса эвфаузиид в верхнем слое эпипелагиали Командорской котловины в июне оценена в 13 мг/м^3 , в конце сентября происходит ее увеличение до 29 мг/м^3 , а в октябре — снижение до 16 мг/м^3 . В западной части Алеутской котловины диапазон изменений обилия эвфаузиидов больше: с начала июня до конца августа биомасса повышается с 3 до 38 мг/м^3 и уменьшается до 22 мг/м^3 в конце октября (рис. 5.21). В мелководном наваринском районе биомасса эвфаузиид в слое 0–200 м увеличивается значительно больше, чем в глубоководных котловинах, где рачки имеют возможность опускаться на глубины более 200 м.

Еще одной важной кормовой группой являются амфиподы, среди которых в верхнем слое эпипелагиали доминируют виды *T. pacifica* и *T. libellula*. Во всех районах в августе-октябре биомасса и доля гипериид в планктоне увеличивалась. Это обусловлено ростом и развитием рачков летней генерации и началом появления молоди осенней генерации (Шебанова и др., 2014). При этом в Командорской котловине в обоих слоях эпипелагиали отмечались более высокие показатели обилия гипериид по сравнению с западной частью Алеутской котловины (см. рис. 5.20, 5.21). Вероятно, это связано с проникновением гипериид с Камчатским течением тихоокеанских вод и концентрациями в районах олюторского свала глубин (Шебанова и др., 2014).

Сагитты имеют два максимума биомассы, образуемые одной генерацией: в начале лета за счет молоди этого вида, затем летом их обилие снижается в результате смертности и выедания их другими хищниками, а осенью увеличивается за счет соматического роста выживших особей (рис. 5.21).

Таким образом, в общем обилии зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м прослеживается четко выраженная сезонная динамика, особенно его крупноразмерной фракции. От раннего лета к осени биомасса крупноразмерных копепод снижается, крупноразмерных эвфаузиид и гипериид увеличивается, а сагитт снижается и затем увеличивается. Что касается мелкого и среднеразмерного планктона, его максимальное обилие наблюдается в летний период и снижается в осенний (Найденко, Сомов, 2019).

Межгодовая динамика. Для выявления закономерностей многолетней динамики состава и обилия планктона в условиях значительных межгодовых коле-

баний абиотических и биологических переменных необходимы круглогодичные исследования в течение длительного времени с применением стандартных методик сбора и обработки проб. В Беринговом море гидробиологические данные собирались начиная с 1980-х гг., что позволяет судить о некоторых общих тенденциях межгодовой изменчивости количества планктона в данном регионе отдельно для лета и осени.

Колебания обилия планктона определяются естественными причинами и тесно связаны с крупномасштабными и региональными климатическими процессами. Как уже отмечалось в главе 1, в данном регионе в межгодовой динамике условий обитания гидробионтов наблюдается чередование холодных и теплых периодов, на которые указывают различные климатические индексы, а также показатели интенсивности образования ледового покрова, придонной температуры и площади распространения холодных шельфовых вод. Годы с 1998 по 2001 и 2007–2012 определяются как холодные, 2013 г. — как переходный, а 2002–2006 и 2014–2018 гг. как теплые, среди которых аномально теплым был 2018 г. (Лучин, Соколов, 2007; Хен, Сорокин, 2008; Хен и др., 2008, 2019; Волков, 2012а, б, 2014, 2016а, б; Шунтов, Иванов, 2019). Последующие 2019 и 2020 гг. характеризуются как среднетеплые, но в 2020 г. отмечались показатели аномалий PDO на уровне показателей холодных лет. Отражением изменений условий среды обитания гидробионтов являются их видовой состав, обилие и пространственное распределение.

Так, летом в слое эпипелагиали (0–200 м), для которого имеется более длительный ряд наблюдений, в обеих котловинах среднемноголетняя биомасса крупноразмерного зоопланктона в холодные 2007–2013 гг. была 1,2–1,3 раза ниже, чем в смежные годы (рис. 5.22, 5.23, табл. 5.3, Приложение 40). Осенью наиболее заметное снижение обилия планктона в 2007–2013 гг. наблюдалось в Алеутской котловине (табл. 5.3, Приложение 41).

В наваринском районе динамика изменений количества планктона в условиях чередования лет не совсем совпадала с динамикой, отмеченной в глубоководных котловинах. Несмотря на то что в этом районе летом самую низкую био-

массу планктона отмечали в 2007 г., среднемноголетний показатель его обилия, рассчитанный для 2007–2013 гг. был ненамного выше, чем в 2001–2006 гг. (рис. 5.23, табл. 5.3). В данном районе межгодовое обилие макропланктона наиболее существенно изменялось в осенний период за счет динамики биомассы эвфаузиид, гипериид и некоторых видов копепод.

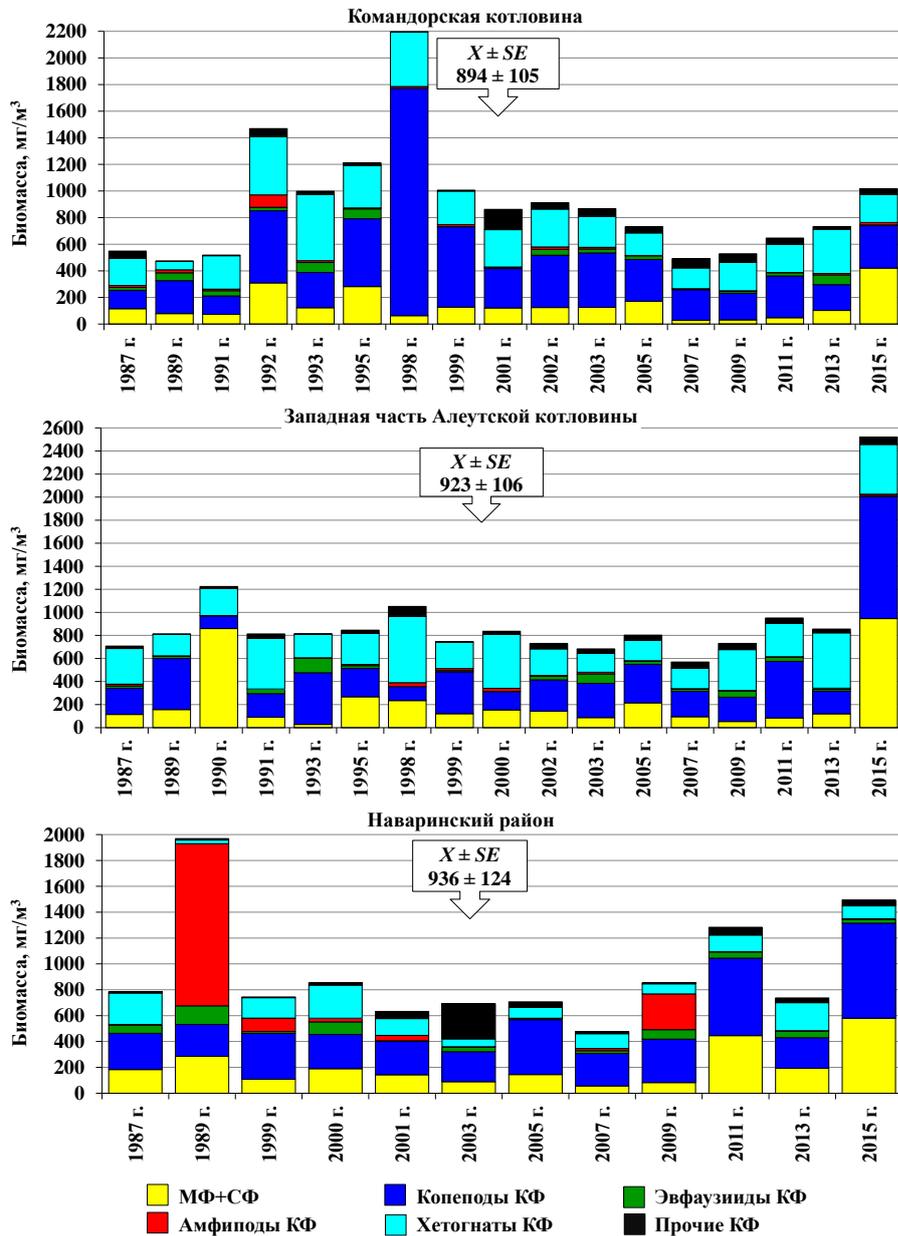


Рис. 5.22. Межгодовая динамика биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) разных групп зоопланктона в эпипелагиали (0–200 м) западной части Берингова моря летом: \bar{X} — среднемноголетнее значение, SE — стандартная ошибка среднего (Найденко и др., 2022)

В верхнем слое эпипелагиали (данные имеются только для 2002–2020 гг.) в глубоководных районах обилие зоопланктона в 2007–2013 гг. также было ниже, чем в предыдущие годы (табл. 5.4, рис. 5.24, Приложения 42, 43).

Таблица 5.3

Биомасса ($\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона (всех фракций) в эпипелагиали (0–200 м) разных районов Берингова моря в разные периоды лет (Найденко и др., 2022)

Район	1980-е	1990-е	2001–2006	2007–2013	2015	Средн. \pm SE
	ЛЕТО (0–200 м)					
Командорская котловина	511	1233	843	600	1017	894 ± 105
З/ч Алеутской котловины	915	851	724	777	2520	923 ± 106
Наваринский район	1377	799	677	838	1495	936 ± 124
Район	1980-е	1990-е	2001–2006	2007–2013	2014–2020	Средн. \pm SE
	ОСЕНЬ (0–200 м)					
Командорская котловина	524	580	662	568	620	601 ± 36
З/ч Алеутской котловины	593	724	711	478	717	638 ± 65
Наваринский район	932	1144	857	698	1106	889 ± 96

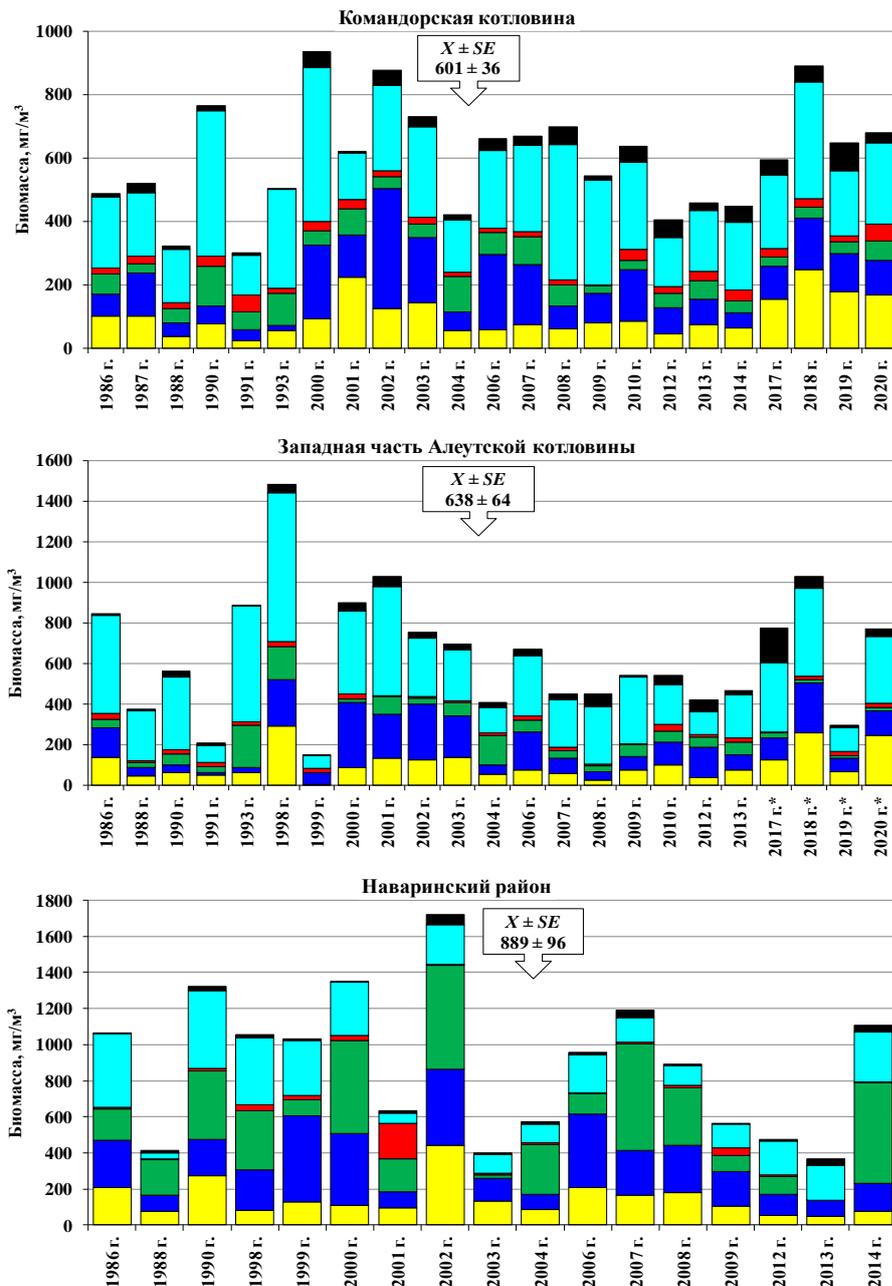


Рис. 5.23. Межгодовая динамика биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) разноразмерных групп зоопланктона в эпипелагиали (0–200 м) западной части Берингова моря осенью. Легенда как на рис. 5.22 (Найденко и др., 2022)

Таблица 5.4

Биомасса ($\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона (всех фракций) в эпипелагиали (0–50 м) разных районов Берингова моря в разные периоды лет (Найденко и др., 2022)

Район	2002–2006 гг.	2007–2013 гг.	2014–2020 гг.	Средн. \pm SE
	ЛЕТО (0–50 м)			
Командорская котловина	1695	1174	2215*	1471 ± 159
З/ч Алеутской котловины	1753	1243	5634*	2016 ± 616
Наваринский район	606	853	1901*	932 ± 186
ОСЕНЬ (0–50 м)				
Командорская котловина	1183	1066	1047	1094 ± 79
З/ч Алеутской котловины	1033	846	1042*	949 ± 75
Наваринский район	690	748	Н/д	722 ± 98

* Данные только 2015 г., так как летом 2016–2020 гг. съемок не проводили.

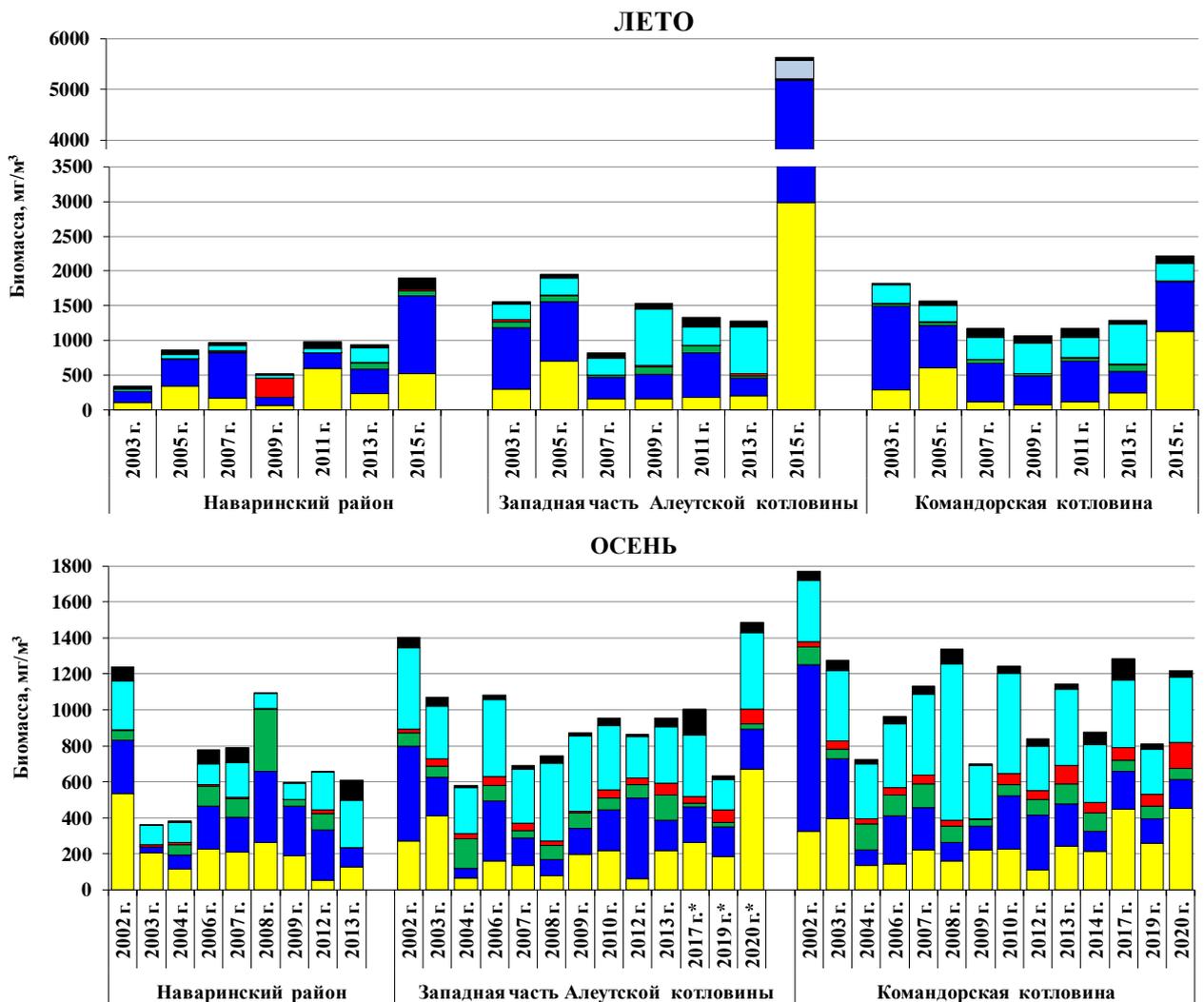


Рис. 5.24. Межгодовая динамика биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) разновозрастных групп зоопланктона в слое эпипелагиали 0–50 м в западной части Берингова моря летом и осенью в 2002–2020 гг. * В 2017–2020 гг. обследовалась не вся площадь Алеутской котловины. Легенда как на рис. 5.22 (Найденко и др., 2022)

Летом наиболее высокие концентрации планктона в слое 0–50 м во всех трех районах наблюдали в 2015 г. Пониженные летние показатели обилия отмечались в Командорской котловине в 2007 г., в западной части Алеутской котло-

вины в 2007–2011 гг., а в наваринском районе — в 2003, 2007 и 2009 гг. (рис. 5.24, Приложения 42). Осенью в глубоководных районах понижение биомассы отмечали в 2004, 2009, 2012–2014 гг., а в наваринском районе — в 2004 и 2013 гг. (рис. 5.24).

Анализируя динамику биомассы планктона по выделенным периодам, следует отметить повышение в некоторые годы обилия видов зоопланктона, принадлежащих к разным экологическим группировкам — тепловодных и холодноводных, — особенно в годы с аномальными климатическими показателями. Например, в ряду наблюдений 1998 г. по гидрологическим условиям считается одним из самых холодных. Летом этого года биомасса зоопланктона в слое 0–200 м в Командорской котловине достигла 2134 мг/м^3 (см. рис. 5.22) вследствие высокого обилия (1708 мг/м^3) копепод. При этом среди копепод доминировал вид *N. cristatus*, самый холодноводный из группы субарктических видов. Однако его повышенные биомассы отмечались в Командорской котловине также летом 1992 г. и в течение всего периода холодных лет с 1998 по 2001 г. В западной части Алеутской котловины обилие *N. cristatus* в эти годы было ниже, чем в Командорской котловине, но выше по сравнению с теплыми годами. При этом наиболее высокие биомассы отмечались в холодные 2008 и 2012 гг. (рис. 5.25).

У копепод *M. pacifica* и *P. newmani* также наблюдали повышение их обилия в годы, отнесенные к холодному периоду лет. Биомасса *M. pacifica* летом 1999–2001 гг. в светлое и темное время суток составляла соответственно 60–70 и 140 мг/м^3 , а у *P. newmani* в эти годы была на уровне 30–46 мг/м^3 , что для этих видов является высоким показателем (рис. 5.26). Установлено, что у данных видов удельная суточная продукция повышается именно в холодные годы (Шебанова, 2016а).

У некоторых умеренно тепловодных и умеренно холодноводных видов, напротив, обилие повышается именно в теплые годы, а понижается в холодные. У *E. bungii* — типичного представителя океанической группировки — изменение удельной суточной продукции в сторону увеличения чаще всего отмечали в годы с теплыми термическими условиями (Шебанова, 2016а). Повышенная биомасса этого вида наблюдалась в следующие годы: 1989 (очень теплый), 1993–1995, 2005, 2011 (после зимы с низкой ледовитостью) и 2015 (очень теплый) (см. рис. 5.25, 5.26). Например, летом 2015 г., после мягкой зимы, когда ТПО была выше нормы на 1–2 °С, биомасса *E.*

bungii была высокой, составляя 216 и 1686 и 415 и 908 мг/м³ соответственно в светлое и темное время суток в Командорской и западной части Алеутской котловины.

Некоторые тепловодные и умеренно холодноводные виды, являясь в значительной мере эвритермными, не проявляют четко выраженной зависимости количественного обилия от типа лет. Например, удельная суточная продукция умеренно холодноводной мелкоразмерной *O. similis* почти не зависит от термического режима года (Шебанова, 2016а). У умеренно холодноводного вида *N. plumchrus* повышенную биомассу наблюдали в основном в теплые годы, например летом 1987, 1995 и 2000–2006 гг. Но в то же время в холодные годы (летом 1999 и осенью 2007 и 2011 гг.) также была зафиксирована его высокая биомасса (рис. 5.25).

По данным А.Ф. Волкова (2012в, 2016а) в глубоководных районах совокупная среднемноголетняя доля копепод *E. bungii* и *N. plumchrus* среди крупноразмерного планктона была выше в теплые 2002–2006 гг., в то время как доля холодноводных видов *M. pacifica* и *N. cristatus* возрастала в холодные 2007–2011 гг.

В холодный тип лет отмечается также рост численности и более широкое пространственное распределение арктической крупной гиперииды *Themisto libellula*. При этом массовое появление этой гиперииды, совпадающее с периодом холодных лет, наблюдали не только в восточной части моря, но и в западной (Волков и др., 2009; Волков, 2012а–в, 2016а, б). Так, в 2007–2011 гг. среднемноголетняя биомасса *T. libellula* в районе анадырско-наваринского шельфа достигала 73,4 мг/м³, в то время как в 2001–2006 гг. она была низкой — всего 0,9 мг/м³ (Волков, 2012в). Этот вид в холодные годы встречается даже в глубоководных котловинах, куда он выносится течениями (особенно при высокой численности).

Среди щетинкочелюстных абсолютно доминирует длинноцикловый вид *S. elegans* (Горбатенко, 2021б). В межгодовой динамике обилия этой группы выделяются периоды его повышенной биомассы и доли в планктоне в 1996–2000 гг. и пониженной в последующие годы (Дулепова, 2021). В глубоководных районах высокую долю сагитт (более 50 % общей биомассы планктона) отмечали также летом и осенью 2008–2009 гг., повышенной она была в 2014 и 2017–2018 гг. (см. рис. 5.22–5.24). На межгодовую изменчивость биомассы этого вида в наибольшей степени оказывает влияние динамика вод, от которой зависит как перенос особей из других акваторий, так и воспроизводство (Дулепова, 2021).

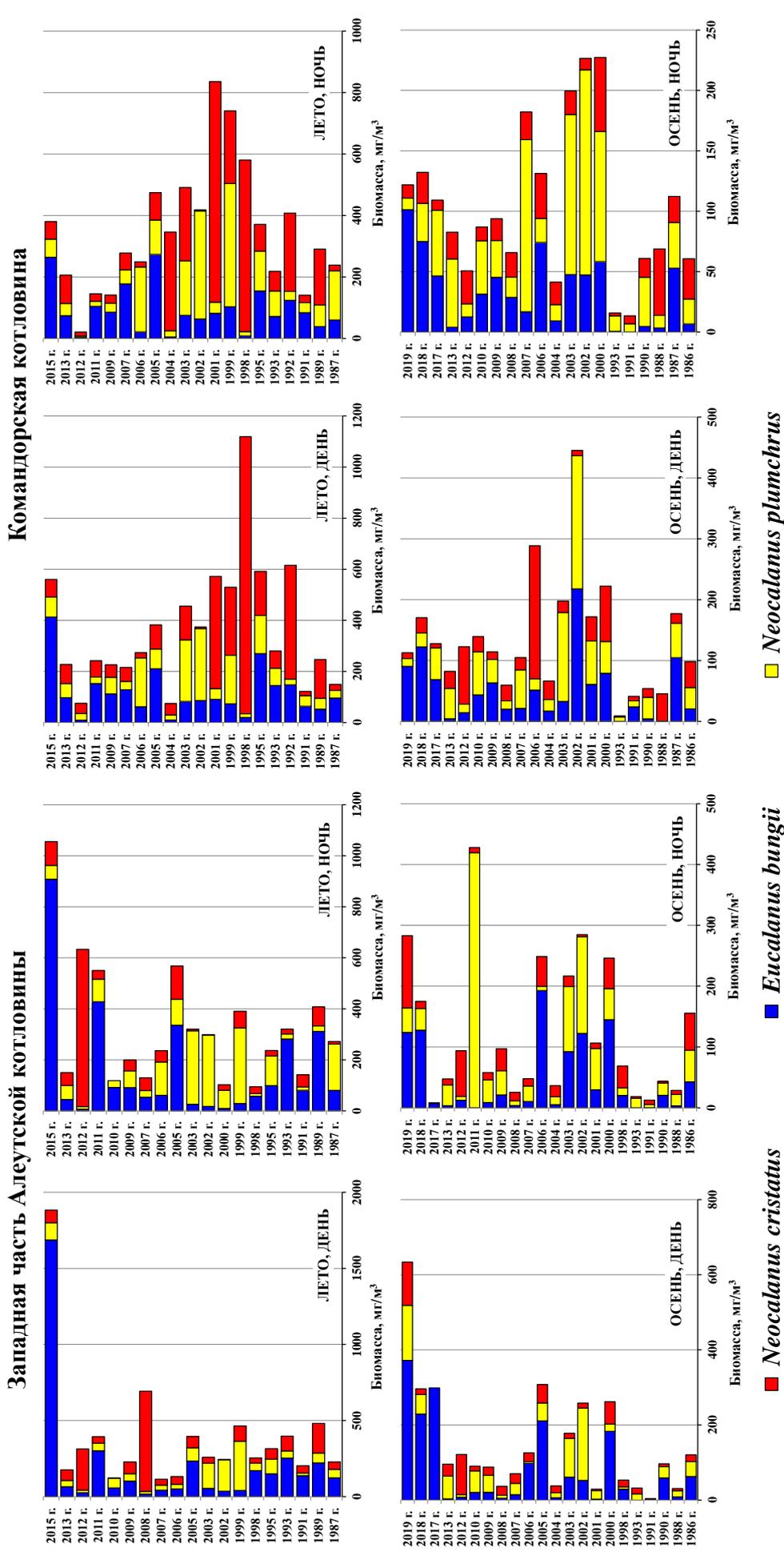


Рис. 5.25. Межгодовая динамика биомассы (мг/м³) копепоид *N. cristatus*, *N. plumchrus* и *E. bungii* (всех размерных групп) в светлое и темное время суток в эпипелагиали (0–200 м) в западной части Алеутской и Командорской котловинах летом и осенью (Найденко и др., 2022)

Западная часть Алеутской котловины

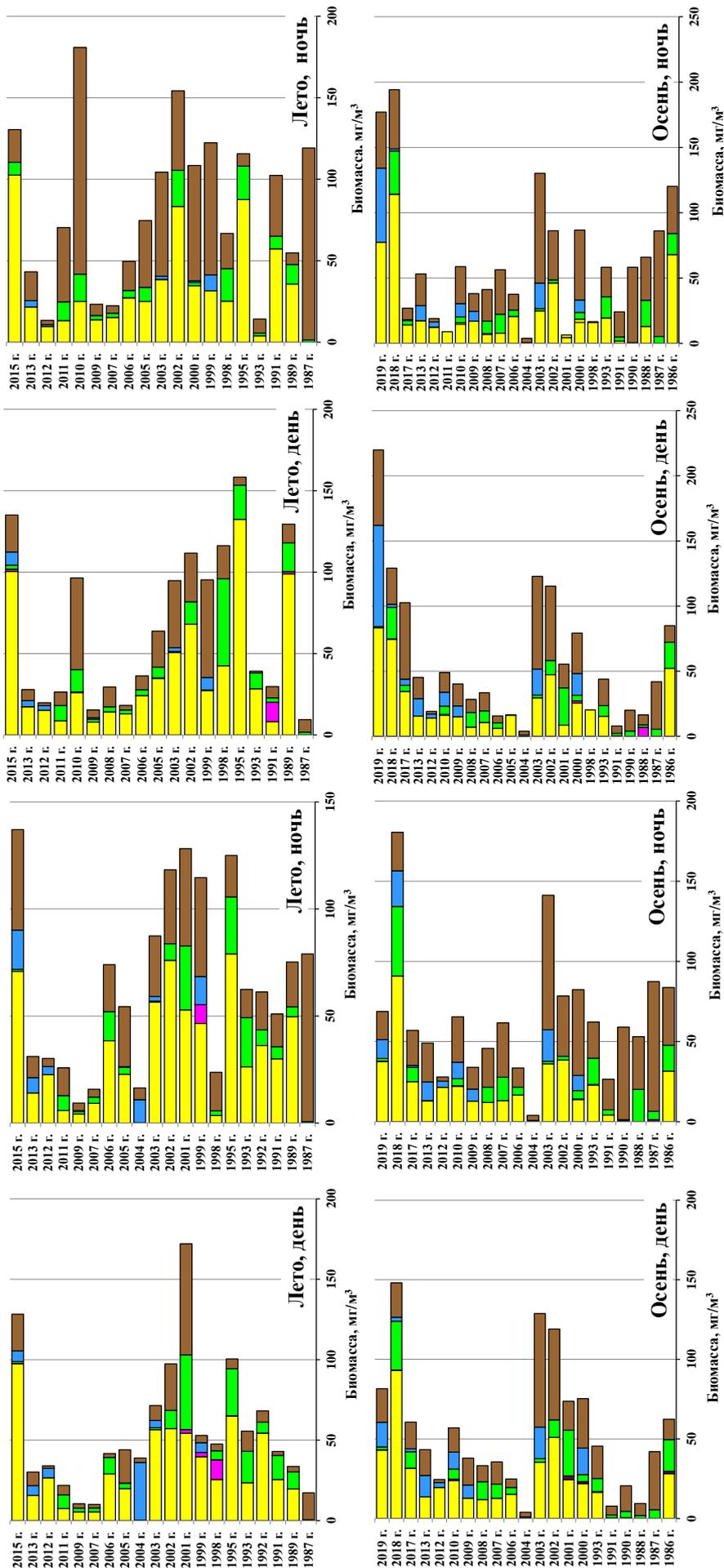


Рис. 5.26. Межгодовая динамика биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) массовых видов копепод в светлое и темное время суток в эпипелагиали (0–200 м) в западной части Алеутской и Командорской котловинах летом и осенью (Найденко и др., 2022)

В наваринском районе в межгодовом аспекте наблюдается повышенное обилие копепод р. *Neocalanus* и сагитт в годы 1990–2000 и 2004–2009 и начиная с 2012 г. Но более существенная межгодовая динамика отмечена у эвфаузиид, которые образовывали концентрации либо в верхнем слое, либо ниже 50-метрового, в связи с чем довольно сложно выделить периоды их минимального или максимального обилия. Например, летом 2013 г. они были обильны только в поверхностном слое воды. Осенью по имеющимся для 2002–2020 гг. данным в обоих обследованных слоях пониженные биомассы наблюдали в 2003 г. и практически полное их отсутствие в 2013 г. Однако уже в 2014 г. отмечали значительное (почти в 30 раз) увеличение биомассы этих рачков (Дулепова, 2016). Летом 2015 г. обилие эвфаузиид в этом районе было на среднем уровне. Поскольку динамика эвфаузиид определяется целым комплексом биоценологических и климато-океанологических факторов: изменением теплосодержания и гидрологического режима моря, прессом хищников, естественной динамикой численности, транспортом с течениями и другими, — то довольно сложно установить, какая именно причина стала определяющей при снижении или увеличении обилия этих рачков.

Динамика обилия видов по периодам лет свидетельствует о том, что для одних зоопланктонных видов наиболее благоприятные условия для воспроизводства, роста и развития складываются в холодный тип лет, для других — в теплый, а для некоторых тип лет не имеет определяющего значения. При этом виды с определенными адаптационными свойствами при одних и тех же условиях среды в одних и тех же районах могут реализовывать свой биотический потенциал по-разному и, соответственно, даже в одинаковые по термическим характеристикам годы иметь разное обилие. Следует также учитывать, что виды короткоцикловые и ранние стадии (составляющие мелкую и среднюю фракции), обитающие преимущественно в эпипелагиали, в большей степени реагируют на изменения условий среды, чем виды, живущие более 1 года (Волков, 2012в). Поэтому общая биомасса планктона или отдельных его групп не всегда четко коррелирует с показателями изменчивости среды, например, со степенью ледовитости или индексом PDO. Кроме этого, в теплые периоды лет могут случаться холодные зимы и на-

оборот, и соответственно высокие биомассы зоопланктона (и отдельных его видов) могут формироваться как после теплых, так и после холодных зим. Как пример, на рис. 5.27 приведена межгодовая изменчивость аномалий индексов PDO и ледовитости и биомассы копепод крупной фракции в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в летний и осенний периоды.

Как видно на рис. 5.27, в западной части Алеутской котловины при отрицательных аномалиях ледовитости и положительных PDO (низкая ледовитость и теплые зимы) биомасса копепод крупной фракции летом 2003, 2005 и 2015 гг. была высокой (соответственно 887, 854 и 2197 мг/м³): в 2005 и 2015 гг. — за счет *E. bungii* (441 и 1692 мг/м³), а в 2003 г. — за счет *N. plumchrus* (581 мг/м³). Но и в 2011 г. при отрицательных аномалиях PDO и средней ледовитости (переходный год от холодного периода к теплому) обилие крупноразмерных копепод было высоким (641 мг/м³) — главным образом за счет *E. bungii* (425 мг/м³). В Командорской котловине биомасса тепловодных копепод также была повышенной летом 2003 и 2015 гг.

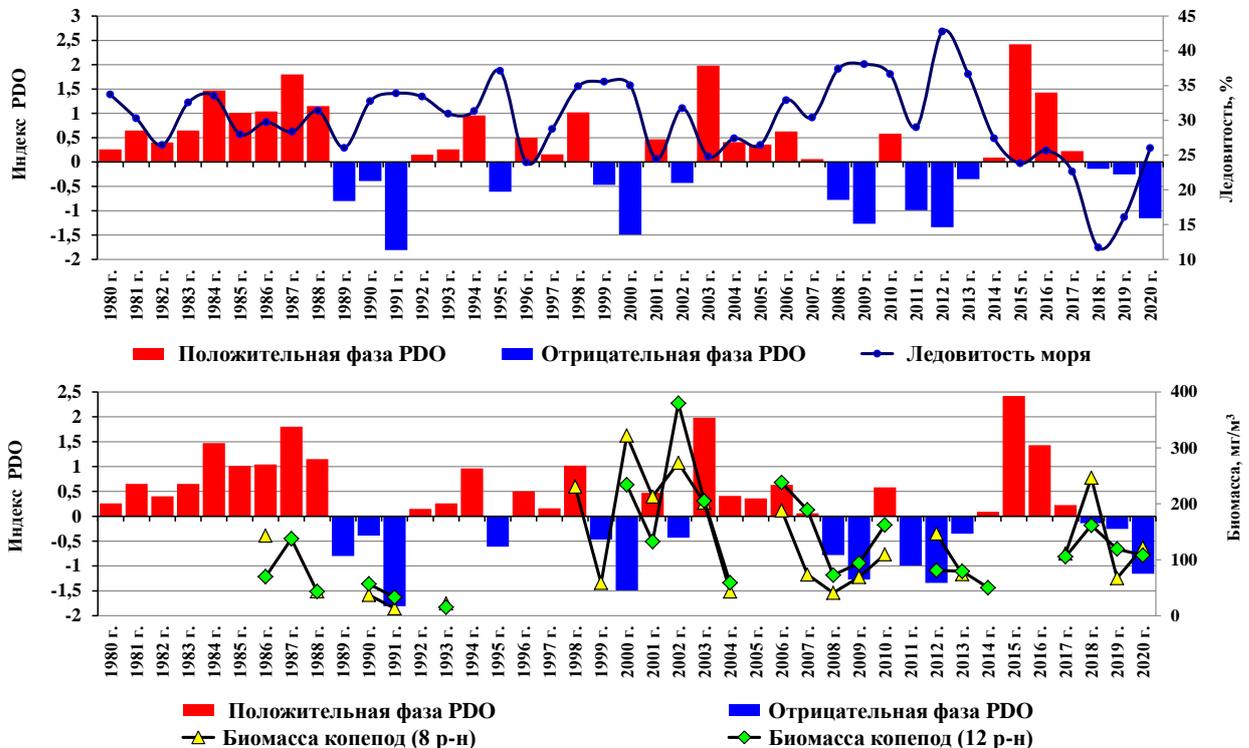


Рис. 5.27. Межгодовая динамика индекса тихоокеанского декадного колебания (PDO, зима), ледовитости (% от общей площади) и биомассы (мг/м³) копепод в слое 0–200 м в Беринговом море (построено по информации сайта Bering Sea Climate Website <https://www.beringclimate.noaa.gov/data/BCresult.php> и по данным Е.О. Басюка (Басюк, Зуенко, 2019), с дополнениями за 2019, 2020 гг.)

В наваринском районе летом 2007 г. (переходный год теплого периода к холодному) биомасса холодноводных копепод *N. cristatus* и *N. plumchrus* была почти на одном уровне (соответственно 293 и 290 мг/м³). В то же время летом 2013 г. (после теплой зимы) биомасса *N. cristatus* (обычно обильного в холодные годы) составила 196 мг/м³, а биомасса более тепловодного вида *E. bungii* была крайне низкой — 6 мг/м³ (Найденко и др., 2022).

В целом в глубоководной западной части Берингова моря при смене типов лет в структуре планктонных сообществ наблюдаются не очень существенные изменения, так как доминирующие в планктоне виды проводят часть жизненного цикла в мезопелагиали, менее подверженной фоновым изменениям, в то время как в восточной части эти изменения обычно более значительны и выражаются в заметном снижении в теплый период лет обилия крупноразмерного планктона и увеличении мелко- и среднеразмерного планктона (Волков, 2012а; Шунтов, Иванов, 2019).

Таким образом, даже в пределах одного типа лет условия воспроизводства, развития и количественного распределения видов могут различаться, а также не совпадать в разных районах. А поскольку у планктёров проявляется своя естественная межгодовая изменчивость обилия, то выявить строгую закономерность изменения обилия того или иного вида от фоновых условий не удастся. В целом полученные в 2002–2020 гг. данные и сравнение их с предыдущими годами подтвердили выводы других исследователей (Волков, 2014, 2016а; Шунтов, 2016а) о том, что в структуре планктонных сообществ глубоководных берингоморских котловин и наваринского района каких-либо масштабных и устойчивых изменений в разные по климато-океанологическим условиям периоды лет не произошло.

Запас кормовых ресурсов. Берингово море по валовому запасу планктона занимает первое место из всех дальневосточных водоемов (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Волков, 2015б; Волвенко, 2017). Запасы зоопланктонных ресурсов в эпипелагиали глубоководных районов в летне-осенний период для разных периодов лет оцениваются в 49–63 млн т, а в наваринском — в 6 млн т (Волков, 2015б, 2016а, б).

Однако слоем преимущественного обитания и нагула тихоокеанских лососей, молоди минтая, северного одноперого терпуга, сельди и других рыб, а также молоди кальмаров является верхняя эпипелагиаль. Кроме них, ресурсы верхнего слоя используются мезопелагическими рыбами, которые поднимаются к поверхности в темное время суток. Следует также учитывать, что в водах с холодным промежуточным слоем повышенные концентрации планктона наблюдаются в поверхностной водной массе (до глубины 50 м), а второй пик располагается глубже нижней границы холодного промежуточного слоя (150–300 м днем и 150–200 м ночью) (Куликов, 1993; Шунтов, 2001; Косенок, Свиридов, 2006).

Поэтому для оценки пищевой обеспеченности эпипелагических видов и групп nekтона первостепенное значение имеет количество кормовых ресурсов именно в верхней эпипелагиали. Запас зоопланктона в верхней эпипелагиали в глубоководных котловинах западной части моря для лета оценен в 38,9 млн т, а в осенний период он снижался в среднем в 1,7 раза. В наваринском районе среднее многолетний показатель летом и осенью составил соответственно 1,7 и 1,3 млн т (табл. 5.5, 5.6).

Однако при интерпретации коэффициентов использования кормовых ресурсов верхнего слоя эпипелагиали nekтоном следует учитывать также и количество зоопланктона, находящегося глубже 50-метрового слоя воды (т.е. в слое 50–200 м), поскольку за счет вертикальных миграций планктона происходит постоянное пополнение его запасов в верхней эпипелагиали.

Среднемноголетний (для 1986–2020 гг.) запас зоопланктона в слое эпипелагиали 0–200 м в глубоководной западной части моря летом и осенью оценивается соответственно в 82 и 55 млн т, а в наваринском районе — 5 млн т (табл. 5.7, 5.8). В верхнем 50-метровом слое в Командорской и западной части Алеутской котловины летом находится 51 и 50 % от запаса зоопланктона всей эпипелагиали, а в наваринском районе — 32 %. Соответственно, ниже этого слоя распределено около 50 % в глубоководных котловинах и 68 % запаса зоопланктона в наваринском районе. Осенью соотношение меняется, и в верхнем слое в этих трех районах имеется соответственно 47, 43 и 26 % планктонных запасов, а в слое 50–200 м —

53, 57 и 74 %. Оценки, полученные для Берингова моря, оказались того же порядка, что и в тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов (см. гл. 3).

Таблица 5.5

Запас (тыс. т) зоопланктона в верхнем слое (0–50 м) эпипелагиали разных районов западной части Берингова моря летом в 2003–2015 гг. (Найденко и др., 2022)

Компонент планктона	2003 г.	2005г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Средн.
Командорская котловина								
МФ + СФ	3 610	7 550	1 448	979	1 409	3 022	14 143	4 595
Копеподы КФ	15 016	7 660	6 911	5 115	7 364	3 873	8 828	7 824
Эвфаузииды КФ	362	540	667	412	575	1 153	125	548
Амфиподы КФ	167	77	59	66	66	150	75	94
Сагитты КФ	3 350	2 906	3 958	5 340	3 580	7 256	3 194	4 226
Прочие КФ	232	818	1 598	1 392	1 567	604	1 259	1 067
Весь зоопланктон	22 737	19 551	14 641	13 304	14 561	16 057	27 624	18 354
Западная часть Алеутской котловины								
МФ + СФ	3 033	7 135	1 569	1 572	1 881	2 043	30 457	6 813
Копеподы КФ	9 048	8 710	3 194	3 635	6 537	2 651	22 402	8 025
Эвфаузииды КФ	867	926	328	1 126	1 004	316	119	670
Амфиподы КФ	357	63	51	145	79	287	165	164
Сагитты КФ	2 193	2 479	2 427	8 300	2 707	6 930	3 619	4 094
Прочие КФ	383	556	851	911	1 341	844	687	796
Весь зоопланктон	15 881	19 869	8 420	15 688	13 547	13 070	57 450	20 561
Наваринский район								
МФ + СФ	198	639	307	118	1 110	425	964	537
Копеподы КФ	287	706	1 214	225	407	659	2 086	798
Эвфаузииды КФ	15	15	29	+	1	167	137	52
Амфиподы КФ	2	2	30	504	6	7	43	85
Сагитты КФ	59	116	143	81	118	395	20	133
Прочие КФ	79	131	74	38	177	97	279	125
Весь зоопланктон	640	1 608	1 797	966	1 819	1 749	3 528	1 730
В трех районах, тыс. т	39 259	41 029	24 857	29 958	29 927	30 875	88 602	40 644
т/км²	80	84	51	61	61	63	181	83

Примечание. Здесь и далее: *МФ* — мелкая фракция, *СФ* — средняя фракция, *КФ* — крупная фракция зоопланктона, *Средн.* — среднемноголетнее значение.

При оценке использования кормовой базы nekтоном за сезон необходимым условием является учет скорости воспроизводства потребляемых групп планктона. Продуцирование зоопланктона в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали в пределах акватории глубоководных котловин западной части моря и наваринском районе, изменялось летом от 63 до 180 млн т и осенью от 40 до 125 млн т, а среднемноголетние показатели для этих сезонов составили 101 и 71 млн т.

Продукция наиболее массовых видов эвфаузиид и копепоид в этом слое оценены летом соответственно в 4 и 72 млн т, а осенью — в 6 и 33 млн т. Среднемноголетняя продукция зоопланктона в слое эпипелагиали на глубине 50–200 м оценивается в 99 и 146 млн т за лето и осень. Максимальные межгодовые вариации продукции зоопланктона не превышают 3–4 раза (рис. 5.28, Приложение 44, 45) (Найденко и др., 2022).

Таблица 5.6
Запас (тыс. т) зоопланктона в верхнем слое (0–50 м) эпипелагиали разных районов западной части Берингова моря осенью в 2002–2020 гг.
 (Найденко и др., 2022)

Состав	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.*	2019 г.*	2020 г.*	Средн.
Командорская котловина															
МФ + СФ	4 055	4 894	1 688	1 780	2 743	2 009	2 773	2 801	1 392	3 040	2 682	5 577	3 240	5 706	3 170
Копеподы КФ	11 538	4 205	1 089	3 333	2 964	1 277	1 617	3 718	3 796	2 881	1 363	1 978	1 709	1 994	3 104
Эвфаузииды КФ	1 239	645	1 805	1 443	1 645	1 098	474	753	1 066	1 423	1 280	763	871	769	1 091
Амфиподы КФ	377	577	324	509	597	409	56	802	620	1 255	717	1 818	840	1 833	767
Сагитты КФ	4 257	4 852	3 807	4 409	5 579	10 847	3 697	6 909	3 085	5 292	4 036	4 514	3 117	4 550	4 925
Прочие КФ	600	756	299	558	580	1 029	123	541	524	387	844	1 507	382	457	613
Весь зоопланктон	22 066	15 929	9 012	12 032	14 108	16 669	8 740	15 524	10 483	14 278	10 922	16 157	10 159	15 309	13 670
Западная часть Алеутской котловины															
МФ + СФ	2 761	4 204	668	1 612	1 354	776	2 007	2 194	633	2 224	–	427	1 005	5 157	1 843
Копеподы КФ	5 370	2 181	547	3 404	1 561	921	1 485	2 341	4 559	1 694	–	326	909	1 716	2 406
Эвфаузииды КФ	769	633	1 662	899	450	826	854	666	778	1 446	–	33	133	225	898
Амфиподы КФ	196	403	325	483	419	219	113	441	355	668	–	56	387	622	362
Сагитты КФ	4 642	2 989	2 571	4 371	3 043	4 445	4 265	3 669	2 364	3 199	–	557	935	3 289	3 556
Прочие КФ	591	483	141	250	233	396	157	418	118	486	–	235	122	446	327
Весь зоопланктон	14 329	10 893	5 914	11 019	7 060	7 583	8 881	9 729	8 807	9 717	–	1 634	3 491	11 455	9 392
Наваринский район															
МФ + СФ	988	379	210	416	384	486	351	–	100	235	–	–	–	–	394
Копеподы КФ	556	65	149	444	361	737	509	–	515	196	–	–	–	–	392
Эвфаузииды КФ	97	1	108	206	194	643	70	–	173	0	–	–	–	–	166
Амфиподы КФ	12	24	19	21	14	9	1	–	31	0	–	–	–	–	15
Сагитты КФ	498	195	207	208	362	150	169	–	391	488	–	–	–	–	297
Прочие КФ	152	11	12	145	148	7	3	–	4	209	–	–	–	–	77
Весь зоопланктон	2 303	675	705	1 440	1 463	2 032	1 103	–	1 214	1 128	–	–	–	–	1 341

Примечание. «–» — исследования не проводились. * В 2017–2020 гг. обследовалась не вся площадь Алеутской котловины, соответственно, запас зоопланктона рассчитан на обследованную площадь, а среднемноголетние показатели для этого района только для 2002–2013 гг.

Таблица 5.8

Запас (тыс. т) зоопланктона в эпипелагиали (0–200 м) разных районов западной части Берингова моря осенью в 1986–2020 гг.

Состав	1986 г.	1987 г.	1988 г.	1990 г.	1991 г.	1993 г.	2000 г.	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	Средн.	
Командорская котловина																									
МФ+СФ	5 032	5 011	1 885	3 814	1 240	2 765	4 585	11 187	5 062	5 841	2 219	2 386	3 068	2 456	3 218	3 451	1 868	3 040	2 682	6 269	10 143	8 871	8 379	4 542	
Копеподы КФ	3 474	6 856	2 151	2 835	1 635	757	11 677	6 615	18 939	10 233	2 934	11 879	9 430	3 617	4 690	8 083	4 041	3 956	2 495	5 261	8 061	5 957	5 382	6 129	
Эвфаузииды КФ	3 235	1 444	2 144	6 233	2 855	5 075	2 225	4 083	1 876	2 200	5 688	3 433	4 376	3 343	1 133	1 553	2 325	2 959	1 846	1 418	1 795	1 851	3 172	2 881	
Амфиподы КФ	884	1 152	993	1 581	2 623	809	1 453	1 533	908	983	574	664	823	828	1 400	1 703	1 008	1 522	1 651	1 818	1 216	1 023	2 646	1 241	
Салпиды КФ	11 189	10 037	8 411	22 929	6 245	15 601	24 251	7 304	13 446	14 274	8 267	12 268	13 561	21 194	16 534	13 629	7 693	9 569	10 677	11 580	18 465	10 288	12 789	13 052	
Прочие КФ	563	1 442	502	796	383	89	2 552	228	2 415	1 636	853	1 756	1 422	2 869	674	2 603	2 834	1 143	2 470	2 398	2 492	4 390	1 530	1 654	
Весь зоопланктон	24 377	25 942	16 086	38 188	14 981	25 096	46 743	30 950	42 646	35 167	20 535	32 386	34 307	26 389	31 022	19 769	22 189	21 821	28 744	42 172	32 380	33 898	29 499		
з/ч Алеутской котловины																									
МФ+СФ	5 633	1 782	2 499	2 008	2 576	11 775	118	3 519	5 470	5 103	5 597	2 215	3 063	2 333	930	2 982	4 065	1 542	3 051	794	4 412	1 443	7 489	3 487	
Копеподы КФ	5 831	1 773	1 514	541	902	9 410	2 382	13 136	8 691	11 153	8 236	1 762	7 673	2 998	1 668	2 815	4 475	5 984	3 019	723	4 213	1 475	3 752	4 945	
Эвфаузииды КФ	1 826	947	2 159	1 200	8 553	6 577	0	662	3 614	1 150	2 790	6 074	2 231	1 550	1 285	2 317	2 315	2 101	2 545	159	287	275	493	2 626	
Амфиподы КФ	1 153	440	842	813	752	1 156	906	1 040	147	330	403	469	926	763	294	213	1 392	477	783	56	273	480	728	700	
Салпиды КФ	19 677	9 953	14 768	3 296	23 150	29 921	2 570	16 583	21 980	11 764	10 108	5 046	12 083	9 488	11 569	13 445	7 904	4 573	8 709	2 235	7 361	2 499	10 141	12 452	
Прочие КФ	300	340	1 086	534	126	1 649	20	1 764	2 066	1 232	1 289	1 057	1 297	1 154	2 550	436	1 891	2 517	926	1 092	1 004	315	1 157	1 170	
Весь зоопланктон	34 420	15 235	22 868	8 392	36 059	60 488	5 996	36 704	41 968	30 732	28 423	16 623	27 273	18 286	18 296	22 208	22 042	17 194	19 033	5 059	17 550	6 487	23 760	25 380	
Наваринский район																									
МФ+СФ	1 249	445	1 617	494	761	658	576	2 618	792	513	1 231	982	1 067	634	307	289	448	864							
Копеподы КФ	1 559	528	1 196	1 335	2 849	2 354	516	2 507	750	501	2 423	1 478	1 563	1 138	721	536	918	1 345							
Эвфаузииды КФ	1 006	1 191	2 261	1 939	522	3 063	1 081	3 421	1 14	1 636	657	3 508	1 900	516	583	0	3 309	1 571							
Амфиподы КФ	52	24	81	183	142	174	1 180	24	51	58	39	54	75	242	50	46	146								
Салпиды КФ	2 434	186	2 560	2 200	1 802	1 732	342	1 314	605	605	1 244	789	623	798	1 106	1 130	1 627	1 241							
Прочие КФ	10	77	126	126	41	16	61	344	65	92	145	276	69	13	42	223	218	114							
Весь зоопланктон	6 310	2 451	7 841	6 277	6 117	7 997	3 756	10 228	2 377	3 405	5 739	7 087	5 297	3 341	2 809	2 178	6 566	5 281							

* В 2017–2020 гг. обследовалась не вся площадь Алеутской котловины (площади приведены в гл. 1), соответственно, запас зоопланктона рассчитан на обследованную площадь, а среднемноголетние значения для этого района только для 1986–2013 гг.

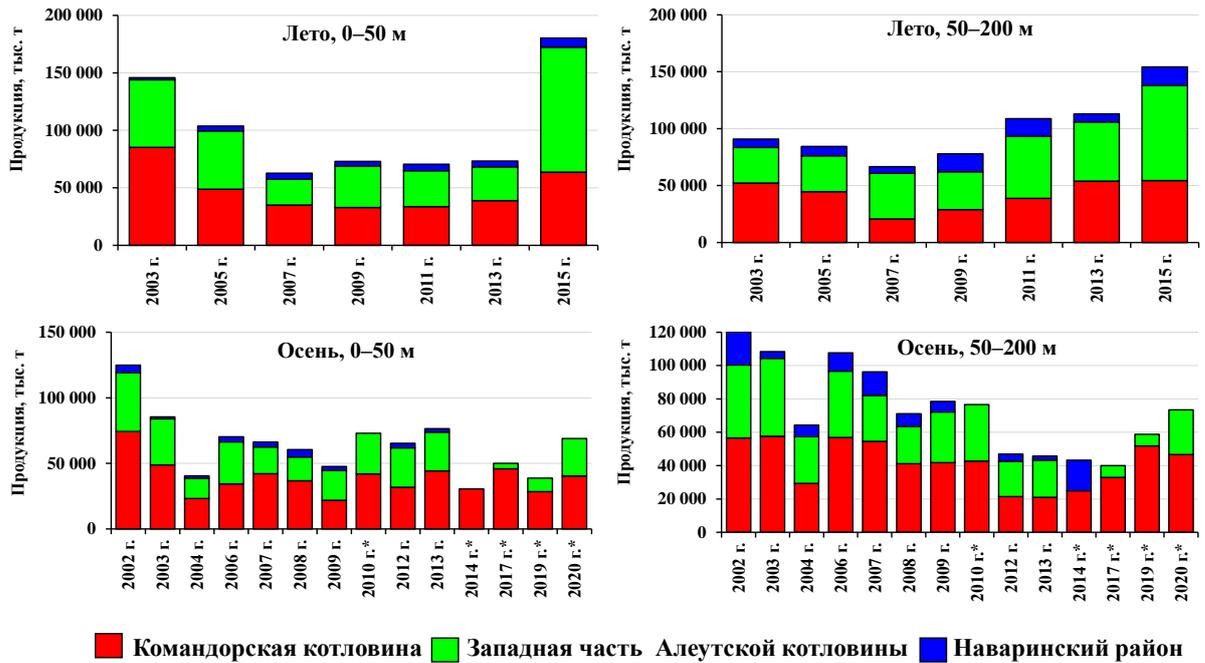


Рис. 5.28. Межгодовая динамика продукции (тыс. т) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 50–200 м в глубоководных котловинах и наваринском районе летом и осенью 2002–2020 гг. * — обследовалась не вся площадь районов, в 2018 г. исследования проводили только в слое 0–200 м (Найденко и др., 2022)

Кроме зоопланктона, важными объектами питания nekтона являются молодь и мелкоразмерные виды рыб и кальмаров. Сезонный и межгодовой характер изменений общего обилия мелкоразмерного nekтона в разных районах отличается (рис. 5.29), что обусловлено различной экологией, распределением и динамикой биомассы видов, обитающих в данных районах.

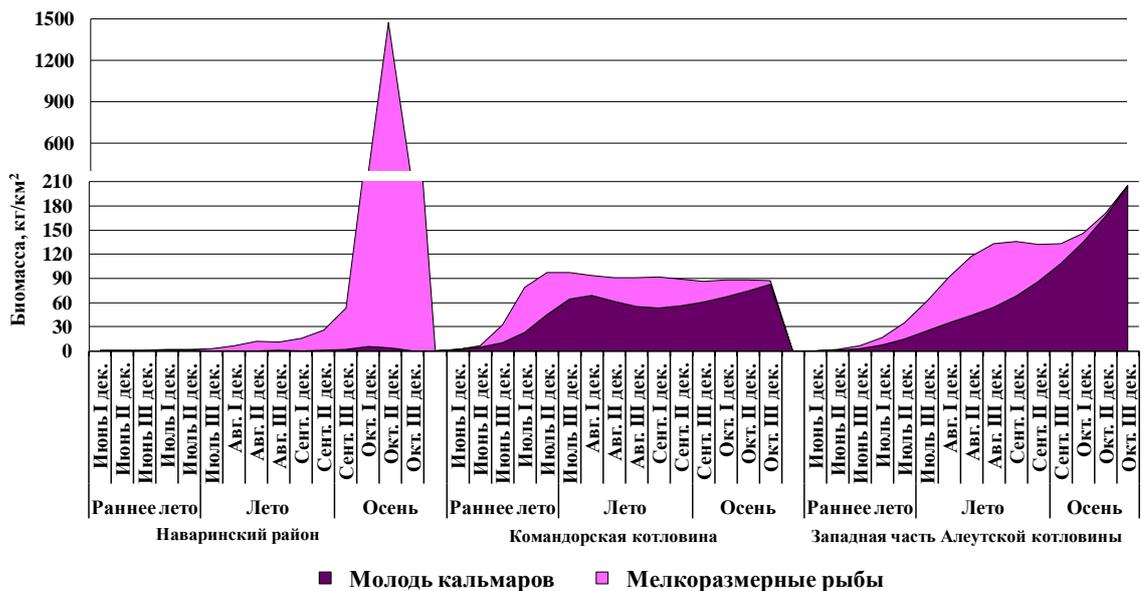


Рис. 5.29. Сезонная динамика биомассы (кг/км²) молоди и мелкоразмерных видов nekтона в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в 2002–2020 гг. (Найденко, Сомов, 2019, с добавлением наваринского района)

В глубоководных берингоморских районах среди мелкоразмерного нектона доминируют главным образом светлоперый стенобрах, серебрянка, молодь северного одноперого терпуга и молодь кальмаров, а в некоторые годы и трехиглая колюшка (Заволокин, Глебов, 2009). Молодь северного одноперого терпуга в верхней эпипелагиали глубоководных районов массово появляется летом (Мельников, Ефимкин, 2003). По среднемноголетним данным биомасса этого вида с июня к августу-сентябрю увеличивается почти в 30 раз, достигая в Командорской и западной части Алеутской котловин 19,0 и 10,8 кг/км². Обилие колюшки также возрастает осенью, составляя в Командорской котловине 0,99 кг/км² (Найденко, Сомов, 2019).

Среди молодежи головоногих моллюсков наиболее многочисленной является молодь северного кальмара. В Командорской котловине его среднемноголетняя биомасса в раннелетний период оценена в 8,8 кг/км², а в летний и осенний периоды соответственно в 36,4 и 69,3 кг/км². В западной части Алеутской котловины показатели обилия молодежи данного вида выше и составляют 3,1, 43,5 и 131,5 кг/км² соответственно в раннелетний, летний и осенний периоды. Обилие молодежи этого вида обуславливает сезонную динамику плотности молодежи кальмаров в течение летне-осеннего периода (рис. 5.29). Молодь других кальмаров в верхней эпипелагиали в большом количестве появляется летом (Найденко, Сомов, 2019). В наваринском районе наиболее обильны мойва, песчанка, молодь минтая и донных рыб. Следует отметить, что в этом районе осенью показатели обилия мелкоразмерных групп и видов рыб выше, чем в глубоководных районах (рис. 5.29).

Общий запас мелкоразмерного нектона (с учетом площади районов) в верхнем слое эпипелагиали Командорской котловины оценен в 23,0 и 22,0 тыс. т летом и осенью, в западной части Алеутской котловины — в 23,0 и 34,0 тыс. т, а в наваринском районе — в 0,5 и 20,0 тыс. т (Найденко и др., 2022). В сезонной динамике обилие мелкоразмерных рыб и кальмаров от раннего лета (июнь) к осени (сентябрь-октябрь) увеличивается в Командорской и западной части Алеутской котловин соответственно в 2 и 6 раз, а в наваринском районе значительно (рис. 5.29).

Общий среднемноголетний запас зоопланктона (без учета продукции) и мелкоразмерного нектона в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин

и наваринского района летом оценен в 40,7 млн т, а осенью — 24,5 млн т. Однако, несмотря на обилие в беринговоморских районах молодежи и мелкоразмерных видов нектона, первостепенное значение в питании рыб и кальмаров имеет крупно-размерный зоопланктон: главным образом эвфаузииды, копеподы, амфиподы и птероподы, а для некоторых видов нектона и желетелые. Совокупный запас этих групп составляет почти половину общих запасов планктонных ресурсов — 20 и 10 млн т соответственно летом и осенью.

Из анализа данных по планктону следует заключить, что сезонный ход развития планктона в глубоководных котловинах характеризуется повышением его биомассы от раннего лета к лету и снижением осенью с I декады октября. Разница между летними и осенними показателями биомассы в верхнем слое эпипелагиали в Командорской и западной части Алеутской котловин и наваринского района составляет соответственно 1,3, 2,2 и 1,3 раза, а в слое 0–200 м — 1,5 и 1,5 и 1,1 раза. Снижение обусловлено осенним перераспределением копепод и хетогнат по вертикали, их выеданием различными потребителями и естественной элиминацией. На фоне уменьшения биомассы этих групп зоопланктона отмечается увеличение в течение летне-осеннего периода обилия эвфаузиид и гипериид. Их максимальные биомассы наблюдаются в сентябре-октябре, при этом в слое 0–50 м обилие амфипод от раннего лета к осени увеличивается в среднем в 5–6 раз, а эвфаузиид — в 2–6 раз. Наиболее значительное увеличение количества эвфаузиид отмечается в наваринском районе.

Межгодовые изменения обилия зоопланктона в летний и осенний периоды в разных районах составляют 2–3 раза в слое 0–50 м и 4–5 раз в слое 0–200 м. Исключением является 2015 г., когда в планктоне отмечали значительное количество копепод и разница в показателях смежных лет была более существенной. В некоторые годы, особенно выделяющиеся по аномалиям климатических показателей (теплые или холодные), увеличивается обилие зоопланктонных видов, принадлежащих к тепловодным или холодноводным группировкам. Но даже в пределах одного типа лет изменчивость в обилии этих видов может быть существенной, что свидетельствует о динамичности среды обитания планктёров и многофакторном

влиянии на их количественное развитие. Тем не менее в западной части моря при смене (по гидрологическим условиям) типов лет повышение общей биомассы планктона происходит чаще всего в теплые годы. В целом в 2002–2020 гг. значительных изменений в составе и обилии планктонных сообществ не произошло.

Общие запасы кормовых ресурсов, включающие зоопланктон и мелкоразмерный нектон, для верхнего слоя эпипелагиали глубоководных котловин и наваринского района летом оценены в 41 млн т, а осенью — в 24 млн т. Среднеголетняя величина продукции зоопланктона в этих районах в 50-метровом слое составляет летом 101 млн т, а осенью — 64 млн т, из которых на долю важных в кормовом отношении групп планктона приходится почти половина общих запасов планктона. В верхнем 50-метровом слое в глубоководных котловинах летом и осенью находится значительное количество ресурсов — соответственно 50 и 45 % от запаса зоопланктона всей эпипелагиали, а в наваринском районе — 32 и 26 %. Полученные данные о запасах кормовой базы позволяют оценить пищевую обеспеченность рыб и кальмаров в рассматриваемых районах в летне-осенний период.

5.3. Питание и трофические отношения нектона

Как уже указывалось в главе 3, по типу питания и составу рациона эпипелагические потребители разделяются на три группы: «эврифаги — преимущественно нектонофаги», «эврифаги с определенной долей нектонной пищи», «эврифаги — преимущественно планктофаги». В западной части Берингова моря группу «эврифаги — преимущественно нектонофаги», в рационе которых преобладает нектонная пища, составляют кижуч, чавыча, японский морской лещ, северный одноперый терпуг с размерами тела более 30 см, тихоокеанский хаулиод (*Chauliodus macouni*), поднимающийся к поверхности ночью, а также хищные рыбы (алепизавр, кинжалозуб, акулы), т.е. видов «типичных нектонофагов» немного. Остальные виды относятся к «эврифагам с некоторой долей нектонной пищи» и «эврифагам — преимущественно планктофагам» (рис. 5.30).

Группу «эврифаги с определенной долей нектонной пищи» формируют виды, в питании которых нектонная пища присутствует в заметном количестве (в

среднем до 20 % рациона), но не доминирует, хотя в отдельных случаях ее доля в рационе может быть высокой. В берингоморских районах к этой группе относятся северный кальмар (с размерами мантии до 20 см), крупноразмерные нерка и горбуша, а также угольная рыба (*Anoplopoma fimbria*) (рис. 5.31). Следует отметить, что, несмотря на присутствие нектонной пищи в питании нерки и горбуши, первый вид относится к видам с преобладанием в рационе амфипод и эвфаузиид, а второй — эвфаузиид.

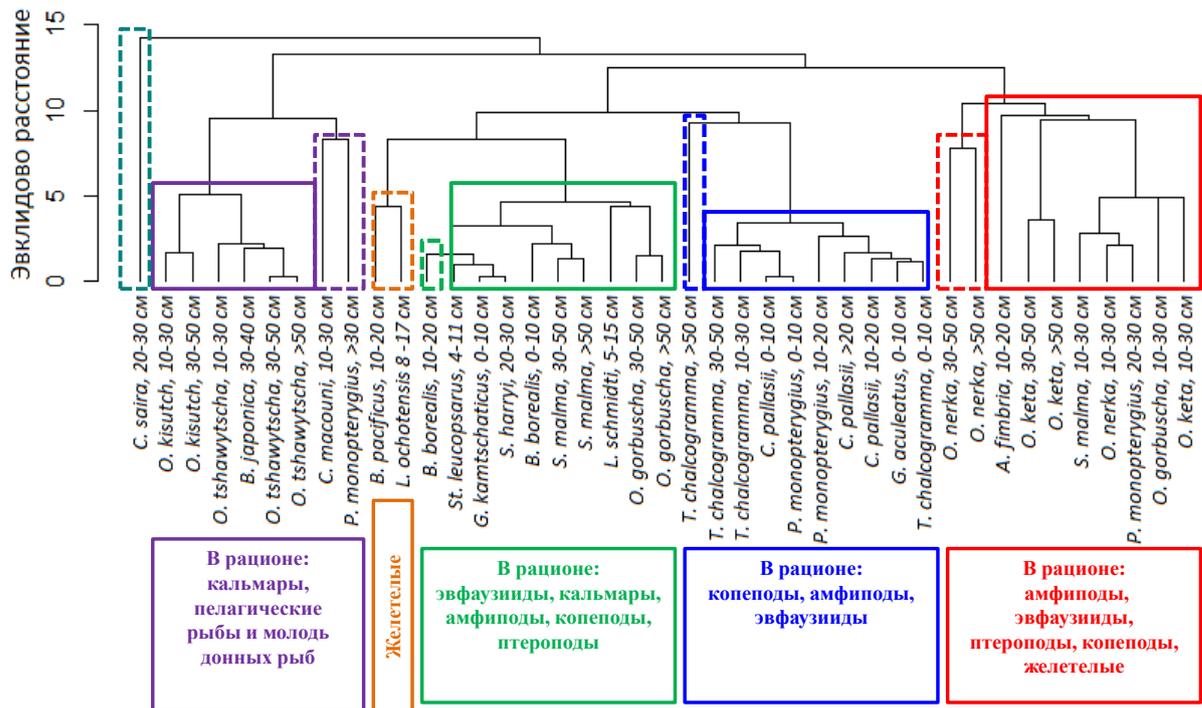


Рис. 5.30. Ранжирование рыб и кальмаров по составу их пищевого рациона в верхнем слое эпипелагиали в западной части Берингова моря в летне-осенний период (Найденко, Сомов, 2019)

Группа видов «преимущественно планктофаги» (у которых до 90 % рациона составляет планктон) ранжируется по доминированию в составе пищи эвфаузиид, копепод, амфипод или желетельных. Представителями этой группы являются различные виды мезопелагических рыб, молодь лососей (горбуши, кеты, нерки, главным образом с длиной тела до 30 см), северного одноперого терпуга (с длиной тела до 10 см), сайра, скопелазавр, трехиглая колюшка, молодь кальмаров (камчатского и др.) (см. рис. 5.30 и 5.31).

Видовые различия питания рыб и кальмаров, их размеры и физиологическое состояние, а также кормовые условия в местах обитания определяют трофический статус видов и объемы потребления ими кормовых ресурсов.

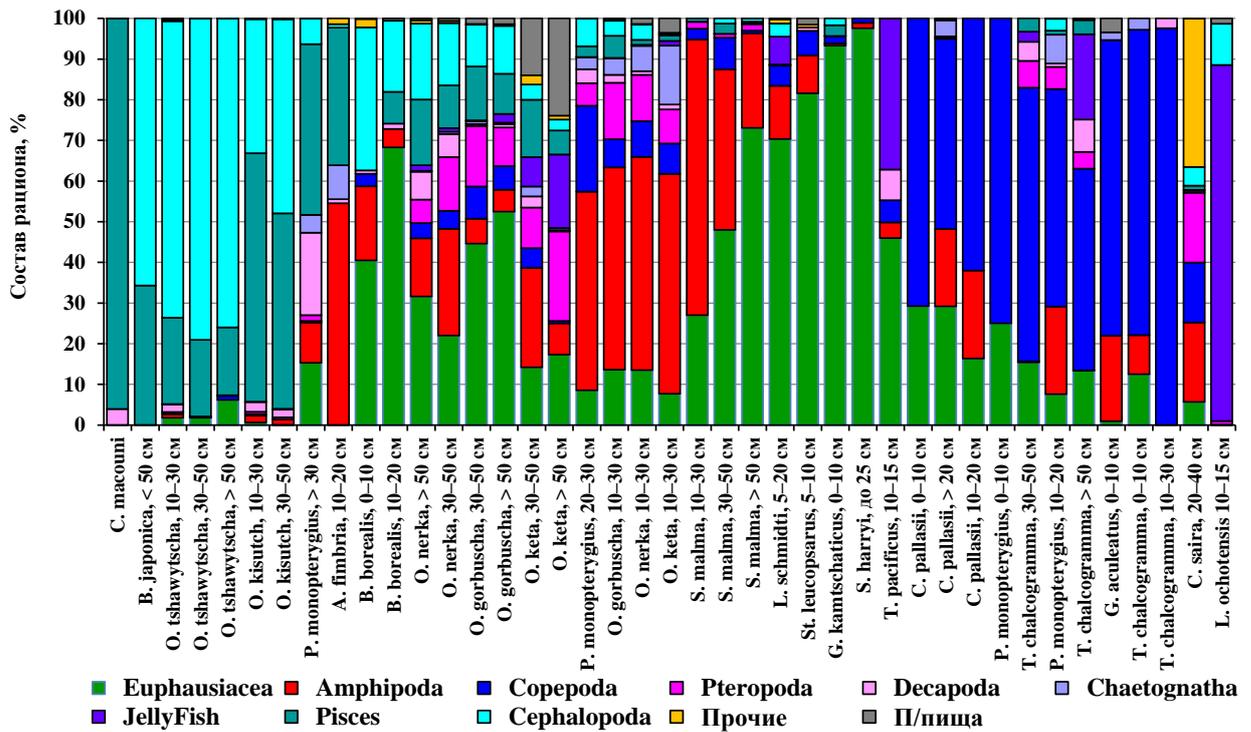


Рис. 5.31. Состав пищевого спектра (%) массовых видов рыб и кальмаров в летне-осенний период в верхнем слое эпипелагиали западной части Берингова моря

Тихоокеанские лососи. Питание этой группы рыб во время миграций и нагула в берингоморских районах изучено довольно хорошо и освещено в в большом количестве как отдельных публикаций, так и в обобщающих работах (Радченко, 1994; Волков и др., 1997, 2005; Волков, Косенок, 2005, 2006; Дулепова и др., 2005; Naydenko et al., 2005a, b, 2007a, b; Ефимкин, 2006; Чучукало 2006; Чучукало, Кузнецова, 2006; Коваль 2007; Косенок, Найденко, 2008; Найденко, 2008; Найденко и др., 2008; Naydenko, 2008; Шунтов и др., 2010б; Волков, 2014, 2016б; Заволокин, 2014; Бугаев, 2015; и мн. др.).

Используя опубликованные материалы и полученные в комплексных экспедициях новые данные, проанализированы изменения состава и интенсивности питания лососей в течение летне-осеннего периода 2002–2020 гг.

Горбуша. В берингоморских районах у молоди горбуши (с длиной тела $AC \leq 30$ см) доминирующей группой рациона являются мелкоразмерные гипериды (достигающие в некоторые годы до 90–100 % рациона), а копеподы, птероподы, эвфаузииды, молодь декапод, кальмаров и рыб имеют меньшее значение (рис. 5.31). В питании крупных рыб ($AC > 30$ см) увеличивается доля крупноразмерных эвфаузиид, птеропод и nektonной пищи и незначительно уменьшается

доля копепод. Все эти группы составляют в среднем до 90–95 % рациона, остальные кормовые объекты имеют низкую долю в рационе и являются второстепенной пищей. По сравнению с тихоокеанскими прикурильскими водами в берингово-морских котловинах в питании крупноразмерной горбуши летом отмечается меньшая доля копепод и более высокая — гипериид. Это обусловлено тем, что в Беринговом море биомасса копепод ниже, чем в районах северо-западной части Тихого океана, а биомасса гипериид, напротив, выше (см. гл. 3).

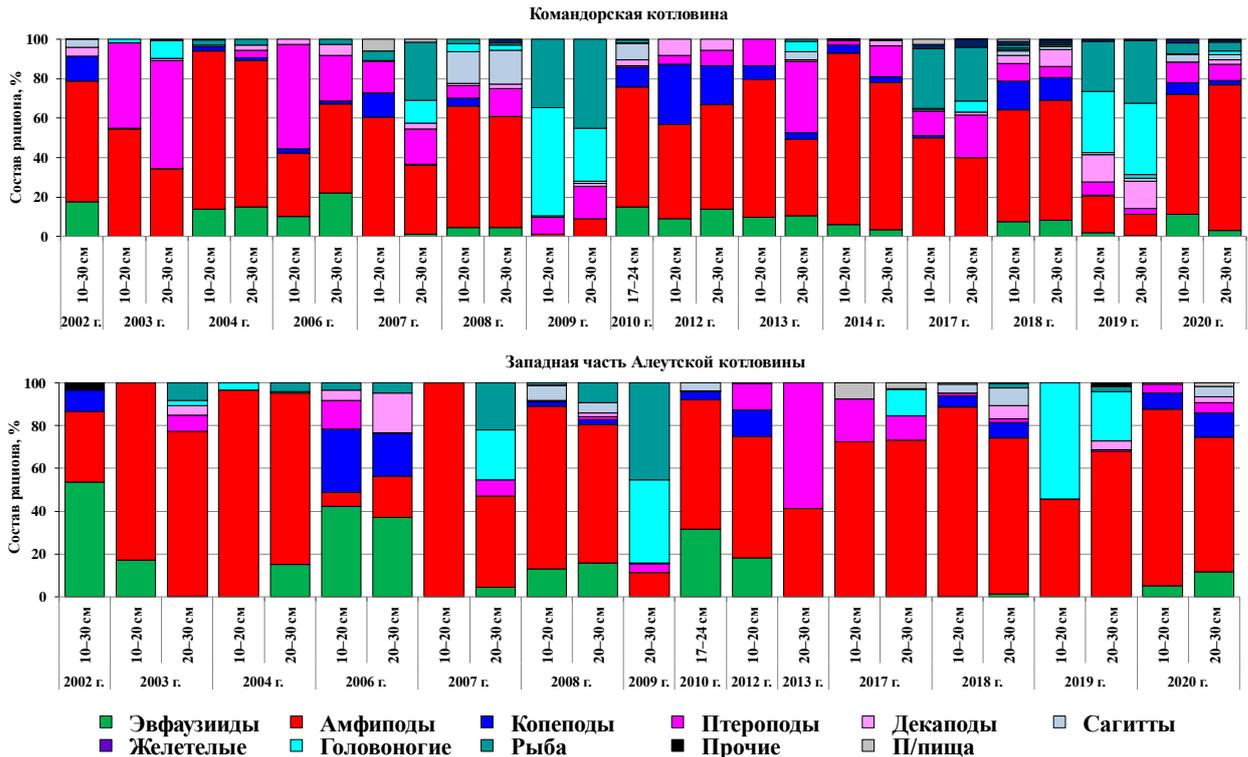


Рис. 5.32 Межгодовая динамика состава рациона (%) молоди горбуши в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин Берингова моря осенью (Найденко и др., 2020)

В сезонной динамике следует отметить увеличение от июня (раннее лето) к июлю-августу (лето) в рационе горбуши доли эвфаузиид и птеропод, а в Алеутской котловине нектонной пищи, в том числе молоди терпуга (рис. 5.33).

Межгодовая динамика состава рациона горбуши обусловлена в первую очередь обилием, распределением и доступностью кормовых объектов в местах ее нагула. Например, осенью 2002 г. в Командорской котловине биомасса эвфаузиид, в основном *Th. longipes*, в верхнем слое эпипелагиали в темное время суток увеличивалась почти в 20 раз (Найденко, 2007). В данном районе доля свежезаглоченных эвфаузиид в желудках молоди горбуши значительно возрастала только в период с 18 до 22 ч, т.е. ры-

бы питались ими преимущественно во время подъема рачков в верхние слои эпипелагиали. При этом их среднесуточная доля в рационе горбуши составляла 18 % (рис. 5.34). В то же время в западной части Алеутской котловины среднесуточная доля эвфаузиид в рационе достигала 54 %, хотя средняя по району биомасса рачков в планктоне была ниже, чем в Командорской котловине. Именно в районе Алеутской котловины различия между дневной и ночной биомассой были не так значительны (в 9 раз), что важно для лососей, которые питаются в основном в светлое время суток. Кроме того, в этом районе имелись участки повышенного обилия (до 482 мг/м³) эвфаузиид, где, по всей видимости, и нагуливалась молодь горбуши.

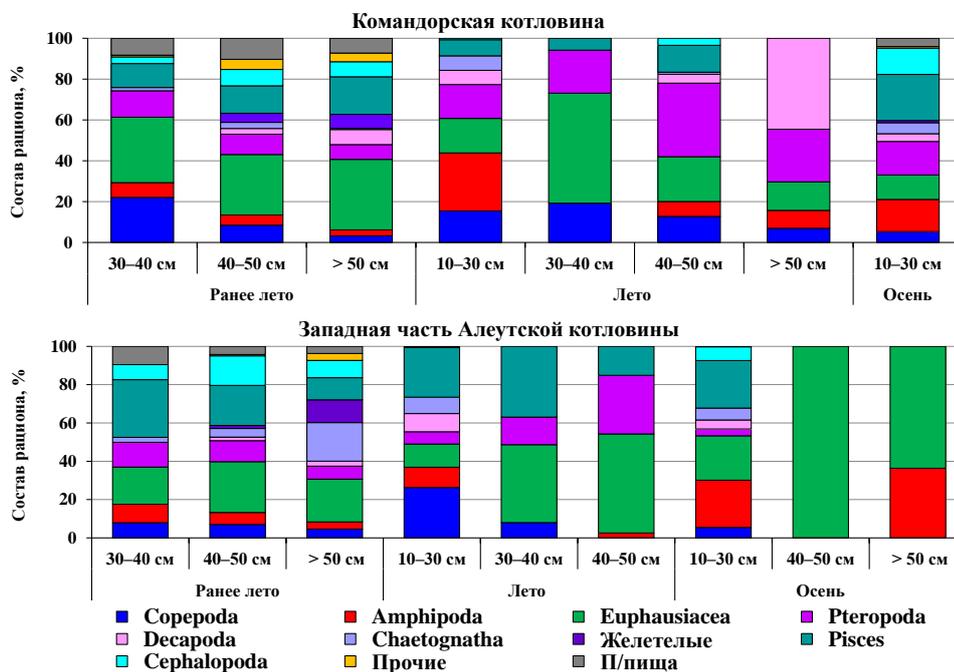


Рис. 5.33. Состав пищевого рациона горбуши (%) в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря в раннелетний, летний и осенний периоды

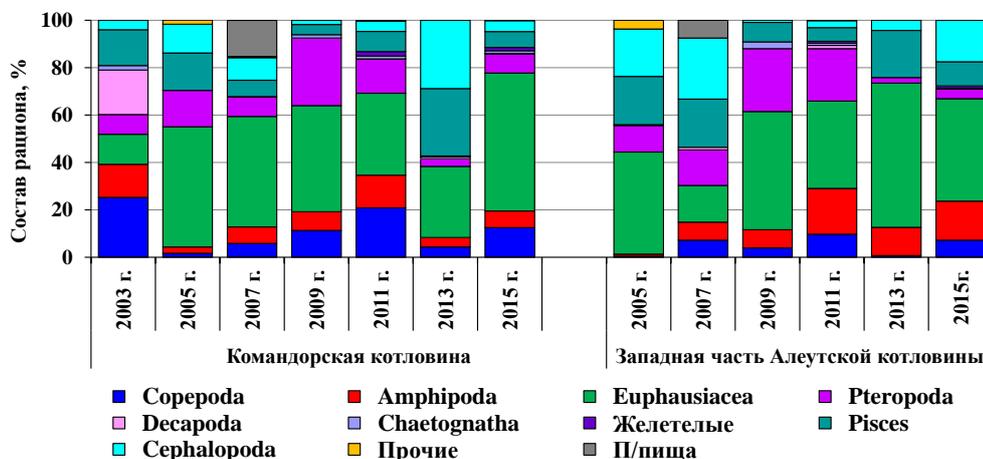


Рис. 5.34. Межгодовая динамика состава рациона (%) горбуши с размерами тела 40–50 см в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин Берингова моря летом

Примечательно, что осенью 2002 г. в обоих районах в рационе горбуши была заметной (10 и 13 %) доля копепод, дневная биомасса которых в слое 0–50 м в период исследований была значительной — 619 и 989 мг/м³ соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловин. При этом в Командорской котловине, где обилие копепод было более высоким, их доля в рационе горбуши чаще всего также была выше (Найденко, 2007).

Осенью 2003 г. в Командорской котловине обилие эвфаузиид в верхнем 50-метровом слое было очень низким и в светлое время суток не превышало 0,5 и 8,0 мг/м³ (и только ночью достигало 132,0 и 81,0 мг/м³). Вероятно, поэтому в данном районе в питании молоди горбуши отсутствовали эвфаузииды. В западной части Алеутской котловины их доля в рационе также была невысокой. Основу питания горбуши (83 и 77 % рациона у рыб размерами тела 10–20 и 20–30 см) в этом районе составляли гипериды (см. рис. 5.32), биомасса которых в верхнем 50-метровом слое в светлое время суток достигала 49 мг/м³, что является высоким показателем обилия для этих рачков. В Командорской котловине более половины рациона (53 %) молоди горбуши составляли птероподы, которые в верхнем слое эпипелагиали в светлое время суток были обильны, достигая 53 мг/м³, в то время как в Алеутской котловине доля крылоногих моллюсков в планктоне составляла всего 7 мг/м³ и в рационе горбуши не превышала 8 % (Найденко и др., 2007).

В 2006, 2010, 2012, 2018 и 2020 гг. в питании молоди горбуши наблюдали повышенную по сравнению со смежными годами долю копепод. Это, по всей видимости, связано с высокой удельной биомассой *N. plumchrus* и *N. cristatus* в слое 0–50 м. Например, в западной части Алеутской котловины в 2006 г. биомасса этих видов составила соответственно 137 и 50 мг/м³, а в 2012 г. — 51 и 245 мг/м³.

Осенью 2007, 2009, 2017 и 2019 гг. молодь горбуши активно потребляла молодь кальмаров и мелких рыб. Вероятно, не только обилие зоопланктонных объектов, но массовость и доступность nektonных организмов определяли высокую долю последних в питании горбуши. В целом, несмотря на межгодовую изменчивость состава рациона молоди горбуши, осенью в ее питании чаще всего доминируют гипериды. В Командорской котловине самая высокая их доля (75 % и вы-

ше) отмечалась в 2004, 2014 и 2020 гг., а в западной части Алеутской котловины — в 2003–2004, 2007–2008, 2018 и 2020 гг. (рис. 5.32).

Из заметных межгодовых отличий питания взрослой горбуши (с размерами тела 40–50 см) в Командорской котловине следует отметить пониженную долю эвфаузиид в ее рационе в 2003 г., повышенную долю птеропод в 2009 г. и нектонных организмов в 2013 г., а в западной части Алеутской котловины — повышенную долю рыбных объектов в питании в 2003 г. и пониженную — эвфаузиид в 2007 г. (см. рис. 5.34).

Необходимо отметить, что характерной чертой питания лососей в Беринговом море является присутствие в заметном количестве нектонной пищи в рационе. Это обусловлено тем, что продукция мелкого нектона в беринговоморских районах выше, чем в других регионах. Например, летом 2003 г. биомасса северного одноперого терпуга (главным образом его сеголеток) в Алеутской котловине достигала $0,6 \text{ т/км}^2$, и молодь этого вида присутствовала в питании не только планктоноядных горбуши, кеты и нерки (составляя от 15 до 90 % рациона), но и у нектоноядной чавычи (варьируя от 40 до 67 %). В обоих районах биомасса зоопланктона была выше среднемноголетней, разница между дневными и ночными биомассами была несущественной, но в Алеутской котловине на единицу массы нектона приходилось меньше зоопланктона, а молоди терпуга больше, чем в Командорской котловине, что, вероятно, и отразилось на составе рациона горбуши. Когда летом в верхней эпипелагиали глубоководных котловин, появляется большое количество молоди кальмаров, их доля в питании рыб возрастает. Например, в 2013 в Командорской и в 2005, 2007 и 2015 гг. в западной части Алеутской котловинах молодь кальмаров в рационе горбуши составляла от 18 до 28 % (рис. 5.34).

Увеличение доли нектонной пищи в рационе лососей является отражением изменений в составе их кормовой базы, при которых значительное обилие и доступность молоди нектона можно считать благоприятным фактором для нагула лососей, особенно при пониженном количестве зоопланктонной пищи. При этом в условиях изменения количества излюбленных кормовых объектов лосося могут

переходить на питание второстепенной пищей (например, сагиттами, молодой декапод и мизид, желетелыми). Это, в частности, отмечается у горбуши (см. рис. 5.32, 5.34).

Интенсивность питания взрослой горбуши в начале анадромных миграций в июне-июле обычно выше, чем в июле-августе, а рыбы, проходящие через глубоководные районы к местам нереста осенью, питаются слабо либо вообще не питаются. Рассчитанный средний ИНЖ для летне-осеннего периода у преданадромной горбуши составил 101 ‰. Скатившаяся и нагуливающаяся в глубоководных котловинах молодь горбуши в летний и осенний периоды питается более интенсивно: ИНЖ в некоторых случаях достигали 800–1000 ‰, но среднемноголетний показатель интенсивности питания составил 154 ‰.

В межгодовой динамике пониженная интенсивность питания молодежи горбуши в Командорской котловине отмечалась в 2004, 2006, 2008, 2010, 2017 и 2019 гг., а в Алеутской котловине — в 2003, 2006 и 2017 гг. При этом самую низкую (93,5 и 51,7 ‰) интенсивность питания молодь имела в обеих котловинах в 2017 г. (рис. 5.35).

Судя по среднемноголетним показателям, молодь горбуши в Командорской котловине питается менее интенсивно, чем в западной части Алеутской котловины. Среднемноголетние значения ИНЖ в этих районах составили соответственно 159 и 170 ‰.

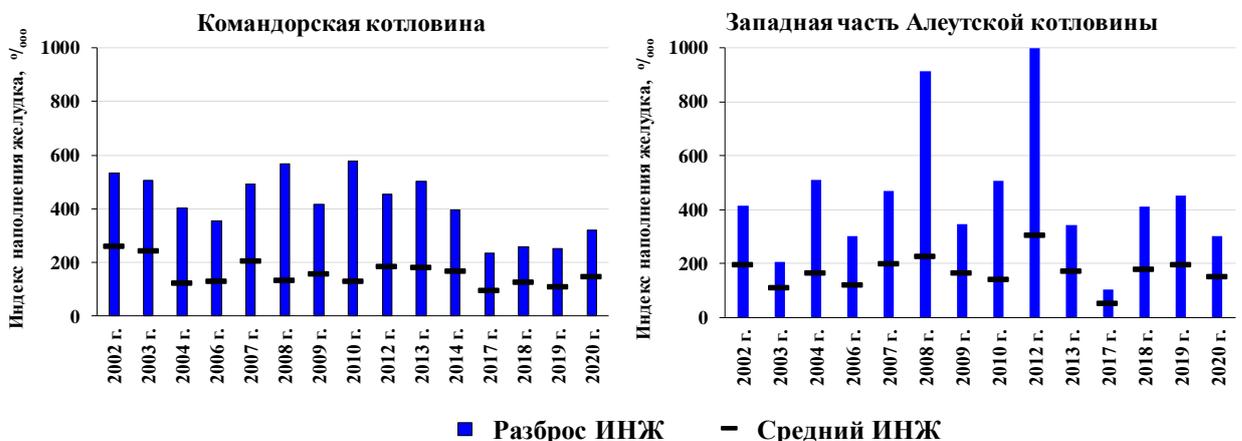


Рис. 5.35. Межгодовая динамика интенсивности питания (ИНЖ, ‰) молодежи горбуши в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря осенью 2002–2020 гг.

По данным разных авторов (Ефимкин, 2003; Темных, 2004; Чучукало, 2006; Коваль, Морозова, 2008; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; Naydenko, 2010; Заволокин, 2014; Волков, 2016б) величина суточного рациона взрослой горбуши варьирует от 1,5 до 4,3–5,5 % массы тела, а у молоди может достигать 7,0–8,6 %.

При сравнении питания горбуши в 1990-е и 2002–2020-е гг. значительной разницы по составу и величине рациона не отмечено. Так, основу питания взрослой горбуши летом 1993 г. составляли эвфаузииды (28,2 % рациона), рыбы (28,5 %), кальмары (17,0 %) и птероподы (14,2 %), а доля гипериид и копепод была невысокой (5,1 и 4,8 %), суточный рацион при этом оценен в 1,5–3,1 % массы тела (Чучукало, 2006). Эти же кормовые группы формировали рацион горбуши в 1991–1995 и 2002–2020 гг. Величина рациона рыб в 1990-е и 2002–2020-е гг. была почти на одном уровне.

Трофический уровень взрослой горбуши в период нагула и миграций через глубоководные берингоморские районы составляет 3.4–3.7, а в некоторые годы за счет преимущественного питания рыбой и кальмарами он достигает и даже превышает 4.0, молодь обычно находится на 3.2–3.4 TL.

Кета. У кеты количество групп кормовых организмов, которые играют важную роль в питании, выше, чем у горбуши. Такое разнообразие достигается за счет включения в рацион кормовых объектов, по отношению к которым этот вид лососей проявляет избирательность. Характерной чертой питания кеты является «птероподная специализация» и потребление в большом количестве желетелых, что наблюдается почти во всех районах ее нагула (Волков, 1994, 2014, 2016б; Волков и др., 1997; Дулепова, 1998; Старовойтов, 2002; Чучукало, 2006; Найденко, 2007; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а).

В берингоморских районах в рационе кеты желетелый планктон (гребневика, медузы, сальпы, ойкоплевры), декаподы и сагитты имеют более высокую долю, чем у других лососей, что обусловлено морфологическими особенностями строения желудка и позволяет ей значительно расширять спектр питания. Значение этих гидробионтов в питании обычно повышается с увеличением размеров кеты (рис. 5.36), поэтому чаще всего желетелый планктон отмечается в рационе нагульных половозрелых и крупных неполовозрелых рыб.

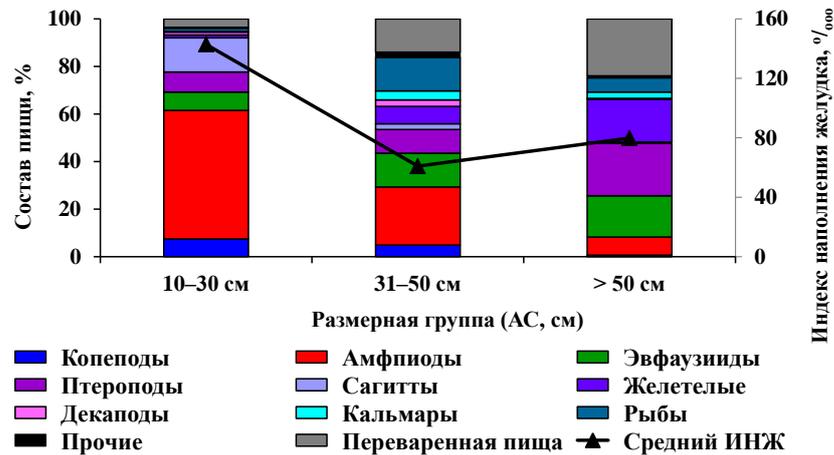


Рис. 5.36. Состав пищевого спектра кеты (%) в верхней эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря в летне-осенний период

Например, летом 2005 г. у крупной кеты желетелье доминировали в рационе в прибрежных и северных районах (т.е. ближе к нерестовым рекам), в то время как в глубоководных районах кета питалась, кроме желетелье, и другими кормовыми объектами — эвфаузиидами, птероподами и гипериидами (рис. 5.37). Доля желетелье планктона в рационе крупных рыб (АС > 50 см) может изменяться от десятых долей до 100 %, составив, по многолетним данным, в среднем для летне-осеннего периода 18 %. Доля другой излюбленной пищи — птеропод — также увеличивается в рационе крупноразмерных рыб, составляя в летне-осенний период в среднем 22 %. Гиперииды и копеподы имеют высокую долю только у мелко- и среднеразмерной кеты (АС до 40–50 см) (см. рис. 5.36).

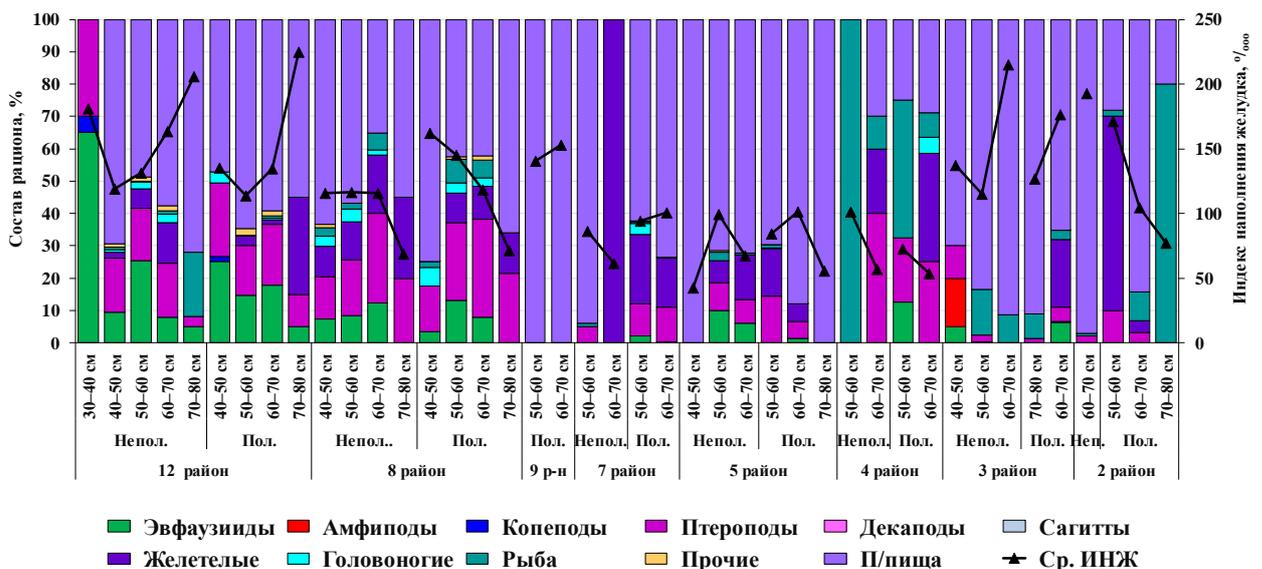


Рис. 5.37. Состав пищевого рациона (%) и интенсивность питания (ИНЖ, ‰) разноразмерной кеты в верхнем слое эпипелагиали разных районов Берингова моря летом 2005 г.: Пол. — половозрелые, Непол. — неполовозрелые. Названия районов приведены на рис. 1.1

В берингоморских районах по сравнению с тихоокеанскими прикурильскими водами в питании кеты, особенно мелкоразмерной, отмечается более высокая доля сагитт. Общей характеристикой сезонной динамики питания кеты берингоморских районов является снижение эвфаузиевых рачков в рационе от раннего лета к осени. Кроме этого, в Командорской котловине осенью у крупных рыб возрастает потребление нектонных организмов, а в западной части Алеутской котловины — гипериид (рис. 5.38).

В межгодовой динамике состава рациона кеты разных размерных групп отмечается существенное варьирование доли основных кормовых групп. В холодные годы в питании кеты наблюдается некоторое увеличение доли копепод и сагитт (Волков, 2016б). В другие годы изменения касались количественного соотношения предпочитаемых кормовых объектов. Так, осенью 2017–2020 гг. в Командорской котловине доля птеропод в питании рыб с размерами тела 40–50 см изменялась от 1 до 41 %, гипериид — от 5 до 32 %, а рыбной пищи — от 20 до 61 % (рис. 5.39).

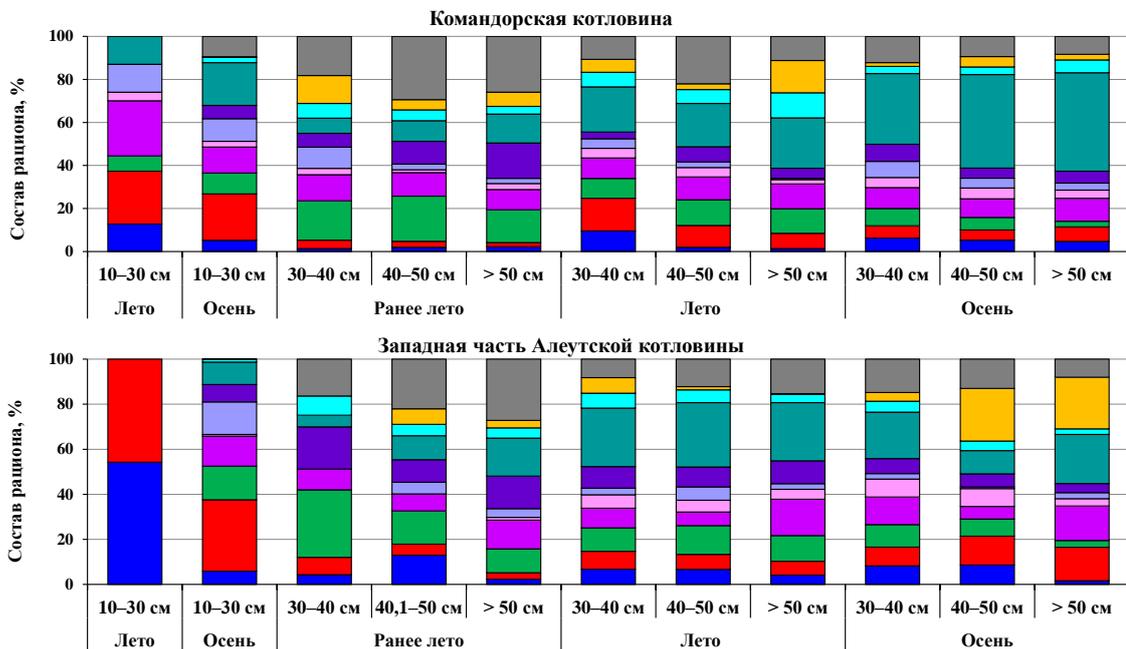


Рис. 5.38. Сезонная динамика состава пищевого рациона (%) кеты в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря в 2002–2020 гг. Легенда как на рис. 5.35

В западной части Алеутской котловины доля гиперииид варьировала от 7 до 63 % рациона, а желетелого планктона — от 2 до 15 %. Доля второстепенных кормовых организмов во все годы исследований была невысокой.

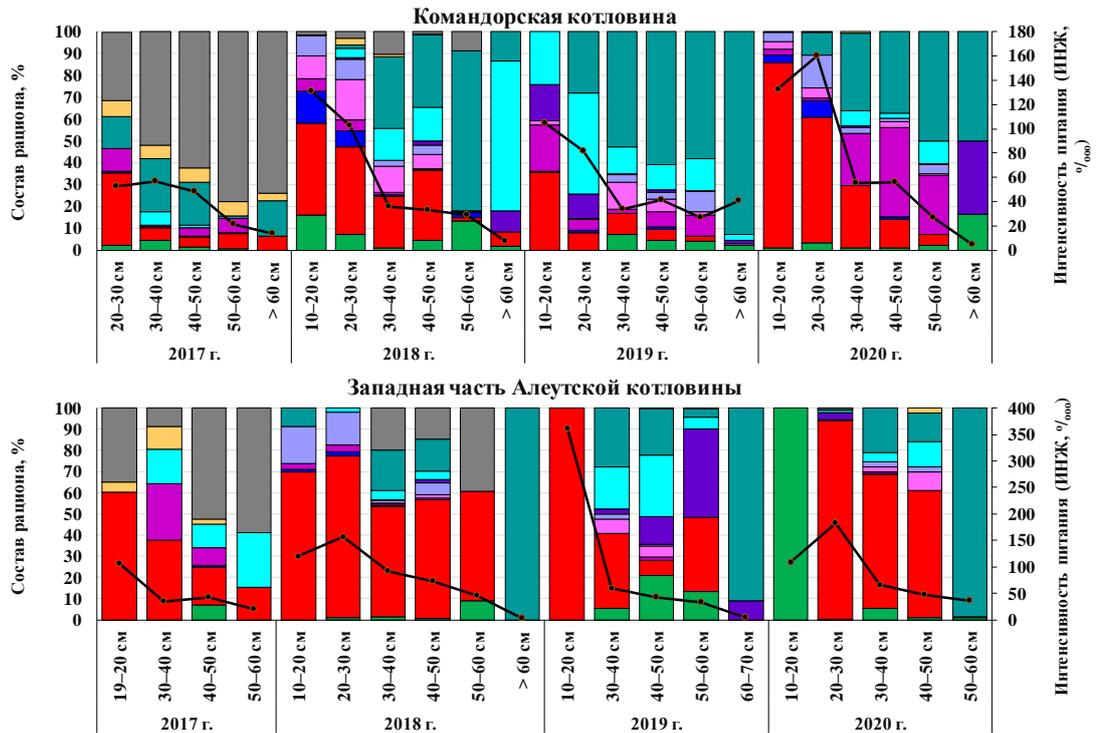


Рис. 5.39. Динамика состава пищевого рациона (%) и интенсивности питания (ИНЖ, ‰) разновозрастной кеты в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря осенью 2017–2020 гг. Легенда как на рис. 5.35

В целом же в многолетней динамике состава пищи кеты кардинальных изменений не отмечено. Рацион этого вида формировали главным образом желелетые и большое значение имели птероподы, эвфаузииды и гиперииды (рис. 5.40).

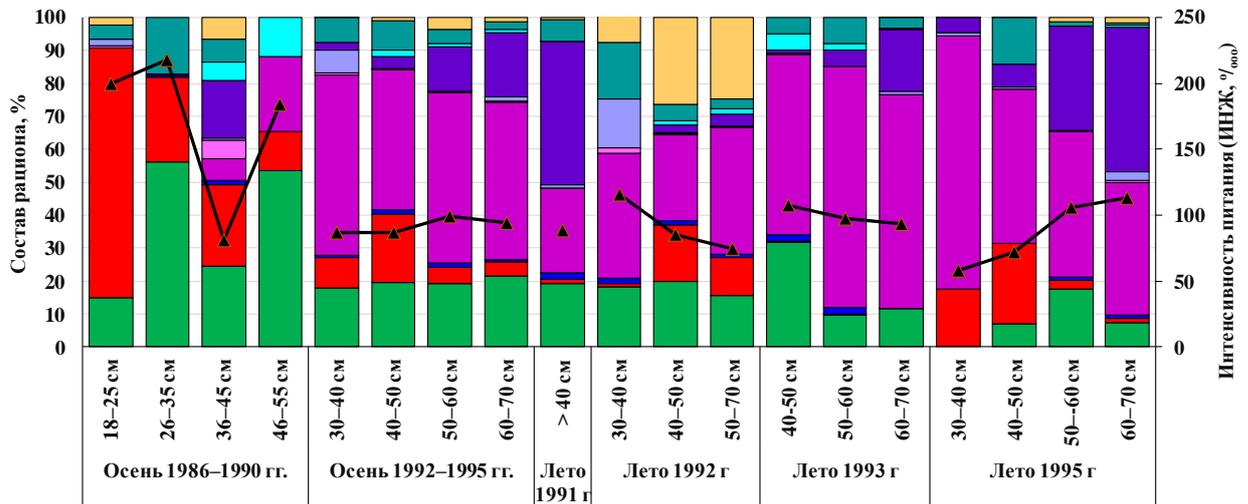


Рис. 5.40. Состав пищевого рациона (%) и интенсивность питания (ИНЖ, ‰) разновозрастной кеты в верхней эпипелагиали Командорской котловины осенью 1986–1990 и 1992–1995 гг. и летом 1991–1995 гг. (по: Ефимкин и др., 2004; Чучукало, 2006). Легенда как на рис. 5.35

Наиболее высокая интенсивность питания кеты в летне-осенний период наблюдалась у ее молоди (с размерами тела 10–20 и 20–30 см) (см. рис. 5.36). Пониженная интенсивность питания молоди кеты отмечалась в те же годы, что и у мо-

лоди горбуши. В отдельные годы средние ИНЖ у кеты были высокими, например, осенью 2019 г. в западной части Алеутской котловины он составил 360 ‰ (рис. 5.41).

В Алеутской котловине молодь этого вида питалась более интенсивно (среднемноголетний ИНЖ составляет 154 ‰), чем в Командорской (где этот показатель ниже — 136 ‰). Суточный пищевой рацион молоди в разные годы оценивается от 5,0 до 8,4 % массы тела и выше (Волков, Косенок, 2006; Ефимкин, 2006; Чучукало, 2006; Косенок, Найдено, 2008; неопубликованные данные Н.А. Кузнецовой).

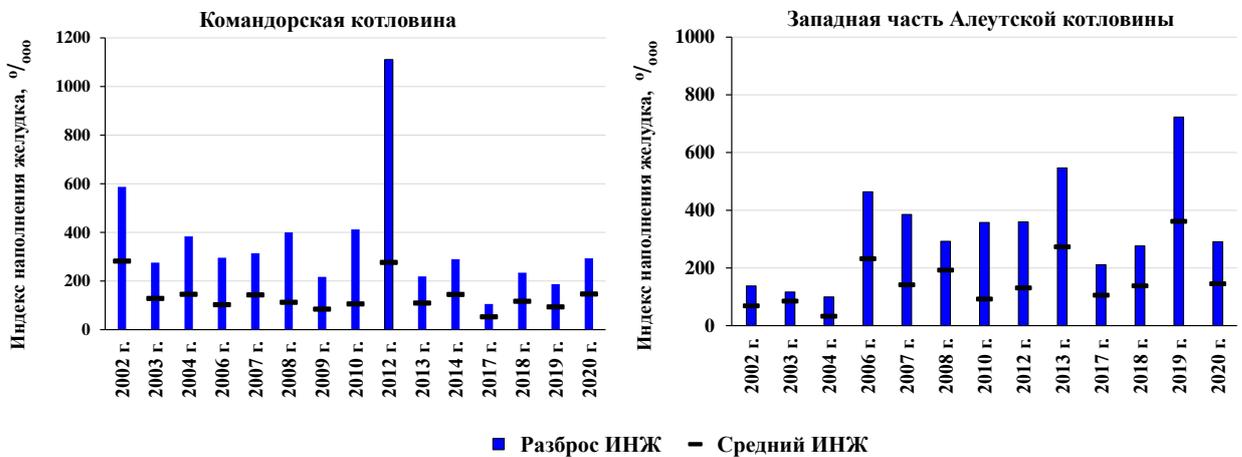


Рис. 5.41. Межгодовая динамика интенсивности питания (ИНЖ, ‰) молоди кеты (АС до 30 см) в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря осенью

Для крупных рыб характерна средняя интенсивность питания, о чем свидетельствуют среднемноголетние показатели ИНЖ на уровне 60–80 ‰ (см. рис. 5.36 и 5.39). Суточный рацион преднерестовой кеты летом изменяется (в зависимости от удаленности от мест нереста) в пределах 0,8–4,5 % массы тела, а осенью снижается до 1,0–1,5 %. Нагуливающая неполовозрелая кета питается более интенсивно, и ее СПР находятся в пределах 3,2–4,8 % (Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; с дополнениями за 2010–2020 гг.). Выявленного тренда снижения интенсивности питания кеты в берингоморских районах в 2002–2020-е гг. по сравнению 1980-ми и 1990-ми гг. не отмечено. В 1986–1990 и 1991–1995 гг. величина рациона у рыб размером до 30 см составляла 6,3–4,8 % массы тела, а у более крупных рыб изменялась от 3,3 до 5,6 % (Ефимкин, 2006; Чучукало, 2006).

Кета в летне-осенний период находится на трофическом уровне от 3.5 до 4.2. Вариабельность положения в трофической сети определяется питанием этого вида гребневиками, медузами, текосоматными птероподами (*Thecosomata*) и различными нектонными объектами более высокого трофического положения в сети, чем гиперииды, эвфаузииды, копеподы и прочие планктонные кормовые организмы, которые также присутствуют в рационе кеты. Трофический уровень молоди кеты, как и горбуши, составляет 3.2–3.4.

Нерка. Видовой и размерный состав пищевого рациона нерки в первую очередь определяется морфологическим строением ротового и жаберного аппаратов, что обуславливает особенности и отличия питания этого вида по сравнению с другими видами лососей (Чучукало, 2006; Чучукало, Напазаков, 2011; Волков, 2014, 2016б). Основу питания нерки в глубоководных беринговомских котловинах составляют гиперииды, эвфаузииды, птероподы, копеподы, а также молодь декапод, рыб и кальмаров. По данным 2002–2020 гг. у молоди нерки в летне-осенний период совокупная доля гипериид и эвфаузиид в рационе достигала 66 %, снижаясь у крупных рыб до 46 %, в то время как доля нектонной пищи, напротив, увеличивалась с 5 до 35 % (рис. 5.42).

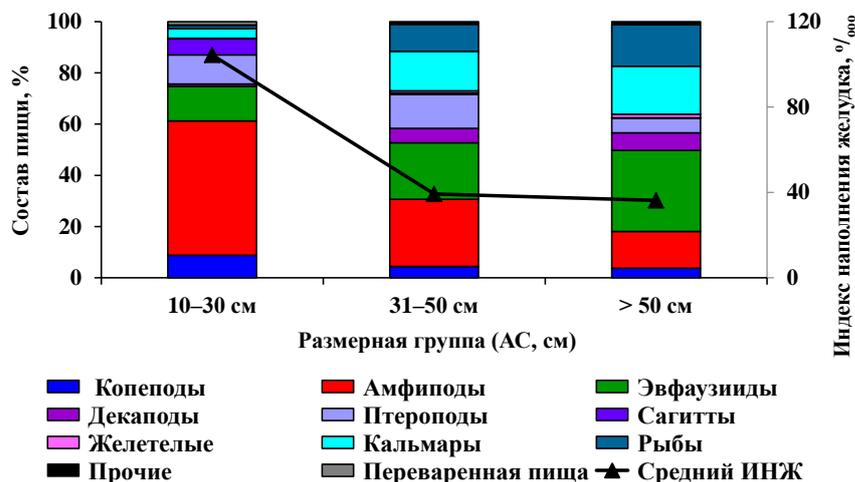


Рис. 5.42. Состав пищевого рациона (%) и интенсивность питания (ИНЖ, ‰) нерки в верхней эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря в летне-осенний период

Вследствие морфологических особенностей строения жаберного аппарата способность нерки питаться мелким рачковым планктоном выше, чем у других видов лососей. В связи с этим в районе исследований доля гипериид в рационе нерки

с размерами тела 40–50 и более 50 см была выше, чем у горбуши этих же размеров, соответственно в 4,2 и в 2,7 раза, а по сравнению с кетой — в 1,1 и 1,9 раза.

В сезонной динамике питания средне- и крупноразмерных рыб наблюдается более высокая доля эвфаузиид и гипериид в раннелетний период по сравнению с осенью (рис. 5.43). В западной части Алеутской котловины в летний и осенний периоды нерка в значительных количествах потребляет нектонные объекты, в то время как в раннелетний период их доля в рационе всех размерных групп чаще всего невысокая (рис. 5.43).

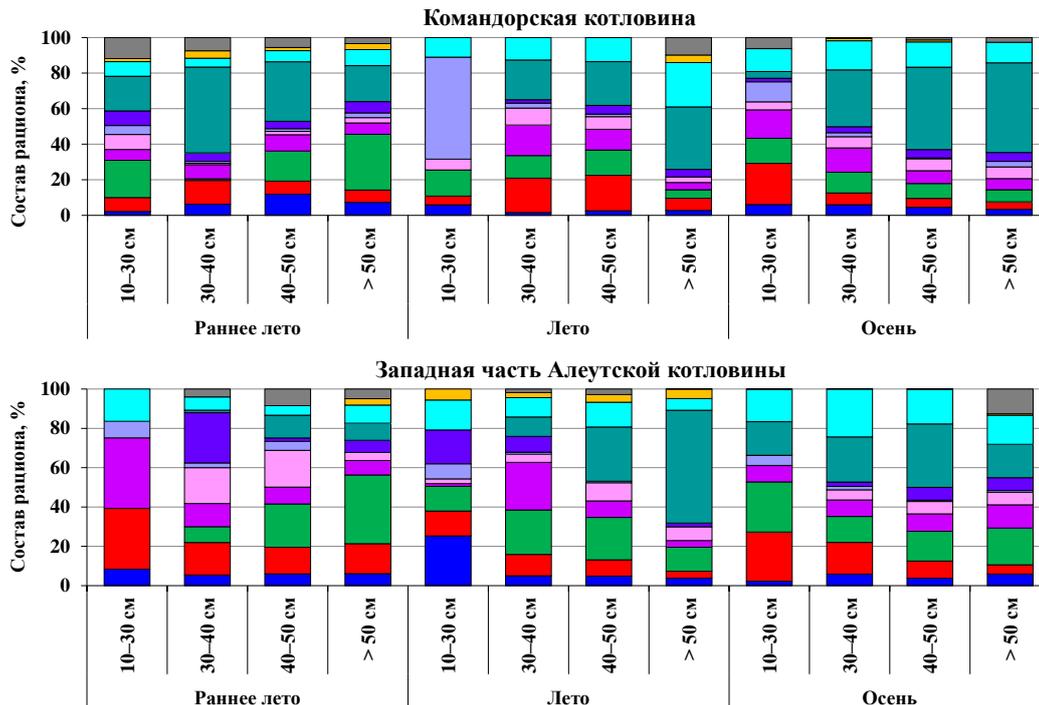


Рис. 5.43. Сезонная динамика состава пищевого рациона (%) нерки в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря. Легенда как на рис. 5.35

Что касается межгодовой динамики, то питание нерки даже в смежные годы отличалось по количественному соотношению предпочитаемых кормовых объектов (рис. 5.44, 5.45). Как летом, так и осенью в составе рациона наиболее существенно изменялась доля эвфаузиид и гипериид, а также декапод, кальмаров и рыб. В целом же значительную часть рациона и в 1990-е, и в 2002–2020-е гг. составляли гиперииды, эвфаузииды и птероподы, значение остальных видов в питании нерки зависело от их наличия и обилия в составе кормовой базы (рис. 5.44). Так, летом 1992 и 2003 гг. в ее рационе заметную долю (15–28 %) имели декаподы (личинки крабов на стадии мегалопа), а в 1993 и 2013 гг. они в питании отсутствовали.

Осенью 2017 г. у рыб размером 30–50 см отмечали повышенную долю копепод, особенно в западной части Алеутской котловины (рис. 5.45), где эти рачки были наиболее обильны. Осенью 2018 г. в обеих котловинах в питании доминировали гиперииды, а в Командорской котловине нерка в значительном количестве потребляла молодь декапод. Осенью 2019 г. основу рациона нерки составляла нектонная пища. Большую роль в питании нерки также играют крылоногие моллюски, доля которых в некоторых годы достигает от 33 до 100 % рациона.

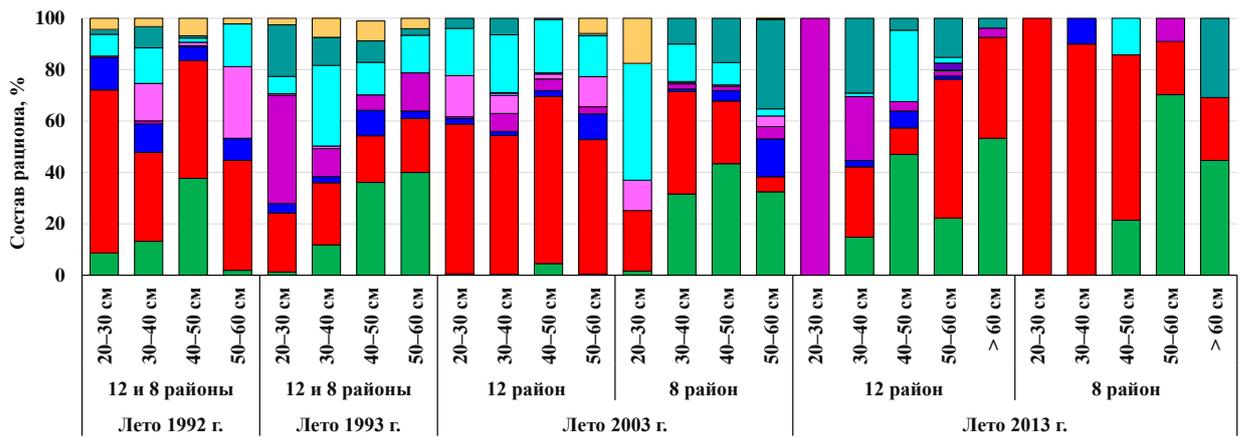


Рис. 5.44. Состав пищевого рациона (%) и интенсивность питания (ИНЖ, ‰) разновозрастной нерки в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря летом 1992–1993, 2003 и 2013 гг. (Чучукало, 2006; с добавлениями за 2003 и 2013 гг.). Легенда как на рис. 5.35

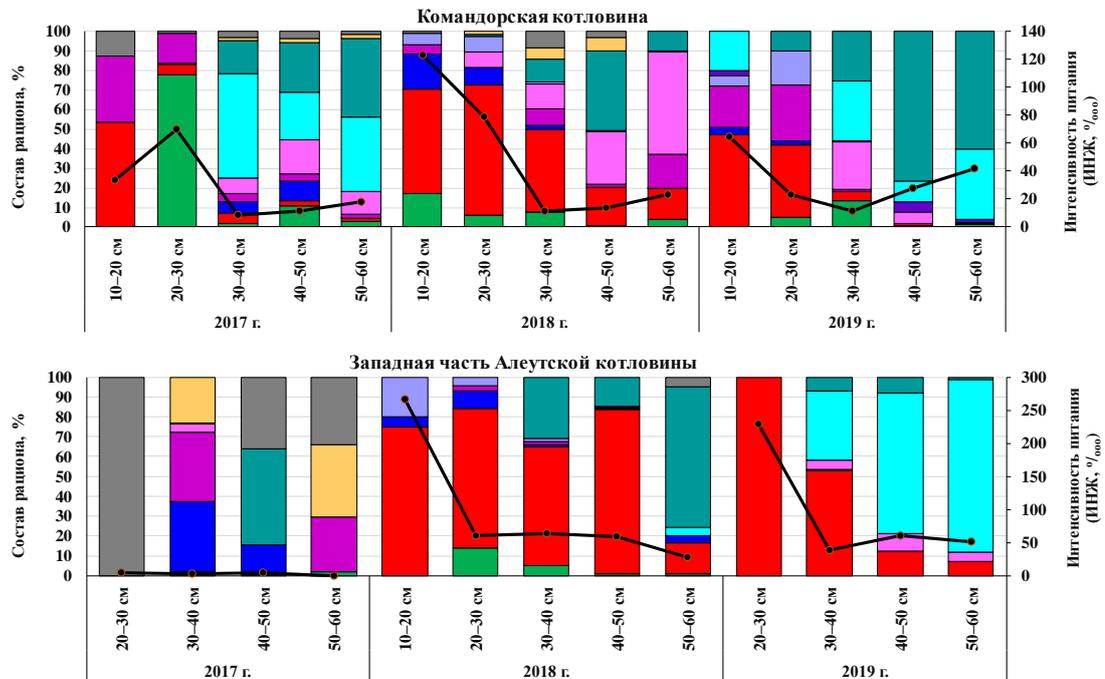


Рис. 5.45. Состав пищевого рациона (%) и интенсивность питания (ИНЖ, ‰) разновозрастной нерки в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря осенью 2017–2019 гг. Легенда как на рис. 5.41

Интенсивность питания нерки изменяется с увеличением размеров. Молодь с размерами тела 20–30 см питается интенсивно, но величина суточного рациона может варьировать летом в пределах от 0,8 до 4,1 %, а осенью остается высокой (до 6,0 %). СПР у рыб размером 30–40, 40–50 и более 50 см летом варьируют от 1,5 до 5,4 % массы тела и определяются, вероятно, не обилием кормовых ресурсов, а физиологическими потребностями нерки. В начале анадромных миграций рацион крупных рыб составляет 4,0–5,4 %, а на заключительном этапе миграций снижается до 0,3–2,0 % (Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; с дополнениями за 2010–2020 гг.).

Среднемноголетние показатели интенсивности питания нерки были ниже, чем горбуши и кеты. В 2002–2020-х гг. в летне-осенний период средний ИНЖ у молоди составил 104 ‰, а у рыб с размерами тела 30–50 и более 50 см был ниже более чем в 2 раза — соответственно 39 и 36 ‰. Трофический уровень нерки определен для молоди в пределах 3.2–3.4, а для крупных рыб — 3.5–4.0.

Чавыча. Этот вид лососей по типу питания является преимущественно nektonофагом, более 90 % пищевого рациона которого составляют nektonные организмы, соответственно, и трофический уровень у него довольно высокий — 4.2–4.5. Летом в питании чавычи присутствуют миктофиды, молодь бычков, терпуга и кальмаров, в осенний период рацион дополняется сеголетками минтая, а в наваринском районе — песчанкой и мойвой. Чавыча в морской период жизни растет очень быстро, прирост массы тела за первые 2 морских года достигает 5 кг (Грачев, 1967; Черешнев и др., 2002). При таком темпе роста требуется достаточно большое количество пищи, поэтому как молодь, так и старшевозрастные рыбы питаются довольно интенсивно. Суточный пищевой рацион чавычи в летне-осенний период в Беринговом море в разные годы варьирует от 2,1 до 4,5 % массы тела (Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; с дополнениями за 2010–2020 гг.).

Кижуч. Для данного вида характерна высокая пластичность питания, поэтому в различные сезоны и годы в рационе могут доминировать разные кормовые объекты. По данным 2002–2020 гг. в берингоморских районах в питании

кижуча, основное значение имели мелкие рыбы и кальмары, а доля планктонной пищи была низкой. Этот вид отличается очень высоким темпом роста и высоким потреблением ресурсов (Глебов, 2000; Черешнев и др., 2002; Чучукало, 2006). Его суточный пищевой рацион в летне-осенний период в 2002–2020 гг. изменялся от 2,1 до 4,5 % массы тела и чаще всего был высоким (Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; с дополнениями за 2010–2020 гг.).

Межгодовая динамика питания лососей. Хорошо известно, что у всех видов лососей наблюдается однонаправленное снижение интенсивности питания по мере увеличения размеров тела. В летне-осенний период в беринговоморских районах из всех лососей молодь и среднеразмерная нерка питается менее интенсивно, а наиболее высокая среднемноголетняя интенсивность питания характерна для молоди горбуши и кижуча (рис. 5.46).

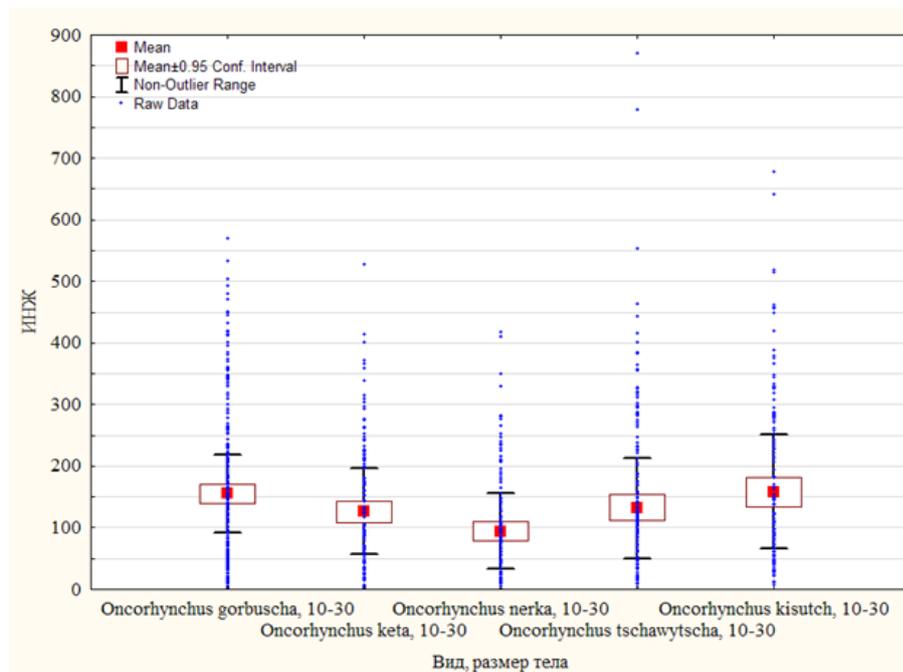


Рис. 5.46. Среднемноголетние индексы наполнения желудков молоди лососей (ИНЖ, ‰) в Беринговом море в летне-осенний период

Горбуше и кете, проводящим в пресных водах одну зиму, для обеспечения жизнестойкости, выживания и роста их молоди, особенно в первые месяцы, требуется больше энергетических ресурсов, чем для молоди нерки (у которой более длительный пресноводный период) (Шунтов, Темных, 2008а). Кроме того, горбуше, а также кижучу с одним морским годом жизни необходим быстрый активный рост и созревание. Различия жизненных стратегий разных видов лососей и обу-

словливают интенсивность питания в разные периоды их жизненного цикла, в том числе молоди во время осеннего нагула перед выходом в океанические районы на зимовку (Найденко, Темных, 2016).

В отдельные годы у горбуши, кеты и нерки отмечалось однонаправленное изменение интенсивности питания. Летом 2003 г. интенсивность питания этих видов лососей была пониженной, в 2005 г. повышенной, а в 2007 и 2009 гг. пониженной (рис. 5.47). Осенью одновременно три вида лососей имели невысокую накормленность в Командорской котловине в 2006, 2008 2017 и 2019 гг., а в западной части Алеутской котловины в 2017 г. (рис. 5.48).

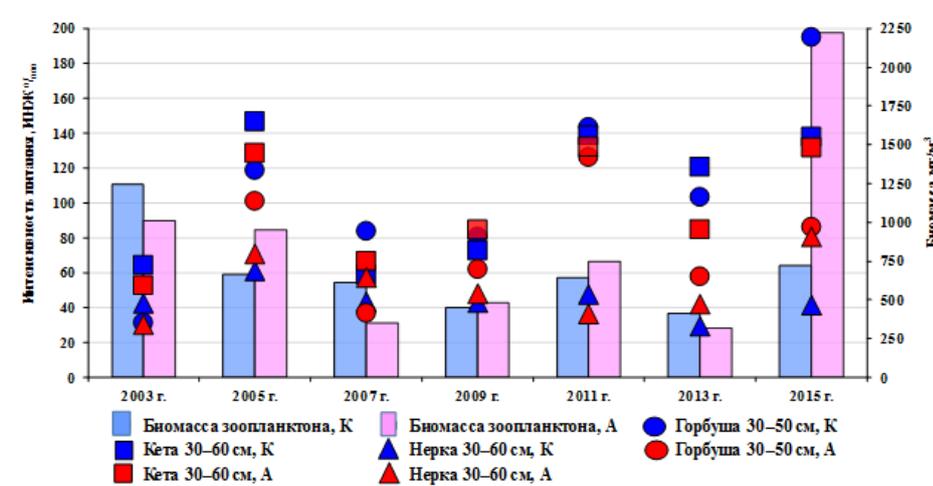


Рис. 5.47. Межгодовая динамика интенсивности питания (ИНЖ, ‰) лососей в глубоководных котловинах летом 2003–2015 гг.: А — западная часть Алеутской котловины, К — Командорская котловина

Однонаправленная тенденция изменения накормленности более четко прослеживается у молоди горбуши и кеты в Командорской котловине. В одних случаях снижение совпадало с низким обилием зоопланктона на единицу массы его потребителей, в других — с высокой численностью лососей. Насколько интенсивность питания зависит от этих параметров, будет рассмотрено при анализе обеспеченности пищей рыб и кальмаров.

Анализируя в целом питание лососей в Беринговом море, следует заключить, что видоспецифические и размерные особенности питания определяют значительное расхождение их пищевых спектров и использование кормовых ресурсов в местах совместного нагула и ранжируют положение этих рыб в трофической сети.

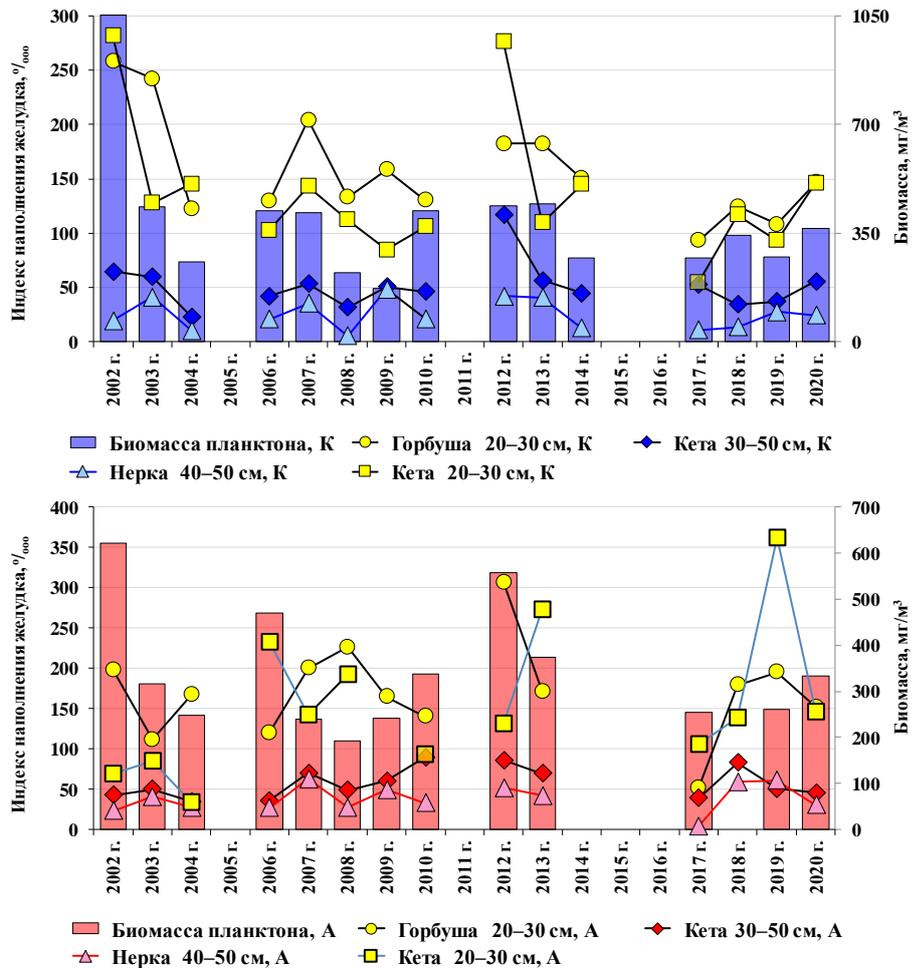


Рис. 5.48. Межгодовая динамика интенсивности питания (ИНЖ, ‰) лососей в глубоководных котловинах осенью 2002–2020 гг. Обозначения как на рис. 5.46

Коэффициент пищевого сходства в пределах этой группы рыб достигает высоких значений (выше 70 %) только у крупноразмерных чавычи и кижуча за счет потребления ими нектонной пищи, а у других пар лососей он невысокий или низкий (Максименков, Максименкова, 2004; Чучукало, 2006; Заволокин, 2014). У видов, близких по составу пищи, коэффициент пищевого сходства может быть высоким у молоди — кета-горбуша, нерка-кета, нерка-горбуша. Но и у этих пар видов он варьирует в зависимости от состава кормовой базы, на что указывают оценки пищевого сходства, полученные А.В. Заволокиным (2014). По данным этого автора среди молоди лососей максимальные индексы пищевого сходства (рассчитанные по методу А.А. Шорыгина (1952)) наблюдались осенью 2004 г. (0,88–0,99), а минимальные — осенью 2006 г. (0,68) и осенью 2009 г. (0,55–0,60) и определялись составом кормовой базы. Невысокие (45,0–52,2 %) коэффициенты пищевого сходства между молодью лососей, нагуливающейся на западноберинго-

воморском шельфе, получены В.В. Максименковым и В.П. Смородиным (2004). Необходимо учитывать, что высокая величина данного индекса, рассматриваемого отдельно от других показателей пищевой обеспеченности, не всегда свидетельствует о конкуренции между видами. В большинстве случаев сходство состава рациона лососей обусловлено высоким обилием и доступностью кормовых объектов, доминирующих в питании этих рыб, что было показано выше.

Однако в целой серии публикаций (Ishida et al., 1993; Бугаев, 1995; Гриценко и др., 2000; Волобуев, Волобуев, 2000; Volobuev, 2000; Kaeriyama et al., 2001; Кловач, 2003; Карпенко и др., 2013; Бугаев и др., 2020; Горохов и др., 2020; и мн. др.) обсуждается вопрос об изменении пищевой обеспеченности лососей и их продукционных показателей в связи с увеличением их численности, в том числе и конкуренции за пищевые ресурсы с другими видами.

В следующих разделах на обширном трофологическом материале будут представлены расчеты объемов потребления кормовых ресурсов, дана оценка пищевой обеспеченности лососей и других видов nekтона и их роли в трофической структуре эпипелагических сообществ. Здесь же следует отметить, что каких-либо значительных изменений в составе рационов лососей в западной части Берингова моря в 2002–2020-е гг. по сравнению с предыдущими годами не произошло. В составе пищи горбуши, кеты и нерки доминировали характерные для них кормовые объекты, а наблюдаемые заметные изменения носили временный характер, за счет межгодовых флуктуаций отдельных групп и видов зоопланктона. В целом из кормовых организмов, подходящих по своим видоспецифическим и морфологическим характеристикам, лососи выбирали те организмы, которые были наиболее доступными и обильными в местах нагула этих рыб.

Ранее А.В. Заволокиным (2014) также было доказано отсутствие выраженных однонаправленных трендов в динамике ширины пищевых спектров лососей в 1980–2000-е гг., что не подтверждает заключение В.И. Карпенко с соавторами (Karpenko et al., 2007; Карпенко и др., 2012, 2013) об увеличении числа пищевых компонентов лососей в последние десятилетия. Существенным моментом является и то, что динамика показателей интенсивности питания этих рыб на современ-

ном этапе высокой их численности, не отличается от динамики в период невысокой их численности.

Северный одноперый терпуг. Как уже отмечалось выше, в некоторые годы в верхней эпипелагиали глубоководных котловин летом появляется большое количество молоди северного одноперого терпуга. По среднесезонным данным биомасса молоди терпуга в глубоководных районах от июня к августу-сентябрю увеличивается почти в 30 раз. Для молоди этого вида характерен более широкий пищевой спектр и величина рациона, по сравнению с более крупными особями. Летом в составе рациона молоди терпуга доминируют копеподы, гиперииды, эвфаузииды, птероподы и молодь декапод. Осенью в Командорской котловине состав рациона более широкий, и, кроме вышеперечисленных групп, в питании терпуга присутствует молодь кальмаров, мелкая рыба (миктофиды и сагитты (рис. 5.49). В питании более крупных особей преобладает нектонная пища (молодь кальмаров, миктофиды и собственная молодь), а в Командорской котловине — и гиперииды, биомасса которых в этот период увеличивается. Соответственно, трофический уровень взрослого терпуга выше, чем его молоди.

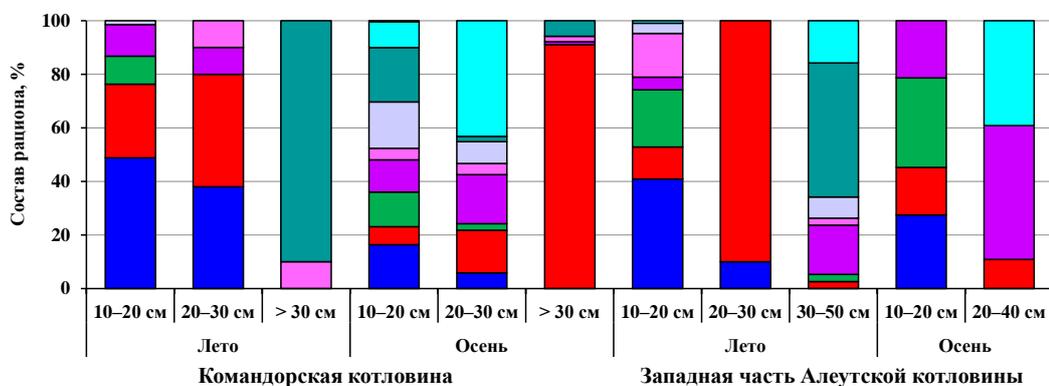


Рис. 5.49. Состав пищевого спектра северного одноперого терпуга (%) в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря в летний и осенний периоды. Легенда как на рис. 5.36

Следует отметить, что терпуг в российских водах распределяется главным образом в Командорской и в южной части Алеутской котловин. Осенью здесь также обильна молодь лососей и кальмаров. Молодь терпуга, лососей и кальмаров в этот период могут быть не только конкурентами за пищевые ресурсы (гипериид, эвфаузиид и птеропод), но и имеют пищевые отношения «хищник-жертва». В пе-

риод массового появления молоди терпуга и кальмаров в верхней эпипелагиали, ими активно питаются лососи и минтай, а терпуг в свою очередь потребляет молодь головоногих.

В межгодовой динамике питания молоди терпуга отмечается лишь изменение соотношения вышеуказанных групп зоопланктона (рис. 5.50). Так, в глубоководных районах летом 2003 г. многочисленная молодь северного одноперого терпуга питались исключительно копеподами (главным образом *N. plumchrus*). При этом в Командорской котловине, где его биомасса была низкой (0,7 тыс. т), молодь питалась очень активно и средний ИНЖ составил 216 ‰, а в западной части Алеутской котловины, где молодь была многочисленна (119 тыс. т), средний ИНЖ составил 128 ‰. В сентябре 2017 г. накормленность рыб (АС 10–20 см) в глубоководных берингоморских районах была невысокой, а в смежных камчатских водах терпуг питался очень интенсивно, но состав пищи в этих районах был сходным.

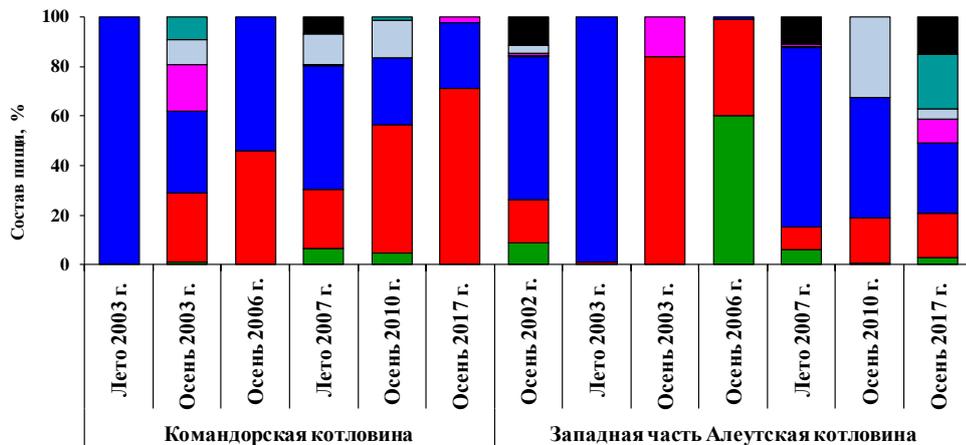


Рис. 5.50. Межгодовая динамика состава рациона (%) молоди (АС < 20 см) северного одноперого терпуга в глубоководных котловинах западной части Берингова моря в летний и осенний периоды. Легенда как на рис. 5.36

В суточной ритмике молоди терпуга летом наблюдается обычно два пика активности — днем в 12–15 и в ночное время (21–24 ч), а осенью молодь питается в дневное время и особенно интенсивно в вечерние часы. Величина рациона молоди терпуга летом достигает 7,5–7,7 % массы тела, осенью у подросшей молоди она снижается до 6,9 % и ниже, а у более крупных рыб СПР составляет 4,0–4,5 % (Ефимкин, 2003; Чучукало, 2006).

Трехиглая колюшка. В некоторые годы в глубоководных районах Берингова моря, главным образом в Командорской котловине, бывает обильной трехиглая колюшка. Биомасса этого вида меньше, чем мезопелагических рыб, кальмаров, северного терпуга, минтая или сельди. Однако именно колюшку часто рассматривают как важного конкурента лососям за кормовые ресурсы во время совместного нагула в беринговоморских районах (Коваль, Морозова, 2013; Бугаев и др., 2020). В пресноводной, эстуарной и прибрежной зонах, где акватория и пищевые ресурсы ограничены, между видами могут возникать отношения «хищник-жертва» или конкурентные (Sambrook, 1990; Бугаев и др., 2007; Лепская и др., 2017; и др.). К сожалению, в этих зонах регулярные исследования с целью мониторинга условий обитания молоди лососей не проводятся, в связи с чем трудно оценить условия их нагула в этих районах осенью. Следует учесть и разницу состава рационов колюшки в пресноводный и морской периоды. Известно, что в реках и озерах колюшка имеет очень широкий пищевой спектр (Марковцев, 1972; Бугаев, 1995; Максименков, Токранов, 1995; Бугаев, Введенская, 2018; и др.).

Питание этого вида в море изучено слабо. По немногочисленным данным состав ее рациона в беринговоморских котловинах формируют главным образом гиперииды (*T. pacifica*) и мелкие копеподы (молодь *N. cristatus*, виды р. *Pseudocalanus*). В то время как в рационе скатившейся молоди лососей отмечаются не только гиперииды и копеподы, но и эвфаузииды, птероподы и молодь рыб и кальмаров. В этом отношении наибольшее пищевое сходство отмечается у молоди горбуши и молоди кеты и нерки, или у молоди горбуши и молоди северного терпуга (Чучукало, 2006). В следующем разделе приведены объемы потребления пищи трехиглой колюшкой, показывающие ее значимость в использовании кормовой базы беринговоморских районов.

Минтай имеет очень большое значение в трофической структуре пелагических сообществ Берингова моря, так как в годы высокой численности потребляет значительное количество кормовых ресурсов во всем слое обитания в прибрежных районах и на шельфе, а также в эпипелагиали глубоководных районов (Шунтов и др., 1993а). Этот вид имеет очень широкий спектр питания, изменяющийся в

зависимости от возраста, физиологического состояния, сезона, места и глубины обитания (Качина, Савичева, 1987; Шунтов и др., 1993а; Волков, 2000, 2015а; Ефимкин, 2003; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Максименков, 2007; и др.).

В верхней эпипелагиали глубоководных котловин и наваринского района нагуливается в основном молодь минтая. Осенью наиболее высокое обилие молоди отмечали в 2003 г. в наваринском районе, а в глубоководных районах — в 2006 и 2009 гг. У минтая верхнего слоя эпипелагиали западной части Берингова моря среднесезонный рацион составляют веслоногие рачки, эвфаузииды, и гиперииды, а рыбы размером более 50 см потребляют желетелых, декапод, птеропод и нектонную пищу.

В наваринском районе в питании молоди минтая чаще всего доминируют эвфаузииды (в основном неритический вид *Th. raschii* и *Th. inermis*). В 2002 г. доля этих ракообразных составила 30 % рациона, в 2003 г. изменялась от 46 до 77 %, а в 2009 г. — от 18 до 53 % (рис. 5.51). Доля копепод с увеличением размеров уменьшалась, а доля рыб и декапод (наиболее часто отмечался вид *Pandalus goniurus*) увеличивалась. В данном районе в питании рыб копеподы *C. pacificus* и *C. glacialis* отмечались в большинстве случаев. В 2009 г. молодь активно потребляла гипериид, из которых вид *T. libellula* доминировал в рационе всех размерных групп минтая. В глубоководных котловинах, где в основном нагуливается молодь (АС до 10 см), основу питания составляют копеподы, амфиподы и эвфаузииды (рис. 5.51).

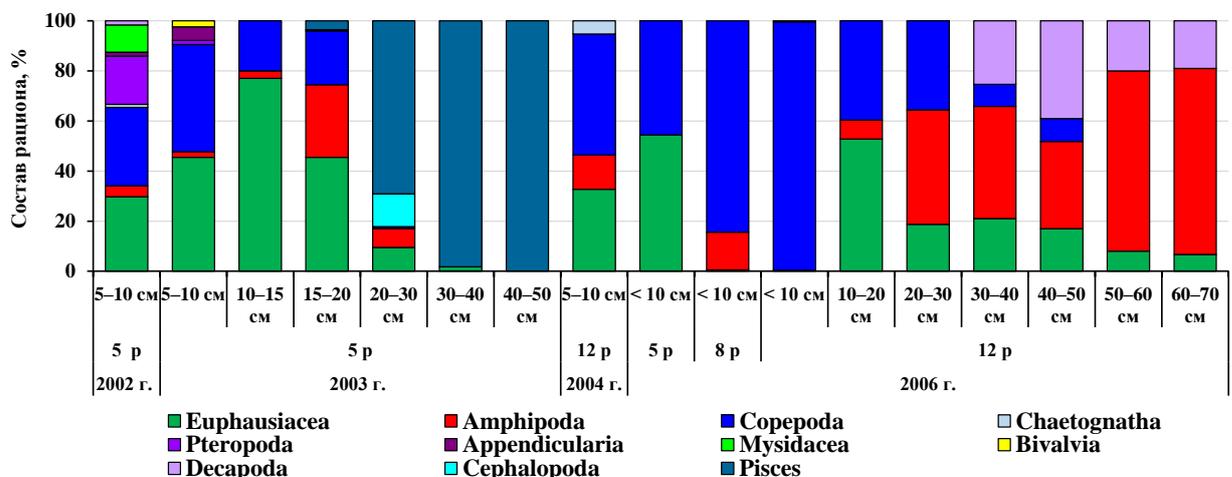


Рис. 5.51. Межгодовая динамика состава пищевого рациона (%) минтая в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря осенью: 5 p — наваринский район, 8 p — западная часть Алеутской котловины, 12 p — Командорская котловина

Интенсивность питания молоди была довольно высокой, СПР составлял 11–13 % массы тела. Трофический уровень молоди минтая определялся соотношением зоопланктонной и нектонной пищи и находился в диапазоне от 3.2 до 3.5, а взрослый минтай занимал более высокий уровень (до 4.2). Относительно трофических отношений крупноразмерного минтая следует отметить, что за счет потребления им собственной молоди создавались внутривидовые циклические связи.

Сельдь. Основу рациона сельди составляют копеподы, эвфаузииды и гиперииды, кроме которых в пище отмечаются сагитты, а также могут в незначительных количествах встречаться полихеты, личинки рыб (см. рис. 5.31). Сельдь — одна из немногих массовых видов рыб, у которых в питании разноразмерных особей не отмечается принципиальных различий (Науменко, 2001; Мельников, Кузнецова, 2002; Горбатенко и др., 2004; Ефимкин, 2006; Чучукало, 2006; Лаженцев, 2006). По расчетам А.Я. Ефимкина (2006) летом молодь имеет высокий суточный рацион (7,0 % массы тела), который с возрастом снижается до 2,4 %, осенью СПР у молоди составляет 4,1 %, а у старшевозрастных рыб — в диапазоне 2,8–1,5 %. В годы, когда неполовозрелая сельдь размером до 20 см нагуливалась в верхней эпипелагиали глубоководных районов, показатели интенсивности ее питания были высокими, а накормленность половозрелой сельди средней. Суточный рацион сельди в открытой части Берингова моря составлял 4,0 %. Трофический уровень молоди сельди определен в пределах 3.2–3.4, а взрослой — 3.9 TL.

Мезопелагические рыбы. В питании большинства видов этой группы рыб преобладает зоопланктонная пища, соответственно, по типу питания они относятся к группировке «преимущественно зоопланктофаги». За счет высокой пластичности питания мезопелагические рыбы имеют широкий пищевой спектр, а наличие и доступность тех или иных кормовых объектов в местах миграций рыб к поверхности определяют его количественный состав (Горелова, 1975, 1985; Ильинский, Горбатенко, 1991; Чучукало и др., 1992а, б; Баланов и др., 1995; Косенок, Свиридов, 2006; Чучукало, 2006).

В берингоморских районах у самых массовых мезопелагических видов — светлоперого стенобраха и серебрянки, — несмотря на широкий пищевой спектр,

в питании обычно доминируют гиперииды (у мелких рыб) и эвфаузииды (у более крупных). Интенсивность питания в разные годы изменяется в небольшом диапазоне, ИНЖ составляют от 50 до 140 ‰ и наиболее высокими бывают у мелких рыб. Среднегодовалая доля эвфаузиид достигает 82 и 70 % рациона у крупно-размерных особей этих видов, а гиперииды и копеподы имеют в питании меньшее значение (рис. 5.52). Положение серебрянки в трофической сети определено на уровне 3.3–3.4, а светлоперого стенобраха — 3.1–3.2 TL.

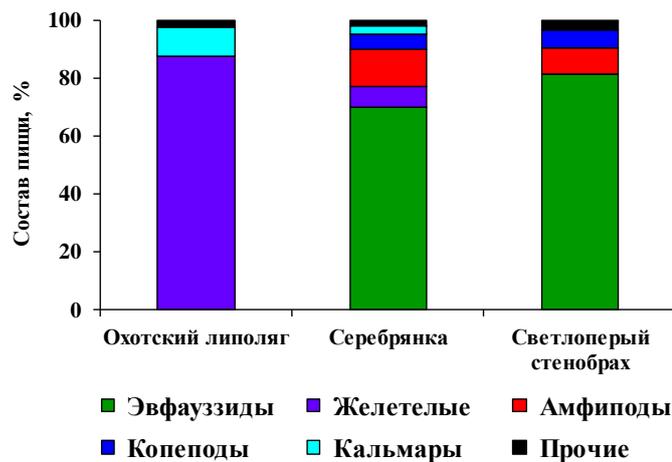


Рис. 5.52. Среднегодовалый состав пищи мезопелагических рыб (%) в верхней эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря в летне-осенний период

В рационе охотского батияляга обычно преобладают желетелые, достигающие по среднегодовым данным 88 % массы пищевого комка. Однако это может быть связано с тем, что батияляг во время суточных вертикальных миграций начинает питаться в нижних слоях эпипелагиали, где высоко обилие различных желетелых организмов. Кроме этого, в питании охотского батияляга заметную долю (10 %) имеет также молодь кальмаров (рис. 5.52). Трофический уровень данного вида выше, чем других мезопелагических рыб, и за счет присутствия нектонной и желетелой пищи в рационе TL может варьировать в пределах 3.2–3.6.

Кальмары. В берингоморских районах наиболее массовыми видами среди кальмаров являются северный и камчатский. По среднегодовым данным в питании мелко-размерных особей (с размером мантии до 10 см) северного кальмара доминируют эвфаузииды и гиперииды. У более крупных кальмаров кроме этих кормовых объектов в пище присутствует рыбная пища и молодь декапод. Доля в

рационе северного кальмара молоди головоногих невысокая. В сезонной динамике питания данного вида (с размером мантии 10–20 см) в Командорской котловине от раннего лета к осени наблюдается снижение доли эвфаузиид и увеличение молоди декапод в рационе. А в западной части Алеутской котловины ранним летом и летом кальмар питается в основном эвфаузидами, молодью кальмаров и рыбой (преимущественно светлоперым стенобрахом и молодью минтая), а осенью гипериидами и молодью кальмаров (рис. 5.53).

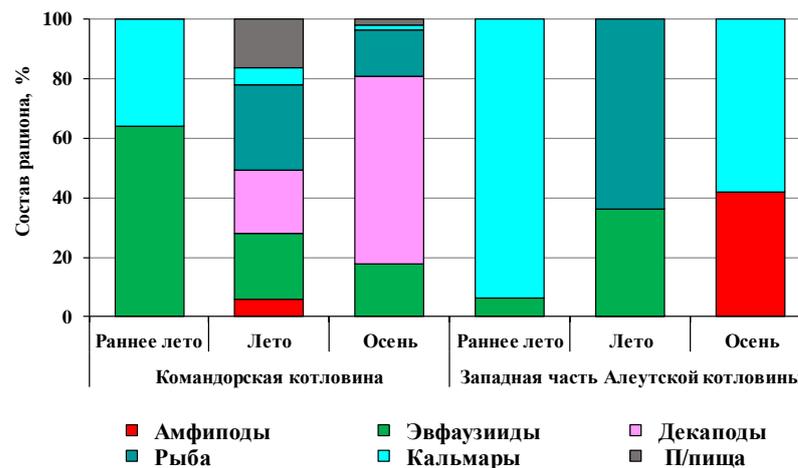


Рис. 5.53. Сезонная динамика состава пищевого рациона (%) северного кальмара в верхней эпипелагиали глубоководных котловин западной части Берингова моря в 2002–2020 гг.

Основу питания камчатского кальмара составляют эвфаузииды, достигающие в среднем более 90 % рациона, остальные группы имеют низкую долю в питании. Отмечается (Чучукало, 2006), что кальмары питаются всеми доступными и обильными гидробионтами, подходящими им по размеру. Однако в питании северного и камчатского кальмаров в берингоморских районах по сравнению с прикурильскими наблюдается очень низкая доля копепод и птеропод, возможно, по причине обилия другой пищи.

Снижение пищевой конкуренции между разными видами кальмаров достигается за счет разных сроков появления и нагула молоди в поверхностных слоях, а также пространственной и вертикальной разобщенности разных размерных групп. Так, обилие северного кальмара (в том числе и молоди) увеличивается в конце лета и осенью, в то время как обилие молоди других кальмаров выше летом. С одной стороны, это в определенной степени снижает межвидовую конкуренцию за пищу, с другой — отмечается питание кальмаров другими мелкими особями го-

ловоногих моллюсков, в том числе и собственной молодью, соответственно, отношения из конкурентных переходят в отношения «хищник-жертва». В соответствии с характером питания молодь кальмаров является консументами II–III порядков (3.0 TL), а взрослые особи — консументами III–IV порядков, занимающих трофический уровень с 3.0 по 4.0 и выше.

Хищные рыбы, находящиеся на верхних трофических уровнях, в берингово-морских районах немногочисленны. Несмотря на то что основу их питания составляет nektonная пища, имеются существенные различия в составе их рационов. Рацион алепизавра (*A. ferox*) составляют различные виды рыб (в том числе лососевые), головоногие моллюски и ракообразные, кроме того, ему характерен комменсализм (Мельников, 1997; Чучукало, 2006). Трофический уровень этого вида определен как 4.2–4.4. Кинжалозуб (*Anotopterus nikparini*), являясь облигатным ихтиофагом, питается моллюсками, ракообразными, морскими червями, сальпами и рыбой, нападая иногда на более крупных, чем сами, жертв (крупные лососи и мелкие акулы) (Welch et al., 1991; Баланов, Радченко, 1998; Чучукало, 2006), в связи с этим его положение в трофической сети находится на 4.2–4.7 TL. Это важный хищник для тихоокеанских лососей, но сам в свою очередь является добычей для крупных рыб и китов. Ущерб, причиняемый этими хищниками лососям, особенно во время анадромных миграций последних, довольно значителен (Мельников, 1997).

Японский морской лещ, во время нагульных миграций в конце лета и осенью достигающий Командорской котловины, питается планктонными ракообразными, мелкими рыбами и головоногими моллюсками, с увеличением размеров в его питании доминирует nektonная пища (Савиных, Чучукало, 1996; Савиных, 1998; Чучукало, 2006). Трофический уровень этого хищника определен как 4.3–4.4. Большое значение японского морского леща в трофической структуре как одного из массовых хищников в местах его нагула в Северной Пацифике отмечается у многих исследователей (Новиков, 1989; Pearcy, 1992; Беляев, 2003). В берингово-морских районах его биомасса низкая, поэтому этот вид, стоящий на вершине трофической пирамиды, не входит в число главных потребителей кормовых ресурсов пелагиали данного региона.

Северотихоокеанская полярная акула (*Somniosus pacificus*) имеет довольно широкий пищевой спектр (Yang, Page, 1999; Глубоков, 2004). В беринговоморских районах в ее питании отмечены пелагические рыбы (минтай, горбуша, кета, сельдь) и головоногие моллюски, в меньшем количестве — придонные и нектонные гидробионты (Чучукало, 2006). Этот вид акул встречается в основном на континентальном шельфе и материковом склоне.

Катран обыкновенный (*S. acanthias*) принадлежит к числу бентояднохищных рыб. Пищевой спектр этой акулы составляют различные рыбы (сельдь, треска и др.), ракообразные (крабы, креветки), головоногие моллюски (осьминоги, кальмары), черви и другие донные и придонные животные. Этот вид обитает в основном в прибрежных районах и держится обычно в придонных слоях от 15 до 100 м, поэтому существенной роли в трофической структуре пелагиали глубоководных районов не играет.

Рацион лососевой (сельдевой) акулы (*L. ditropis*) составляют главным образом лососи (горбуша, кета, нерка, чавыча, кижуч), минтай, сельдь и другие виды рыб, а также кальмары (Мельников, 1997; Чучукало, 2006). Этот вид акул имеет широкое распространение, в том числе и в водах Берингова моря в летне-осенний период. При рационе 1,2 % массы тела лососевая акула может наносить существенный ущерб анадромным лососям (Мельников, 1997). Все три вида акул располагаются в пределах верхних трофических уровней, но они не стоят на вершине пищевой пирамиды, так как по статусу ниже таких хищников, как крупные морские млекопитающие.

Морские млекопитающие, обитающие в Беринговом море, представлены ластоногими и китообразными. Являясь представителями верхних трофических уровней, эти животные оказывают существенное влияние на запасы планктонных и нектонных ресурсов данного региона. Потребляя продукцию с 1.0 и ориентировочно до 4.5 TL, они являются важными элементами трофической сети. При этом среди самих млекопитающих также образуются связи типа «хищник-жертва». В настоящей работе при расчетах объемов потребления кормовых ресурсов морские млекопитающие как потребители верхних трофических уровней не учитываются ввиду недостаточности материалов об их численности и пищевых рационах.

Таким образом, анализ трофологических данных показал, что в последние два десятилетия в беринговоморских районах каких-либо существенных изменений в питании nekтона, указывающих на нестабильность и ухудшение его кормовой базы, не произошло. Наиболее массовые представители рыб и кальмаров, проявляя избирательность питания, потребляли преимущественно излюбленную пищу. Осенью во время совместного нагула у молоди лососей, особенно горбуши, доминировали гиперииды, в то время как молодь северного одноперого терпуга питалась исключительно копеподами (главным образом *N. plumchrus*), а трехиглая колюшка — гипериидами (*T. pacifica*) и мелкими копеподами (молодь *N. cristatus*, виды р. *Pseudocalanus*). Питание средне- и крупноразмерных лососей различалось за счет предпочтения кетой желетелых организмов и птеропод, у горбуши доминировали эвфаузиды, птероподы, гиперииды и nekтонная пища, а у нерки — эвфаузииды, nekтонная пища и гиперииды. В питании серебрянки и светлоперого стенобраха наибольшее значение у мелких рыб имели гиперииды, а у более крупных — эвфаузииды. Средне- и крупноразмерные особи кальмаров, кроме эвфаузиид, копепод и амфипод, потребляли и собственную молодь. Избирательность и размерная селективность питания, а также наличие циклических связей определяли расхождение пищевых спектров массовых видов рыб и кальмаров.

В сезонной динамике питания у большинства nekтонных видов от раннего лета к осени в рационе снижалась доля копепод и увеличивалась доля гипериид. Межгодовые различия касались в основном изменений количественного соотношения кормовых объектов в составе пищи. В некоторые годы, повышалась в частности в питании лососей доля копепод или птеропод, а также nekтонной или второстепенной пищи (например, сагитт). В то же время увеличение в рационе лососей доли копепод или молоди рыб и кальмаров, чаще всего происходило при высоком обилии и доступности этих кормовых объектов в верхнем слое эпипелагиали. Следует отметить, что по сравнению с глубоководными тихоокеанскими районами Курильских островов, в беринговоморских районах лососи потребляют меньше копепод и больше мелкоразмерных особей и молоди nekтона. Расширение пищевого спектра и увеличение в рационе сагитт и других объектов, указывает на

то, что лососи в условиях снижения количества излюбленной пищи могут переходить на питание второстепенными компонентами. Такая особенность характерна и для других видов эпипелагического нектона.

В отдельные годы отмечалось снижение интенсивности питания одновременно у горбуши, кеты и нерки (как половозрелых, так и неполовозрелых нагульных рыб). Минимальную накормленность лососи имели в глубоководных котловинах летом 2003, 2007 и 2009 гг., а также осенью в Командорской котловине в 2004, 2006, 2008, 2010, 2014, 2017 и 2019 гг. Но коэффициенты корреляции между интенсивностью питания лососей и обилием пищи или их численностью показали слабую зависимость между этими параметрами. Интенсивность питания других видов нектона была в основном на среднемноголетнем уровне.

5.4. Основные элементы трофической структуры планктонных и нектонных сообществ

Для анализа изменений, происходящих в трофической структуре эпипелагических сообществ Командорской и западной части Алеутской котловин и наваринского района были выделены функциональные группировки, слагающие различные трофические уровни, и полученные их количественные показатели

Первый трофический уровень сообществ образуют планктонные микроводоросли (фитопланктон), являющиеся первичными продуцентами, и микрогетеротрофные организмы (бактерии, простейшие), участвующие в разложении отмершего органического вещества и регенерации биогенных элементов. Заметный вклад в первичное продуцирование вносит сетной фитопланктон размером от 0,2 мм, который входит в мелкую фракцию сетного планктона. По его количественному распределению можно судить о процессах, развивающихся в планктонном сообществе в течение летне-осеннего периода в разных районах моря. Распределение сетного фитопланктона по акватории глубоководных котловин и наваринского района является неоднородным и изменяется от единицы до нескольких сотен миллиграммов на кубический метр, что обусловлено гидрологическими условиями и динамикой вод этих районов. Соответственно, показатели обилия фито-

планктона в разные сезоны и годы различаются весьма значительно (Приложения 46–49). Период вегетации фитопланктона в Беринговом море весьма продолжительный, что обеспечивается внешними условиями и конвейерной сменой его сезонных группировок.

Интенсивное цветение фитопланктона на определенных участках Берингова моря в летне-осенний период подтверждается спутниковыми данными о количественном распределении хлорофилла в поверхностном слое эпипелагиали. Летом вся западная часть моря в пределах шельфа и свала глубин занята водами с концентрациями хлорофилла более 1 мг/м^3 , что считается показателем высокопродуктивных вод (Vinogradov, 1997; Мордасова, 2014). Несмотря на то что в глубоководных берингоморских районах в среднемноголетнем аспекте минеральные формы основных биогенных элементов практически не ограничивают первичное продуцирование на протяжении всего вегетационного периода, часть Командорской и Алеутской котловин и материковый склон между мысом Наварин и восточной частью Алеутских островов бедны фитопланктоном (Незлин и др., 1997).

Годовая продукция фитопланктона для всего Берингова моря по данным разных авторов определена в пределах $276\text{--}420 \text{ гС/м}^2$ (Иваненков, 1961; Сапожников, 1995б; Сапожников, Налетова, 1995; Шунтов, 2001). Как уже отмечалось выше, продуцирование органического вещества в разных районах моря неодинаково. В частности, по данным В.В. Сапожникова и И.А. Налетовой (1995) в районе шельфа годовая продукция (130 сут вегетации) составляет 455 гС/м^2 , а в районе свала глубин и в центральной глубоководной части (150 сут) — соответственно 450 и 150 гС/м^2 . Кроме этого, отмечается и сезонная динамика образования первичной продукции.

На основании опубликованных данных было рассчитано количество продуцируемого фитопланктона в Командорской и западной части Алеутской котловин и наваринском районе для лета и осени. Исходя из величины первичной продукции (ПП) в 420 гС/м^2 в год (Шунтов, 2001) и с учетом соотношения продуцирования в разных районах (Сапожников, Налетова, 1995), для глубоководных районов (с площадью $453,42 \text{ тыс. км}^2$) она составляет $162 \cdot 10^6 \text{ тС/год}$, а с учетом переход-

ного коэффициента от углерода к сырой массе достигает $3249 \cdot 10^6$ т сырого вещества. При условии, что на летний и осенний периоды приходится соответственно по 35 и 20 % годового продуцирования (Шунтов, 2001), величина первичного продуцирования в эти сезоны составляет $1137 \cdot 10^6$ и $650 \cdot 10^6$ т сырого вещества. В наваринском районе с учетом обследованной площади (37,12 тыс. км²) величина первичного продуцирования оценивается в $109 \cdot 10^6$ и $62 \cdot 10^6$ т сырого вещества соответственно летом и осенью.

Следующим важным компонентом экосистем являются гетеротрофные микроорганизмы, образующие детритные пищевые цепи, посредством которых осуществляется переработка мертвого взвешенного и растворенного органического вещества. Основу микрогетеротрофов составляют бактерии и простейшие (зоофлагелляты, инфузории, амебы, саркодовые, гетеротрофные фитофлагелляты).

Продукция бактериопланктона в Беринговом море составляет 63 гС/м^2 , или 267 г/м^2 (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). С учетом переходного коэффициента энергии к сырой массе, принятого 9,4 (Шушкина, Виноградов, 1988), и обследованной площади глубоководных районов годовая продукция бактериопланктона в этой части моря оценена в $229 \cdot 10^6$ т, из которых на лето и осень приходится по 40 %, или по $92 \cdot 10^6$ т сырого вещества. В наваринском районе (с учетом его площади) продукция бактериопланктона составляет $9 \cdot 10^6$ и $2 \cdot 10^6$ т сырого вещества соответственно летом и осенью.

Простейшие, потребляя бактерий и мелкоразмерный фитопланктон, сами являются пищей для консументов 1-го и более высоких трофических уровней (Сорокин, 1985; Pierce, Turner, 1992). Годовая продукция простейших в Беринговом море достигает 25 гС/м^2 , или 89 г/м^2 , из которой большая часть создается в теплое время года (Шунтов, Дулепова, 1997; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). С учетом обследованной площади и переходных коэффициентов продукцию простейших в глубоководных районах можно оценить летом и осенью в $36 \cdot 10^6$ и $27 \cdot 10^6$ т сырого вещества, а в наваринском районе в эти сезоны – в $3 \cdot 10^6$ и $2 \cdot 10^6$ т сырого вещества.

Таким образом, на первом трофическом уровне в глубоководной западной части Берингова моря и наваринском районе продуцируется 1,265 и 0,769 и 0,121 и 0,073 млрд т органики соответственно летом и осенью, а всего в пределах обследованной акватории за лето и осень образуется 2,222 млрд т органического вещества.

Созданное на низшем трофическом уровне органическое вещество потребляется представителями второго и последующих уровней, образованных хищниками или консументами различных порядков — зоопланктонными и нектонными (рыбы, головоногие моллюски, морские млекопитающие) животными и морскими птицами. В главе 3 на основе большого массива литературных данных уже приведены сведения о принадлежности зоопланктонных видов к определенным трофическим группировкам и уровням, поэтому в данном разделе дается информация только об их обилии и количественном соотношении.

Второй трофический уровень образуют консументы I порядка, в питании которых преобладает растительная пища, объединенные в трофическую группировку «преимущественно фитофаги». Самыми массовыми видами данной группировки в глубоководных районах являются копеподы *N. plumchrus*, *E. bungii*, *N. cristatus*, *P. newmani*, а в наваринском районе — копеподы *C. glacialis*, *E. bungii*, *N. plumchrus*, *P. newmani* и эвфаузида *Th. raschii*. Обилие этих видов определяет общую биомассу и межгодовую динамику фитофагов.

Летом биомасса растительноядных планктёров в слое эпипелагиали 0–50 м исследуемых районов изменялась в основном от 155 до 1325 мг/м³. Исключение составил 2015 г. (теплый по гидрологическим условиям), когда по всей акватории отмечали очень высокое обилие веслоного рачка *E. bungii*, за счет которого биомасса данной трофической группировки в западной части Алеутской котловины и наваринском районе достигла значительной величины — соответственно 1527 и 4654 мг/м³. В слое эпипелагиали 0–200 м биомасса данной трофической группировки была ниже (табл. 5.9). Среднемноголетняя доля растительноядных планктёров летом в обоих слоях пелагиали Командорской котловины и наваринского района достигала 50 % и выше, за исключением 2009 и 2013 гг., когда их доля снизилась до 28–36 % (рис. 5.54).

Таблица 5.9

Биомасса (мг/м^3) трофических группировок зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м западной части Берингова моря летом

Трофическая группировка	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Среднемн.
0–50 м								
Командорская котловина								
Преимущественно фитофаги	1325	1079	680	509	631	403	1332	851
Преимущественно зоофаги	429	382	430	517	454	680	768	523
Эврифаги	69	105	61	39	79	123	78	79
Западная часть Алеутской котловины								
Преимущественно фитофаги	734	1330	436	491	684	335	4656	1238
Преимущественно зоофаги	427	445	348	925	439	842	854	612
Эврифаги	396	173	40	121	204	39	89	152
Наваринский район								
Преимущественно фитофаги	250	595	780	155	737	626	1527	667
Преимущественно зоофаги	88	211	134	364	182	303	287	224
Эврифаги	7	60	55	1	61	9	77	39
0–200 м								
Командорская котловина								
Преимущественно фитофаги	492	418	288	264	325	244	543	367
Преимущественно зоофаги	332	247	191	244	279	400	394	298
Эврифаги	44	66	12	20	47	89	75	50
Западная часть Алеутской котловины								
Преимущественно фитофаги	289	463	296	261	495	246	1815	552
Преимущественно зоофаги	265	270	248	409	367	578	643	397
Эврифаги	130	68	25	60	95	31	57	67
Наваринский район								
Преимущественно фитофаги	306	489	446	460	940	422	1144	601
Преимущественно зоофаги	362	166	130	376	207	292	253	255
Эврифаги	24	52	49	19	135	22	95	57

В межгодовой динамике летом средняя за теплые 2003, 2005 и 2015 гг. биомасса фитофагов в слое 0–50 м составляла в Командорской и западной части Алеутской котловин и наваринском районе соответственно 1245, 2240 и 791 мг/м^3 . Средняя биомасса этой группировки в холодный период лет (2007, 2009, 2011 гг.) была ниже, составив в этих районах 607, 537 и 557 мг/м^3 . Следует отметить, что в наваринском районе и в теплые, и в холодные годы отмечалось как повышенное, так и пониженное обилие фитофагов.

В осенний период биомасса и, соответственно, доля в планктоне фитофагов снижаются главным образом за счет сезонного вертикального перераспределения копепод, их естественной смертности и выедания хищниками различных порядков. Наиболее заметное уменьшение обилия фитофагов отмечается в западной части Алеутской котловины. Для этого района характерны и более низкие среднесезонные осенние показатели биомассы этой трофической группировки — 265 и 144 мг/м^3 в слоях эпипелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м (табл. 5.9). В Командорской котловине среднесезонные показатели обилия в обоих слоях

составили соответственно 329 и 164 мг/м³. Доля растительных планктонов в планктоне глубоководных котловин осенью уменьшалась в среднем в 2,0–2,5 раза по сравнению с летними значениями (рис. 5.54).

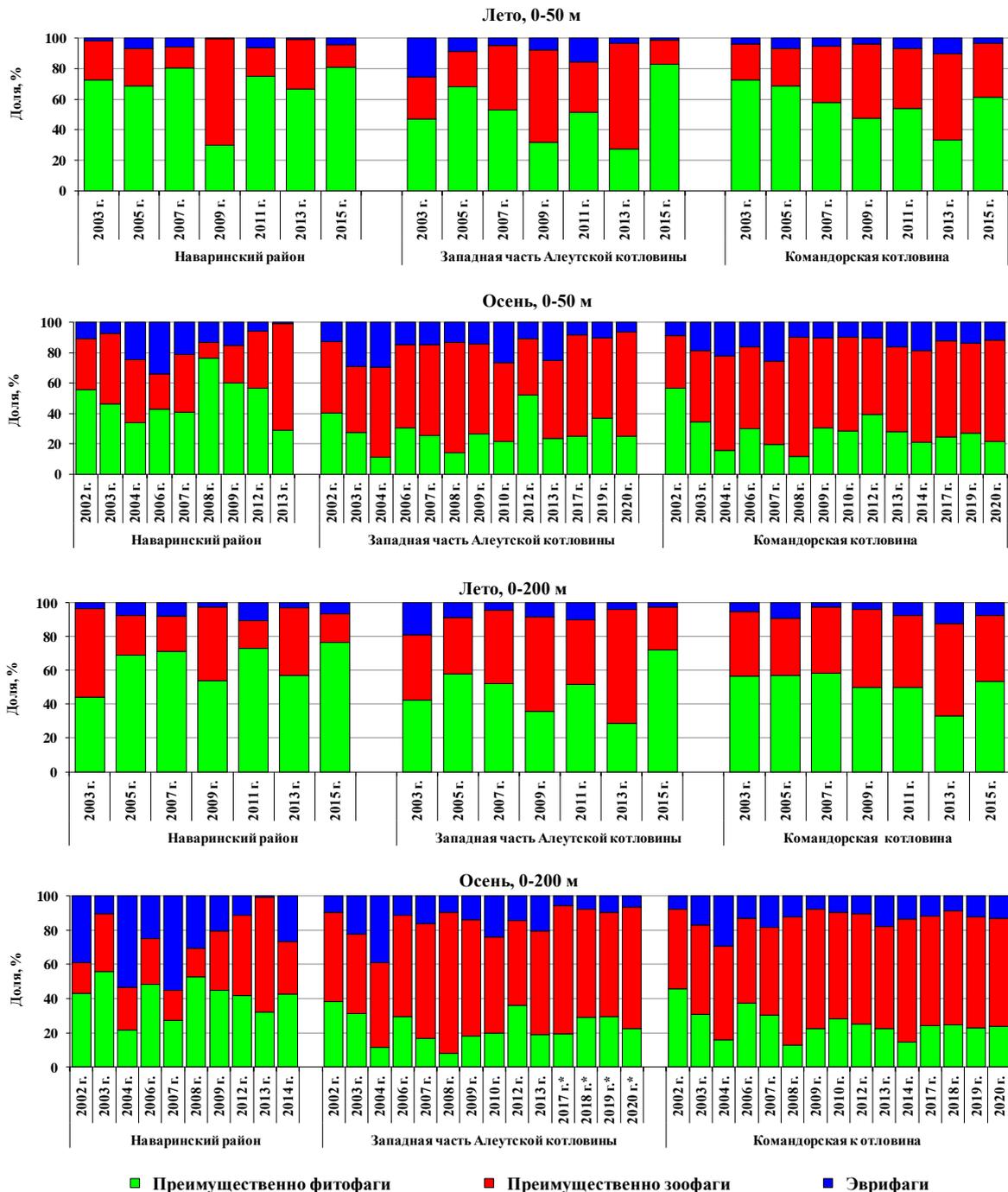


Рис. 5.54. Соотношение (%) трофических группировок зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 м и 0–200 м западной части Берингова моря летом и осенью

В наваринском районе, в котором глубина не превышает 170 м, распределение фитофагов по вертикали различалось незначительно, а их доля в планктоне от лета к осени снижалась меньше — в 1,8 раза (табл. 5.9 и 5.10). Межгодовая динамика биомассы фитофагов осенью была такой же значительной, как и летом.

Таблица 5.10
 Биомасса (мг/м³) трофических группировок зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м западной части Берингова моря **осенью**
Трофическая группировка 2002 г. 2003 г. 2004 г. 2006 г. 2007 г. 2008 г. 2009 г. 2010 г. 2012 г. 2013 г. 2014 г. 2017 г.* 2018 г.* 2019 г.* 2020 г.* Среднемн.

0–50 м																
Командорская котловина																
Преимущественно фитофаги	1003	438	115	302	223	158	213	352	331	318	187	316	Н/д	221	259	317
Преимущественно зоофаги	613	600	449	547	618	1044	416	772	421	641	526	811	Н/д	479	812	625
Эврифаги	153	238	159	164	291	134	71	121	88	186	163	156	Н/д	112	141	156
Западная часть Алеутской котловины																
Преимущественно фитофаги	566	292	64	343	176	107	232	207	449	226	Н/д	249	Н/д	234	366	270
Преимущественно зоофаги	660	467	343	610	415	538	514	494	322	486	Н/д	668	Н/д	334	1006	527
Эврифаги	180	309	173	167	101	100	125	254	93	241	Н/д	84	Н/д	64	91	152
Наваринский район																
Преимущественно фитофаги	691	169	129	334	321	838	357	Н/д	372	178	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	376
Преимущественно зоофаги	416	169	157	178	301	115	146	Н/д	245	426	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	239
Эврифаги	133	26	94	263	167	142	92	Н/д	37	5	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	107
0–200 м																
Командорская котловина																
Преимущественно фитофаги	401	226	67	245	203	89	121	180	102	104	65	144	219	147	160	165
Преимущественно зоофаги	408	381	231	327	342	524	379	397	261	272	321	382	593	423	430	378
Эврифаги	69	123	124	87	121	86	43	60	42	82	60	69	79	79	89	81
Западная часть Алеутской котловины																
Преимущественно фитофаги	288	219	46	197	75	37	99	108	152	89	Н/д	148	300	86	175	144
Преимущественно зоофаги	393	323	202	397	299	370	367	303	210	282	Н/д	581	646	180	545	364
Эврифаги	73	155	159	74	73	42	76	130	60	94	Н/д	44	82	28	51	82
Наваринский район																
Преимущественно фитофаги	743	223	124	464	324	472	252	Н/д	198	118	471	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	339
Преимущественно зоофаги	306	136	143	257	209	147	195	Н/д	222	247	338	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	220
Эврифаги	673	41	306	237	660	273	116	Н/д	53	3	297	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	266

* В 2017–2020 гг. площадь западной части Алеутской котловины обследовалась неполностью, данные рассчитаны только на обследованную акваторию.

Третий трофический уровень (плотоядные организмы, консументы II порядка или хищники I порядка) образуют различные зоопланктонные и нектонные виды. Две трофические группировки: «эврифаги» и «преимущественно зоофаги» — составляют основу зоопланктонной части данного трофического уровня.

Трофическую группировку «эврифаги» в беринговоморских районах составляют различные виды копепод (роды *Metridia*, *Pleuromamma*, *Scolecithricella*, *Labidocera*, *Euchirella*, *Gaetanus*, *Acartiidae*, *Centropages*), эвфаузииды (*Th. longipes*, *Th. inspinata*, *Th. inermis* и *E. pacifica*) и остракоды. Биомасса эврифагов, среди которых доминируют главным образом эвфаузииды, ниже, чем биомасса зоо- и фитофагов, соответственно, и их доля в планктоне невысокая (рис. 5.54). Как уже отмечалось выше, биомасса эвфаузиид увеличивается от раннего лета к началу осени и затем снижается, что отражается на сезонной динамике биомассы всей трофической группировки. Для этой группировки характерны и значительные межгодовые вариации обилия. В рассматриваемых районах биомасса эврифагов летом составляла от 1 до 204 мг/м³ в слое 0–50 м и от 12 до 135 мг/м³ в слое 0–200 м (табл. 5.9). Осенью межгодовые изменения биомассы данной группировки были существеннее (табл. 5.10). Наиболее заметно биомасса эврифагов за счет эвфаузиид изменялась в наваринском районе. Как уже отмечалось в подразделе 5.2, снижение количества эвфаузиид в наваринском районе наблюдали в 2003, 2009 и 2013 гг., при этом на следующий год после снижения следовало увеличение их биомассы (Волков, 2016а, б; Дулепова, 2016).

Главными массовыми представителями группировки «преимущественно зоофаги» в исследуемых районах являются щетинкочелюстные *S. elegans*, из копепод *Oithona similis*, *Pareuchaeta japonica* и *Oncaea borealis*, из кишечноротовых *Aglantha digitale*, а также гиперииды *T. pacifica* и *T. libellula*, полихеты р. *Tomopteris* и птеропода *C. limacina*. Однако динамику биомассы зоофагов определяют главным образом сагитты, а другие группы и виды зоопланктона имеют меньшее значение. Межгодовые вариации биомассы хищного зоопланктона летом и осенью могут составлять 6–10 раз (см. табл. 5.9, 5.10).

Летом самая высокая доля зоофагов в планктоне (от 46 до 70 % в разных районах) отмечалась в 2009 и 2013 гг., в глубоководных котловинах за счет оби-

лия сагитт, а в наваринском районе в 2009 г. за счет высокой биомассы гиперииды *T. lubellula*. Осенью в обоих слоях эпипелагиали глубоководных котловин доля хищного зоопланктона почти во все годы была выше, чем нехищного (рис. 5.54), а в наваринском районе, наоборот, доля зоофагов чаще всего была ниже, чем совокупная доля фито- и эврифагов. Осенние перестройки в трофической структуре в первую очередь связаны с вертикальным перераспределением, смертностью и выеданием растительноядных копепод, а также соматическим ростом и увеличением биомассы сагитт, гипериид и хищных копепод (в частности *O. similis*), что отражается на количественном соотношении хищного и нехищного планктона.

Биомасса зоофагов летом в холодные по гидрологическим характеристикам годы была выше, чем в теплые, за счет увеличения обилия сагитт (Приложение 50). К этому же выводу пришла и Е.П. Дулепова (2014), по данным которой в глубоководных котловинах доля хищного планктона в 2007–2011 гг. составила 51 %. Исключением является теплый 2015 г., когда биомасса зоофагов не снизилась, а, напротив, повысилась, но связано это было с увеличением обилия и доли в планктоне двух видов – копеподы *O. similis* и гиперииды *T. pacifica*, в то время как биомасса сагитт уменьшилась.

Сходная картина динамики обилия зоофагов в зависимости от типа лет прослеживалась и осенью, за исключением западной части Алеутской котловины, где биомасса этой группы в холодные годы снижалась (Приложение 50). Увеличение биомассы и доли планктонных хищников в холодные годы отмечалось почти во всех ландшафтных районах Берингова моря (Дулепова, 2014, 2016). Подобную ситуацию увеличения доли хищного планктона в холодные годы наблюдали в начале 2000-х гг. в северной части Охотского моря (Дулепова, 2008) и в восточной части Берингова моря (Stabeno et al., 2012).

Различные виды рыб и кальмаров формируют главным образом **третий и четвертый трофические уровни**. Питаясь разнообразными кормовыми объектами, принадлежащих 3–4-му TL, в том числе и своего трофического уровня, рыбы и кальмары не имеют строго определенного положения в трофической сети и их трофические уровни обычно не являются простыми целыми числами. В районах

исследований летом и осенью самыми массовыми представителями 3- и 4-го уровней являются горбуша, нерка, кета (3.4–3.9 TL), северный и камчатский кальмары (3.9–3.9 TL), серебрянка, светлоперый стенобрак (3.1–3.6 TL), кижуч (3.9–4.2 TL), чавыча (4.1–4.3 TL), молодь северного одноперого терпуга (3.1–3.5 TL), трехиглая колюшка (3.1–3.6 TL), а в наваринском районе — сельдь (3.2–3.9 TL), мойва (3.2–3.7 TL) и минтай (3.2–4.2 TL). На долю этих видов в разные годы приходилось от 80 до 98 % общей биомассы нектона.

Хищные рыбы и головоногие моллюски, а также морские млекопитающие и птицы занимают верхние **(4 и 5-й) трофические уровни**. Представителями хищных рыб в эпипелагиали берингоморских глубоководных котловин и наваринском районе являются алеписавр (*A. ferox*) (4.2–4.4 TL), большеголовый кинжалозуб (*A. nikparini*) (4.2–4.7 TL), японский морской лещ (*Brama japonica*) (4.3–4.4 TL), а также акулы — колючие, или катрановые (мелкие по размеру) сем. Squalidae (катран обыкновенный *S. acanthias* и северотихоокеанская полярная *S. pacificus*) и ламнообразные сем. Lamnidae (тихоокеанская лососевая (сельдевая) *L. ditropis*). Биомасса хищных рыб по данным траловых уловов в пределах обследованной площади глубоководных котловин изменялась от единичных поимок до 7,1 тыс. т летом и 10,9 тыс. т осенью. Кроме хищных рыб, важными элементами пелагических трофических сетей (особенно в некоторых прибрежных районах) являются морские млекопитающие и птицы, которые также потребляют большое количество макропланктона и мелкого нектона. Но в настоящей работе они не включены в расчеты объемов потребления и степени использования кормовых ресурсов рассматриваемых районов.

На основе имеющихся данных о биомассе зоопланктонных видов и с учетом их суточной удельной продукции (Дулепова, 2002, 2008, 2016; Coyle, Pinchuk, 2003; Шебанова, 2007, 2009, 2020; Шебанова, Чучукало, 2009; Шебанова и др., 2010, 2011, 2012, 2014; Чучукало и др., 2013) была рассчитана продукция отдельных видов и трофических группировок планктона. Для большинства видов нехищного планктона характерны довольно высокие темпы продуцирования, что позволяет им быстро наращивать свою биомассу и «уравновешивать» биомассу

хищного планктона. Летом продукция нехищного планктона выше продукции зоофагов за исключением отдельных случаев (табл. 5.11) (Найденко и др., 2022).

Таблица 5.11

Продукция (тыс. т) трофических группировок зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м западной части Берингова моря летом (Найденко и др., 2022)

Трофическая группировка	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.
0–50 м							
Командорская котловина							
2-й TL фитофаги	69 912	34 022	22 102	18 894	19 201	17 296	36 810
3-й TL эврифаги	3 277	4 773	2 257	1 356	3 117	5 019	3 003
3 и 4-й TL зоофаги	12 014	9 983	10 675	12 591	11 287	16 526	23 726
Соотношение $(P_{\phi}+P_{\varepsilon})/P_{\Sigma}$	6,1	3,9	2,3	1,6	2,0	1,4	1,7
Западная часть Алеутской котловины							
2-й TL фитофаги	31 785	34 528	13 739	13 801	14 794	10 880	84 702
3-й TL эврифаги	16 452	6 281	1 101	3 683	7 320	1 237	2 379
3-й и 4-й TL зоофаги	10 506	9 806	7 401	18 679	9 072	17 251	21 696
Соотношение $(P_{\phi}+P_{\varepsilon})/P_{\Sigma}$	4,6	4,2	2,0	0,9	2,4	0,7	4,0
Наваринский шельф							
2-й TL фитофаги	1 367	3 018	4 603	1 113	4 603	3 924	6 209
3-й TL эврифаги	39	460	216	5	396	49	411
3 и 4-й TL зоофаги	391	908	602	2 781	750	1 106	1 330
Соотношение $(P_{\phi}+P_{\varepsilon})/P_{\Sigma}$	3,6	3,8	8,0	0,4	6,7	3,6	5,0
0–200 м							
Командорская котловина							
2-й TL фитофаги	94 726	58 042	35 558	35 227	38 224	40 959	62 184
3-й TL эврифаги	7 388	10 778	1 645	2 793	7 501	12 285	10 550
3 и 4-й TL зоофаги	35 349	24 579	18 548	23 698	26 734	39 506	45 146
Соотношение $(P_{\phi}+P_{\varepsilon})/P_{\Sigma}$	2,9	2,8	2,0	1,6	1,7	1,3	1,6
Западная часть Алеутской котловины							
2-й TL фитофаги	47 536	50 243	38 850	29 418	43 233	31 657	131 757
3-й TL эврифаги	18 644	9 580	2 711	7 315	13 749	3 289	6 531
3 и 4-й TL зоофаги	23 749	22 363	20 925	32 662	28 750	46 312	54 018
Соотношение $(P_{\phi}+P_{\varepsilon})/P_{\Sigma}$	2,8	2,7	2,0	1,1	2,0	0,8	2,6
Наваринский шельф							
2-й TL фитофаги	4 401	9 281	8 703	10 398	15 553	8 561	19 087
3-й TL эврифаги	361	1 217	741	281	3 163	377	1 785
3 и 4-й TL зоофаги	4 474	2 081	1 584	9 008	2 440	3 369	3 389
Соотношение $(P_{\phi}+P_{\varepsilon})/P_{\Sigma}$	1,1	5,0	6,0	1,2	7,7	2,7	6,2

Примечание. TL — трофический уровень, P_{ϕ} — продукция фитофагов, P_{ε} — продукция эврифагов, P_{Σ} — продукция зоофагов.

Осенью у многих видов зоопланктона (в частности *Th. raschii*, *E. bungii*, *M. pacifica*) темпы продуцирования даже выше, чем летом, но у некоторых массовых видов эвфаузиид и копепод они снижаются (Шебанова, 2007, 2009; Шебанова и др., 2012, 2014; Чучукало и др., 2013). В то же время среди хищных планктеров у гиперииды *T. pacifica* P/B-коэффициенты в осенний период повышаются. Кроме этого, как уже отмечалось выше, в течение осеннего сезона происходит перераспределение по вертикали (в том числе миграции на глубину), выедание хищниками и естественная элиминация копепод и эвфаузиид, что также отражается на об-

щем объеме осенней продукции фитофагов и эврифагов. Таким образом, наблюдаемое осенью в глубоководных районах значительное превышение продукции зоофагов над продукцией фито- и эврифагов свидетельствует о сезонных сукцессиях, происходящих в эпипелагических планктонных сообществах, которые в совокупности с вертикальными суточными миграциями и транспортом планктона из смежных районов определяют соотношение трофических элементов планктонных сообществ.

В наваринском районе за счет обилия эвфаузиид и, вероятно, их привноса из других районов, а также более низкой по сравнению с глубоководными районами биомассой сагитт продукция фито- и эврифагов, наоборот, превышает продукцию зоофагов (за исключением 2013 г., когда в планктоне данного района эвфаузииды отсутствовали). При этом в наваринском районе во всем слое эпипелагиали преобладание хищного планктона было не таким значительным, как в глубоководных районах (табл. 5.12).

Сезонные изменения в соотношении трофических группировок хорошо прослеживаются при анализе среднемноголетних данных. Биомасса сетного фитопланктона от лета к осени наиболее значительно снижается в глубоководных районах. Биомасса фитофагов в рассматриваемых районах уменьшается в 1,8 раза, эврифагов увеличивается в 2,7 и 2,8 раза, зоофагов (включая медуз) в глубоководных котловинах возрастает почти вдвое, а в наваринском районе остается на том же уровне (Найденко и др., 2022).

Таким образом, анализ количественного соотношения функциональных групп планктона показал, что летом в эпипелагиали рассматриваемых районов только в 2009 и 2013 гг. доля зоофагов превысила долю нехищного планктона. Однако это не было результатом каких-либо экосистемных перестроек, которые, например, наблюдались в пелагических сообществах Берингова моря в начале 1990-х гг., когда на фоне изменения численности нектона количество хищного планктона резко возросло (до 50–60 % биомассы мезо- и макропланктона), а затем к 1995 г. вернулось к «нормальному» уровню (20–25 % общей биомассы) (Шунтов, Дулепова, 1995; Дулепова, 2002).

Таблица 5.12
 Продукция (тыс. т) трофических группировок зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м западной части Берингова моря осенью (Найденко и др., 2022)

Трофическая группировка	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
0–50 м															
Командорская котловина															
2-й ТЛ фитофаги	51 453	19 656	5 225	13 595	9 425	5 905	8 408	15 606	17 172	15 198	7 597	12 117	Н/д	8 609	9 162
3-й ТЛ эврифаги	7 522	13 317	5 631	5 407	15 166	4 640	2 861	5 823	2 868	8 387	7 081	7 523	Н/д	3 904	6 722
3 и 4-й ТЛ зоофаги	15 415	15 868	12 389	15 291	17 529	26 223	10 606	20 600	11 718	20 713	15 732	26 221	Н/д	15 897	24 431
Соотношение ($P_{\phi}+P_{\psi}$)/ P_{ζ}	3,8	2,1	0,9	1,2	1,4	0,4	1,1	1,0	1,7	1,1	0,9	0,7	Н/д	0,8	0,7
Западная часть Алеутской котловины															
2-й ТЛ фитофаги	23 971	10 196	2 506	12 448	6 415	3 862	8 686	8 117	19 503	8 749	Н/д	1 178	Н/д	3 897	8 088
3-й ТЛ эврифаги	7 719	14 708	4 988	5 114	3 957	3 131	3 919	11 891	2 964	9 183	Н/д	516	Н/д	1 441	2 968
3 и 4-й ТЛ зоофаги	13 141	10 223	7 941	14 585	9 960	11 080	10 229	10 967	7 655	11 575	Н/д	2 470	Н/д	4 994	17 621
Соотношение ($P_{\phi}+P_{\psi}$)/ P_{ζ}	2,4	2,4	0,9	1,2	1,0	0,6	1,2	1,8	2,9	1,5	Н/д	0,7	Н/д	1,1	0,6
Наваринский шельф															
2-й ТЛ фитофаги	3 113	658	775	1 862	1 650	4 745	1 971	Н/д	2 393	1 155	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
3-й ТЛ эврифаги	1 109	208	467	1 330	1 184	537	517	Н/д	159	17	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
3 и 4-й ТЛ зоофаги	1 411	601	639	716	1 017	425	476	Н/д	941	1 442	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Соотношение ($P_{\phi}+P_{\psi}$)/ P_{ζ}	3,0	1,4	1,9	4,5	2,8	12,4	5,2	Н/д	2,7	0,8	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
0–200 м															
Командорская котловина															
2-й ТЛ фитофаги	77 295	40 510	12 277	46 788	39 888	14 530	19 803	32 332	20 298	20 113	10 935	23 696	32 207	20 786	23 854
3-й ТЛ эврифаги	14 074	27 597	16 491	10 851	20 814	11 739	7 294	10 952	5 631	13 942	9 713	11 613	12 648	12 423	14 018
3 и 4-й ТЛ зоофаги	39 551	38 372	23 842	33 511	35 966	51 695	36 546	41 494	27 298	31 234	34 640	43 453	60 957	47 053	49 114
Соотношение ($P_{\phi}+P_{\psi}$)/ P_{ζ}	2,3	1,8	1,2	1,7	1,7	0,5	0,7	1,0	0,9	1,1	0,6	0,8	0,7	0,7	0,8
Западная часть Алеутской котловины															
2-й ТЛ фитофаги	45 378	29 256	7 184	28 771	10 954	5 699	15 021	16 855	26 066	14 179	Н/д	2 881	15 096	6 037	15 266
3-й ТЛ эврифаги	12 967	27 147	19 122	8 243	11 072	5 079	9 721	22 090	7 142	13 378	Н/д	906	5 600	1 875	5 571
3 и 4-й ТЛ зоофаги	30 287	25 466	17 223	34 960	25 892	29 584	28 461	25 895	18 113	24 205	Н/д	7 452	22 046	9 317	34 621
Соотношение ($P_{\phi}+P_{\psi}$)/ P_{ζ}	1,9	2,2	1,5	1,1	0,9	0,4	0,9	1,5	1,8	1,1	Н/д	0,5	0,9	0,8	0,6
Наваринский шельф															
2-й ТЛ фитофаги	11 713	2 853	2 431	8 671	6 114	8 322	5 162	Н/д	4 161	2 315	10 493	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
3-й ТЛ эврифаги	10 372	987	4 650	3 192	9 488	3 348	2 050	Н/д	980	32	4 085	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
3 и 4-й ТЛ зоофаги	3 314	1 624	1 598	2 974	2 303	1 632	2 084	Н/д	2 533	2 684	3 830	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Соотношение ($P_{\phi}+P_{\psi}$)/ P_{ζ}	6,7	2,4	4,4	4,0	6,8	7,2	3,5	Н/д	2,0	0,9	3,8	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д

Увеличение доли зоофагов летом 2009 и 2013 гг. было связано с межгодовой динамикой биомассы, в частности с увеличением обилия гипериид и сагитт в холодный (и переходный) тип лет. В осенний период количественное соотношение трофических группировок $((P_{\phi}+P_{\circ})/P_{з})$, обусловленное сезонными сукцессионными процессами и в некоторых случаях транспортом из смежных районов, не имело значительных отклонений от среднемноголетнего значения. Это указывает на то, что какой-либо долгопериодной изменчивости в функционировании эпипелагических сообществ рассматриваемых районов в 2002–2020 гг. не наблюдалось.

Среднемноголетняя продукция фитопланктона и гетеротрофных микроорганизмов первого ТЛ в эпипелагиали глубоководных котловин оценена в 1386 и 836 млн т соответственно летом и осенью, а зоопланктона — в 185 и 134 млн т. В наваринском районе на первом ТЛ продуцируется 120 и 67 млн т первопищи, а зоопланктона — 16 и 13 млн т летом и осенью. Таким образом, в эпипелагиали трех районов за летне-осенний период образуется довольно значительное количество планктонных ресурсов — 2757 млн т, из них зоопланктона — 348 млн т, что свидетельствует о высоком запасе кормовых ресурсов в беринговоморских районах для эпипелагического нектона.

5.5. Трофические отношения и объемы потребления кормовых ресурсов нектоном

Первая оценка масштабов потребления кормовой базы нектоном Берингова моря была сделана по материалам 1980-х гг. — для периода максимального обилия нектона (Шунтов и др., 1990, 1993в; Дулепова, 2002). В последующие годы такие оценки были получены для эпипелагиали, в том числе и верхнего слоя, по данным 1990-х и начала 2000-х гг. (Темных и др., 2003, 2004, 2010; Чучукало, 2006; Найдено, 2007; Темных, Найдено, 2007; Темных, 2009; Naydenko, 2010; Шунтов и др., 2010б; Шунтов, Темных, 2011а; Шунтов, 2016а). В данном подразделе приводится современная оценка объемов потребления рыбами и кальмарами кормовых ресурсов верхнего слоя эпипелагиали глубоководных котловин и наваринского района. Особое внимание уделено сезонной и многолетней динамике масштабов использования кормовой базы рассматриваемых районов.

Сезонная динамика. В Беринговом море в сроках миграций массовых видов

рыб и кальмаров выделяются различные периоды их максимального обилия и количественного соотношения — раннелетний, летний и осенний (Сомов, 2017). Соответственно, структура трофических связей nekтона, потребление им пищи и нагрузка на кормовые ресурсы подвержены сезонной изменчивости.

Раннелетний период. Среднемноголетняя величина потребления пищи рыбами и кальмарами в раннелетний период в верхнем слое эпипелагиали Командорской и западной части Алеутской котловин оценена соответственно в 5,43 и 5,08 тыс. т в сутки (или 0,022 и 0,025 т/км² в сутки), а в наваринском районе почти в 3 раза ниже — в 1,67 тыс. т в сутки (или 0,045 т/км² в сутки) (табл. 5.13–5.15, рис. 5.55) (Найденко, Сомов, 2019).

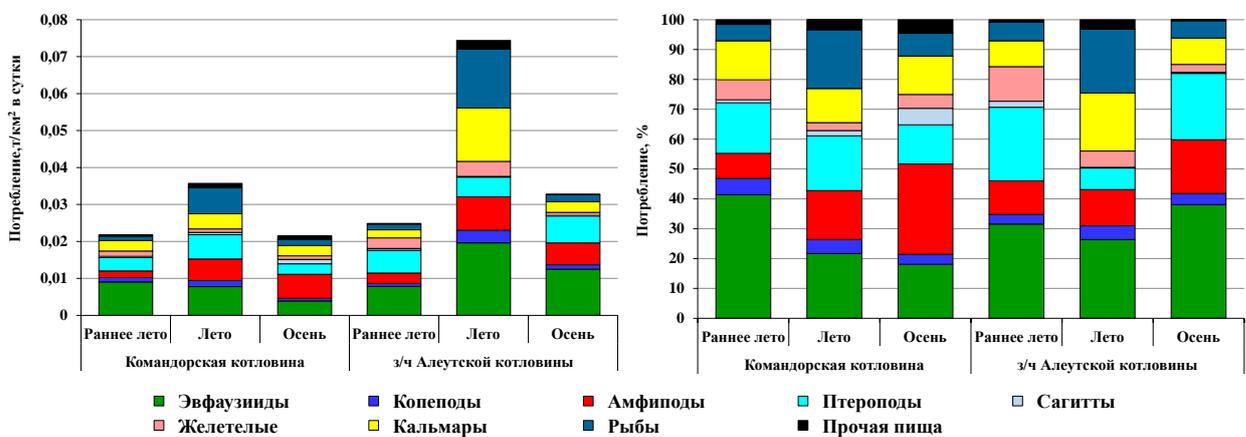


Рис. 5.55. Суточное потребление (т/км², %) кормовых ресурсов nekтоном в верхнем слое эпипелагиали глубоководных районов в раннелетний, летний и осенний периоды (Найденко, Сомов, 2019)

В раннелетний период в глубоководных районах Берингова моря главными потребителями кормовых ресурсов являются крупноразмерная кета, горбуша и кальмары (в основном северный) (табл. 5.13, 5.14). В этот период на долю кеты и горбуши приходится около 80 % всей пищи, потребляемой nekтоном в верхней эпипелагиали за сутки. Среднемноголетняя доля головоногих моллюсков в суточном потреблении ресурсов в Командорской котловине составляет 14 % за счет многочисленных в этом районе северного кальмара и молоди сем. *Gonatidae*. В западной части Алеутской котловины потребление пищи кальмарами ниже. За счет этих видов nekтона основная масса кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали данных районов потребляется на трофических уровнях 3.5–3.8. В обоих районах из зоопланктона более всего используются эвфаузииды (главным образом *Th. longipes*),

птероподы (*L. helicina* и *C. limacina*), амфиподы (в основном *T. pacifica*), желетелье (*Ctenophora*, *Oikopleura* и др.), а в Командорской котловине, кроме них, и копеподы (*N. cristatus* и *E. bungii*) (рис. 5.56). Доля перечисленных групп кормовых организмов достигает 80 % всей пищи, потребляемой nekтоном в верхней эпипелагиали.

Таблица 5.13

Суточное потребление (тыс. т) пищи nekтоном в верхнем слое эпипелагиали Командорской котловины в раннелетний, летний и осенний периоды

Потребитель	Раннее лето		Лето		Осень	
	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%
<i>O. keta</i>	2,48	45,6	5,60	62,8	1,33	24,8
<i>O. gorbuscha</i>	1,72	31,6	0,14	1,6	1,14	21,3
<i>B. borealis</i>	0,57	10,6	1,02	11,5	1,85	34,5
<i>O. nerka</i>	0,20	3,5	1,02	11,4	0,41	7,6
<i>L. schmidti</i>	0,10	1,9	0,03	0,3	0,04	0,7
Молодь кальмаров	0,10	1,9	0,24	2,6	0,02	0,4
<i>G. kamtschaticus</i>	0,07	1,2	0,10	1,1	0,07	1,4
<i>P. monopterygius</i>	0,02	0,3	0,40	4,5	0,11	2,0
<i>O. tshawytscha</i>	0,04	0,7	0,24	2,6	0,09	1,7
<i>C. saira</i>	–	–	0,04	0,5	0,08	1,5
Прочие кальмары	0,04	0,7	0,02	0,2	0,02	0,4
<i>O. kisutch</i>	–	–	0,02	0,2	0,05	0,9
Прочий nekтон	0,10	1,9	0,06	0,6	0,16	2,9
Всего	5,44	100,0	8,93	100,0	5,37	100,0

Таблица 5.14

Суточное потребление (тыс. т) пищи nekтоном в верхнем слое эпипелагиали западной части Алеутской котловины в раннелетний, летний и осенний периоды

Потребитель	Раннее лето		Лето		Осень	
	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%
<i>O. keta</i>	3,21	63,2	10,75	70,7	2,33	34,9
<i>O. gorbuscha</i>	1,06	20,9	0,19	1,3	0,12	1,8
<i>B. borealis</i>	0,11	2,1	0,95	6,3	3,19	47,6
<i>O. nerka</i>	0,12	2,3	1,41	9,3	0,69	10,3
<i>O. tshawytscha</i>	0,26	5,2	0,87	5,8	0,08	1,2
<i>G. kamtschaticus</i>	0,03	0,5	0,33	2,2	0,04	0,6
<i>P. monopterygius</i>	0,01	0,2	0,27	1,8	0,03	0,5
<i>S. malma</i>	0,19	3,7	–	–	–	–
Молодь кальмаров	0,02	0,4	0,11	0,7	0,02	0,3
<i>L. schmidti</i>	0,01	0,3	0,07	0,5	0,02	0,3
<i>S. leucopsaurus</i>	–	–	0,08	0,6	0,01	0,1
<i>C. pallasii</i>	–	–	–	–	0,08	1,2
Прочий nekтон	0,06	1,2	0,12	0,8	0,07	1,1
Всего	5,08	100,0	15,15	100,0	6,68	100,0

Эвфаузииды в значительном количестве потребляются главным образом половозрелой горбушей, крупноразмерной кетой и северным кальмаром. Только эти 3 вида nekтона выедают в среднем 0,008 и 0,007 т/км² эвфаузиид в сутки соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловины. Потребление эвфаузиид всеми видами nekтона оценено в данных районах на уровне 0,009 и 0,008 т/км² в сутки. В за-

падной части Алеутской котловины, где биомасса нагульной разноразмерной кеты обычно более высокая, в значительном количестве выедаются предпочитаемые этим видом птероподы и желетелые — соответственно 0,006 и 0,003 т/км² в сутки. Гиперииды в этом районе потребляются лососями в среднем около 0,003 т/км² в сутки, в то время как другими видами нектона их выедается в 15 раз меньше.

Таблица 5.15

Суточное потребление (тыс. т) пищи нектоном в верхнем слое эпипелагиали наваринского района в раннелетний, летний и осенний периоды

Потребитель	Раннее лето		Лето		Осень 2003 г.		Осень 2005–2013 гг.	
	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%	тыс. т	%
<i>T. chalcogramma</i>	0,17	10,0	0,08	2,4	18,88	96,8	0,03	4,2
<i>O. keta</i>	1,00	59,9	2,70	80,8	0,06	0,3	0,40	52,1
<i>M. villosus</i>	0,03	2,1	0,04	1,2	0,47	2,4	0,00	0,1
<i>G. aculeatus</i>	0,02	1,3	—	—	—	—	—	—
<i>O. nerka</i>	0,02	0,9	0,25	7,5	0,01	+	0,02	2,6
<i>O. gorbusha</i>	0,23	13,6	0,02	0,6	0,00	+	0,01	0,9
<i>O. tshawytscha</i>	0,04	2,3	0,15	4,5	0,04	0,2	0,02	2,0
<i>A. fimbria</i>	—	—	—	—	0,01	+	—	—
<i>C. pallasii</i>	0,08	5,0	0,01	0,3	0,01	+	0,27	35,1
<i>B. saida</i>	—	—	0,05	1,5	—	—	—	—
Молодь кальмаров	0,07	4,2	—	—	0,004	+	—	—
Прочий нектон	0,01	0,7	0,04	1,2	0,01	0,3	0,02	3,0
Всего	1,67	100,0	3,34	100,0	19,50	100,0	0,77	100,0

В Командорской котловине при меньшем обилии лососей потребление ими амфипод ниже и составляет в среднем 0,002 т/км² в сутки (а прочими видами нектона в 7 раз меньше). Копеподы присутствуют в питании многих видов рыб и кальмаров, но основу питания веслоногие рачки обычно составляют у северного терпуга, минтая, сельди и мезопелагических рыб, биомасса которых в обоих районах была незначительной (см. рис. 5.55). Поэтому в Командорской и западной части Алеутской котловины выедание копепод нектоном низкое и оценено всего в 0,001 т/км² в сутки. Доля нектонной пищи, которой питались в основном лосося и кальмары, в общем выедании ресурсов составляет 15–19 % (рис. 5.55).

Таким образом, в глубоководных котловинах в раннелетний период эвафузииды, птероподы, гипериды и копеподы формируют главные пищевые связи нектона. Все остальные кормовые объекты, встречаемые в пище консументов верхних трофических уровней, являются второстепенной или случайной пищей и обеспечивают разнообразие пищевых связей.

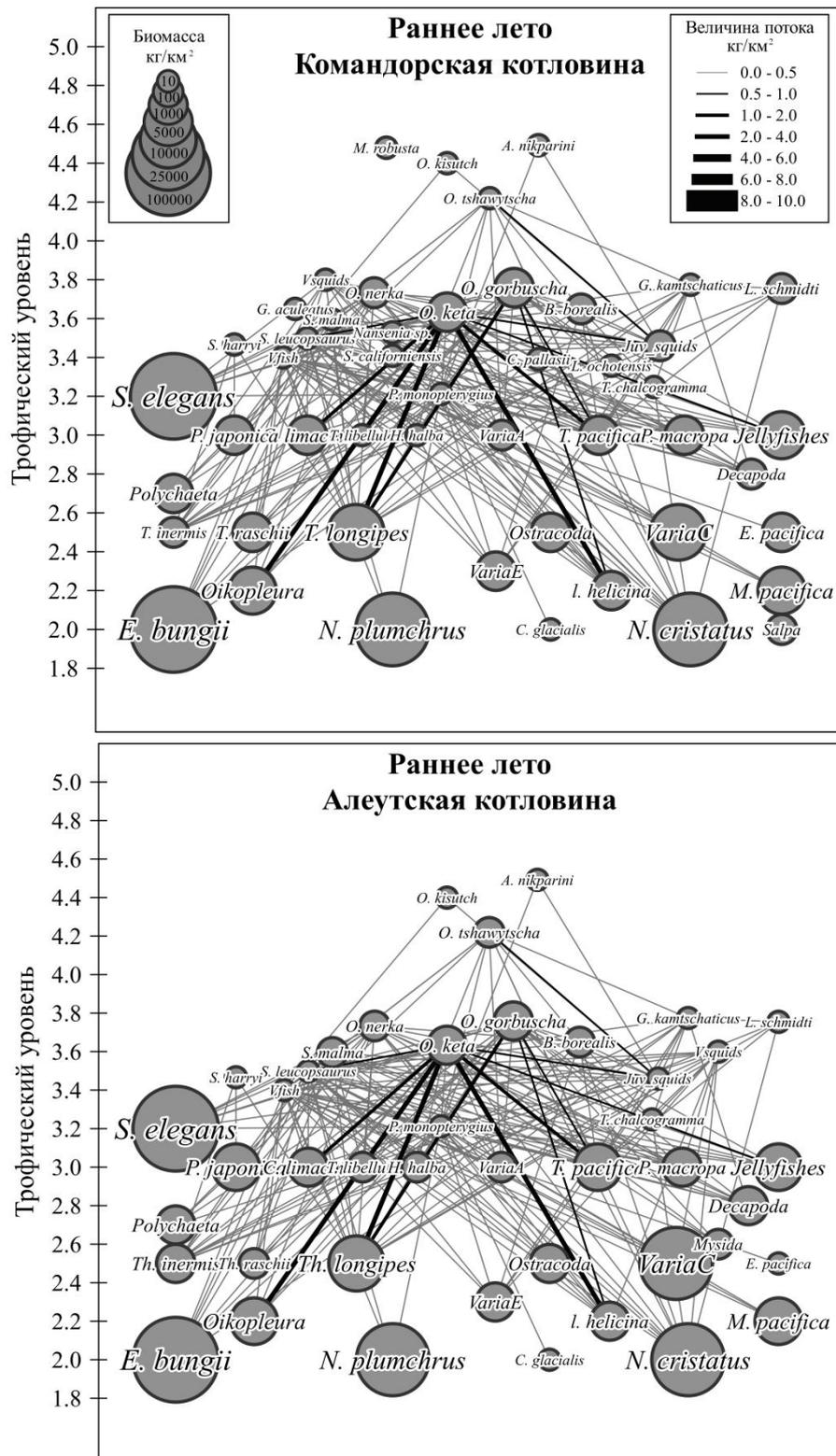


Рис. 5.56. Схема пищевых отношений nekтона в верхнем слое эпипелагиали Командорской и западной части Алеутской котловин в раннелетний период

Общее число пищевых связей по типу кормовой объект → потребитель (нектонный вид) в Командорской котловине составляет 282, а в Алеутской котловине — 202 (табл. 5.16) (Найденко, Сомов, 2019). Более разветвленная пищевая сеть верхней эпипелагиали Командорской котловины обусловлена более разнообразным видовым

составом нектона, нагуливающегося в данном районе. Но так как биомасса главных видов-потребителей в обоих районах отличается незначительно, доля главных пищевых связей находится на одном уровне — 70 и 74 % всей потребленной пищи в Командорской и западной части Алеутской котловин соответственно (табл. 5.16).

Таблица 5.16

Число и величина пищевых связей нектона в верхней эпипелагиали Командорской и западной части Алеутской котловин в летне-осенний период (Найденко, Сомов, 2019)

Показатель	Командорская котловина			Западная часть Алеутской котловины		
	Раннее лето	Лето	Осень	Раннее лето	Лето	Осень
Общее число пищевых связей	282	158	188	202	197	150
Число главных пищевых связей в весовом выражении $\geq 0,001$ т/км ²	11	19	10	12	25	10
Величина всех пищевых связей (или общее потребление пищи за сутки), т/км ²	0,022	0,036	0,022	0,025	0,074	0,033
Величина главных пищевых связей, т/км ²	0,015	0,029	0,014	0,018	0,064	0,026
Доля главных пищевых связей в общем суточном потреблении пищи, %	69,8	80,1	63,2	73,9	85,9	84,3

В наваринском районе из кормовых объектов наиболее потребляемыми группами являются амфиподы (*T. libellula* и *T. pacifica*), эвфаузииды (*Th. raschii* и *Th. longipes*), птероподы, желетелые (в частности *Oikopleura*) и в меньшей степени копеподы (рис. 5.57, 5.58). Доля этих кормовых групп в общем потреблении пищи составляет соответственно 28, 23, 18, 15 и 7 %.

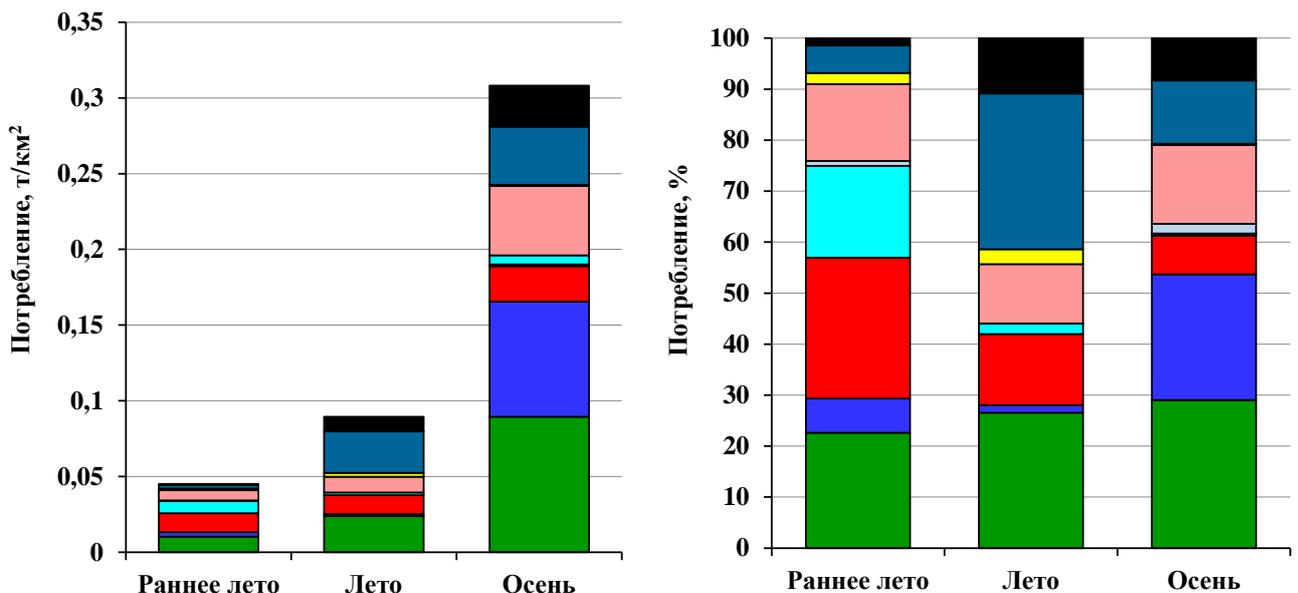


Рис. 5.57. Суточное потребление (т/км², %) кормовых ресурсов нектоном в верхнем слое эпипелагиали наваринского района в раннелетний, летний и осенний периоды. Легенда как на рис. 5.55

Общее число пищевых связей в раннелетний период в данном районе ниже, чем в глубоководных, и составляет всего 144, а связей в численном выражении $\geq 0,001$ кг/км² в сутки — 20 (табл. 5.17). На долю главных пищевых связей приходится 80 %. Среди основных связей по типу «кормовой объект → потребитель» выделяются следующие: амфиподы *T. libellula* + *T. pacifica* → *O. keta*, *Oikopleura* → *O. keta*, птеропода *L. helicina* → *O. keta* и эвфаузиида *Th. raschii* → *O. keta*. Пищевые связи минтая, сельди, горбуши и чавычи в этот период менее значимы (рис. 5.58, табл. 5.17).

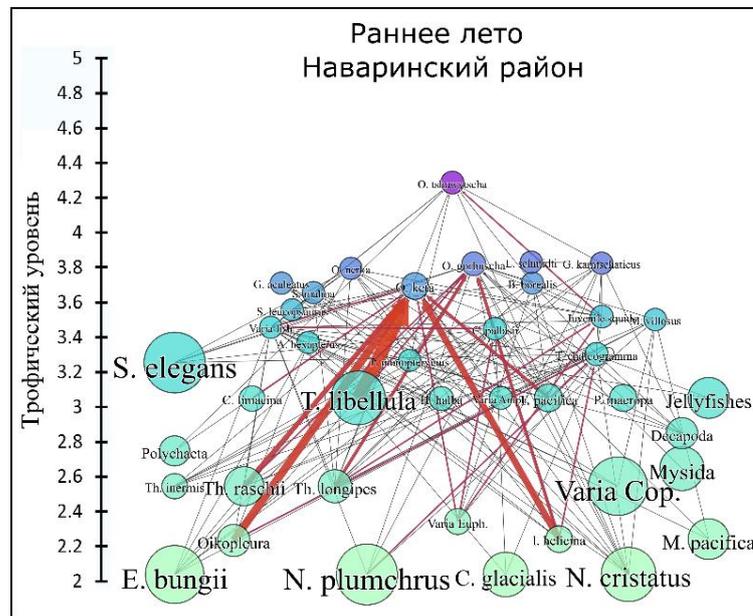


Рис. 5.58. Схема пищевых отношений nekтона в верхнем слое эпипелагиали наваринского района в раннелетний период

Таблица 5.17

Число и величина пищевых связей nekтона в верхней эпипелагиали наваринского района в летне-осенний период

Показатель	Раннее лето	Лето	Осень 2003 г.
Общее число пищевых связей	144	112	108
Число основных пищевых связей в численном выражении $\geq 0,001$ т/км ²	20	23	37
Величина всех пищевых связей (или общее потребление пищи), т/км ²	0,045	0,090	0,450
Величина основных пищевых связей, т/км ²	0,036	0,083	0,446
Весовая доля основных пищевых связей в общем потреблении пищи, %	80,3	93	99,1

Летний период. С развитием летнего сезона суточное потребление пищи nekтоном в верхнем слое эпипелагиали по сравнению с июнем возрастает в Ко-

мандорской котловине в среднем в 1,6 раза (до 8,91 тыс. т, или 0,036 т/км² в сутки), а в западной части Алеутской котловины — в 3,0 раза (до 15,7 тыс. т, или 0,074 т/км² в сутки) (см. рис. 5.55, табл. 5.13, 5.14). Среднеголетняя доля лососей в общем потреблении пищи составляет 79 и 87 %, а кальмаров — 16 и 9 % в Командорской и западной части Алеутской котловинах. Летом в верхней эпипелагиали исследуемых районов главные потоки органического вещества на верхние трофические уровни 3.0–4.0 поступают к лососям (кете и нерке) и в меньшей степени — к кальмарам (рис. 5.59) (Naydenko, 2008, 2009; Найденко, Сомов, 2019).

В Командорской котловине за счет повышения численности и биомассы нагуливающих кеты и нерки летом возрастает потребление амфипод, птеропод и мелкоразмерного нектона. Выедание эвфаузиид изменяется незначительно, так как биомасса одних потребителей эвфаузиид (в частности кальмаров) увеличивается, а других (горбуши) — снижается. Летом в западной части Алеутской котловины эвфаузиид, а также мелкоразмерного нектона, амфипод и копепод потребляется больше, чем ранним летом, что обусловлено активным питанием этими гидробионтами большим количеством нагуливающейся разноразмерной молодью лососей и кальмарами. В этом районе также возрастает потребление желетелых организмов, что связано с изменением обилия и состава рациона кеты, основного потребителя этой пищи, в то время как в Командорской котловине летом эта группа выедается в меньшем количестве.

Изменение объемов выедания определенных кормовых объектов не только связано с численностью потребителей и экологией их питания, но и зависит от обилия и доступности самих объектов. В конце лета и осенью в верхнем слое эпипелагиали глубоководных районов Берингова моря происходит увеличение в 3–4 раза биомассы амфипод. Это обусловлено ростом и развитием рачков летней генерации и началом появления молоди осенней генерации массовых видов гипериид (Шебанова и др., 2014). В этот же период возрастает доля гипериид в питании нектона, например в рационе кеты всех размерных групп в обоих районах, а также в питании нерки и северного одноперого терпуга в Командорской котловине (см. рис. 5.38, 5.43, 5.49).

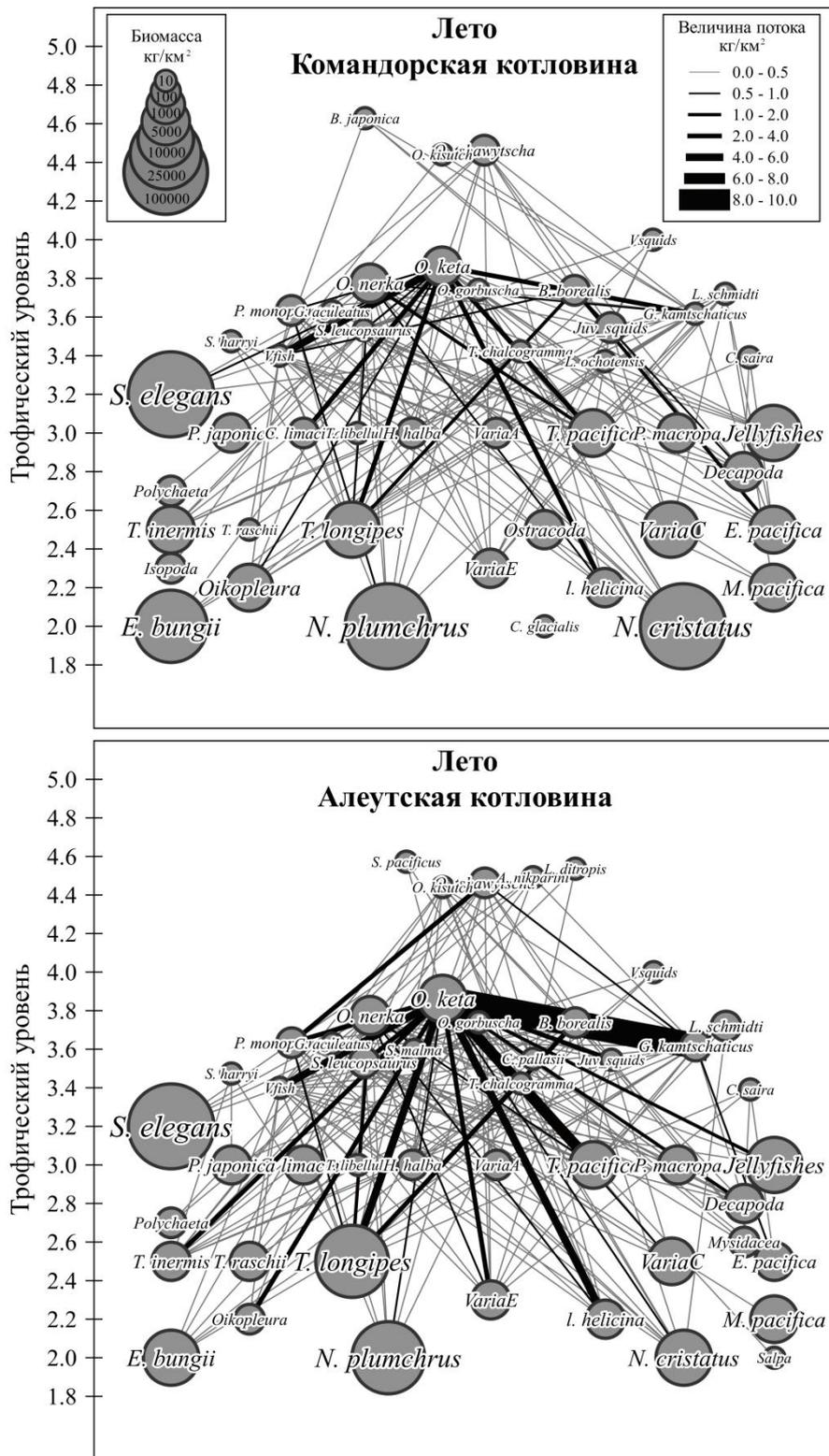


Рис. 5.59. Схема пищевых отношений nekтона в верхнем слое эпипелагиали Командорской и западной части Алеутской котловин в летний период (Найденко, Сомов, 2019)

Летом также увеличивается биомасса эвафузиид, которая достигает максимальных значений в августе-сентябре, а в октябре-ноябре снижается за счет сезонного перераспределения разных размерных групп этих рачков по вертикали и их выедания (Чучукало и др., 1996; Шунтов, 2001). В районах исследований эв-

фаузииды потребляются консументами верхних трофических уровней в течение всего летне-осеннего периода (рис. 5.59). Однако у многих видов, в том числе и лососей, в летний и особенно осенний периоды отмечается снижение доли эвфаузиид в питании. Изменения, происходящие в составе и обилии мелкоразмерного nekтона, также отражаются на составе рациона рыб и кальмаров. Летом в западной части Алеутской котловины кета, чавыча и нерка в значительном количестве ($0,006 \text{ т/км}^2$ в сутки) потребляют молодь северного одноперого терпуга. В то же время в Командорской котловине, где обилие молоди терпуга обычно выше, но биомасса лососей ниже, его выедается меньше — всего $0,001 \text{ т/км}^2$ в сутки.

После нереста в верхней эпипелагиали появляется большое количество молоди кальмаров (в основном северного). Соответственно, их доля в рационе лососей, особенно нерки, а также в питании взрослых кальмаров возрастает. В целом доля nekтонной пищи в рационе рыб и кальмаров в летний период увеличивается в 2–3 раза, т.е. происходит небольшое перераспределение нагрузки на кормовые группы. Следует отметить, что в связи со снижением доли зоопланктонной и увеличением доли nekтонной пищи в рационе кеты и нерки, а в питании кальмаров собственной молоди, трофический уровень лососей и кальмаров летом повышается до 4.0–4.1 (рис. 5.59).

Несмотря на увеличение биомассы потребителей, летом общее число пищевых связей в трофической сети в Командорской котловине сокращается по сравнению с ранним летом в 1,8 раза, а в Алеутской изменяется незначительно (см. рис. 5.58) (Найденко, Сомов, 2019). Общее число компонентов пищи (или пищевых связей) обычно понижается при высокой пищевой обеспеченности (Никольский, 1953; Желтенкова, 1973). В глубоководных котловинах на фоне общего снижения числа связей количество главных связей (за счет повышения обилия основных потребителей) возрастает, а их доля от всей потребленной nekтоном пищи в этих районах составляет более 80 % (см. табл. 5.16).

В июле-августе происходит перемещение большого количества кеты (как половозрелых рыб летней формы, так и неполовозрелых рыб) в наваринский район. Во второй половине лета в этом районе также увеличивается обилие неполовозрелой чавычи и нерки. Кроме лососей, важными потребителями ресурсов дан-

ного района являются сеголетки и молодь минтая (особенно при его высокой численности) и в меньшей степени мелкоразмерная сельдь и мойва, основной нагул которых приходится на август-октябрь. Но в последние годы численность и биомасса минтая, сельди и мойвы находятся на невысоком уровне.

Среднемноголетнее (2003–2015 гг.) суточное выедание кормовых ресурсов кетой, неркой и чавычей в верхнем слое эпипелагиали наваринского района летом оценено соответственно в 0,073, 0,007 и 0,004 т/км² в сутки, а выедание всеми рыбами и кальмарами — в 0,090 т/км², или 3,340 тыс. т в сутки (см. табл. 5.15). Летом в этом районе по сравнению с ранним летом отмечается несколько меньшее количество пищевых связей (см. табл. 5.16, рис. 5.60).

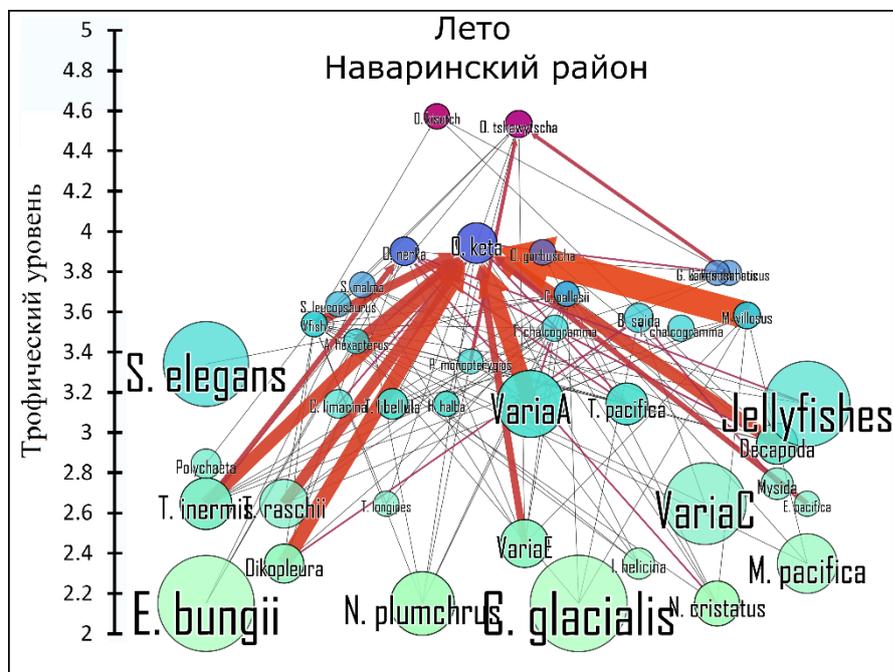


Рис. 5.60. Схема пищевых отношений нектона в верхней эпипелагиали наваринского района в летний период

Но количество основных связей (в численном выражении $\geq 0,001$ т/км² в сутки) почти не изменяется, и их весовая доля в общем потреблении пищи достигает 94 %. Среди пищевых связей по типу «кормовой объект → потребитель» наиболее значимыми являются (*M. villosus* + *A. hexapterus* + прочие рыбы) → *O. keta*, эвфаузииды (*Th. inermis* + *Th. raschii* + *E. pacifica* + прочие эвфаузииды) → *O. keta*, *Oikopleura* → *O. keta* и *Decapoda* → *O. keta*. Таким образом, в наваринском районе и в летний период основные пищевые потоки с низших трофических уровней на высшие поступают к кете, но ее пищевые связи по сравнению с ран-

ним летом изменяются за счет большего потребления мелкоразмерных рыб и эвфаузиид (рис. 5.60).

Осенний период. Осенью в составе лососей происходят изменения численного соотношения средне- и крупноразмерных рыб и появляется значительное количество молоди. Из других видов nekтона осенью большое значение в трофической структуре пелагиали Берингова моря (не только шельфа и свала глубин, но и глубоководных котловин) имеют минтай, трехиглая колюшка, молодь кальмаров. Молодь кальмаров (главным образом северного) появляется в большом количестве в верхней эпипелагиали после весеннего и летне-осеннего нереста. В конце лета — начале осени отмечают проникновение в юго-западную часть моря также представителей низкобореально-субтропического комплекса (японский анчоус, сайра, японский морской лещ и др.).

В связи с осенними перестройками в составе и обилии массовых видов nekтонного сообщества потребление пищи nekтоном по сравнению с летом снижается в среднем в 2 раза: в Командорской котловине до 5,37 тыс. т, или 0,022 т/км² в сутки, в западной части Алеутской котловины до 6,69 тыс. т, или 0,033 т/км² в сутки (см. табл. 5.13, 5.14). Довольно значительно в обоих районах снижается потребление пищи крупноразмерной кетой и неркой. В то же время в Командорской котловине возрастает потребление кормовых ресурсов покатной молодью лососей, в частности горбуши. Также увеличивается потребление пищи северным кальмаром: в Командорской котловине — в 1,8 раза (до 0,007 т/км² в сутки), а в западной части Алеутской котловины — в 3,3 раза (до 0,016 т/км² в сутки) (Найденко, Сомов, 2019).

Таким образом, главными потребителями пищевых ресурсов верхней эпипелагиали обоих районов осенью становятся северный кальмар, кета, молодь горбуши и нерка (рис. 5.61). Доля этих видов в общем потреблении nekтоном пищи достигает 88 и 95 % соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловин. Остальные потребители в этот период играют незначительную роль в переносе органического вещества между трофическими уровнями. В Командорской котловине таковыми являются северный одноперый терпуг, чавыча, сайра (главным образом в южной части района), серебрянка, мойва, трехиглая колюшка

и кальмары. Суммарная доля этих видов составляет в среднем ~ 7 % общего суточного выедания nekтоном пищи.

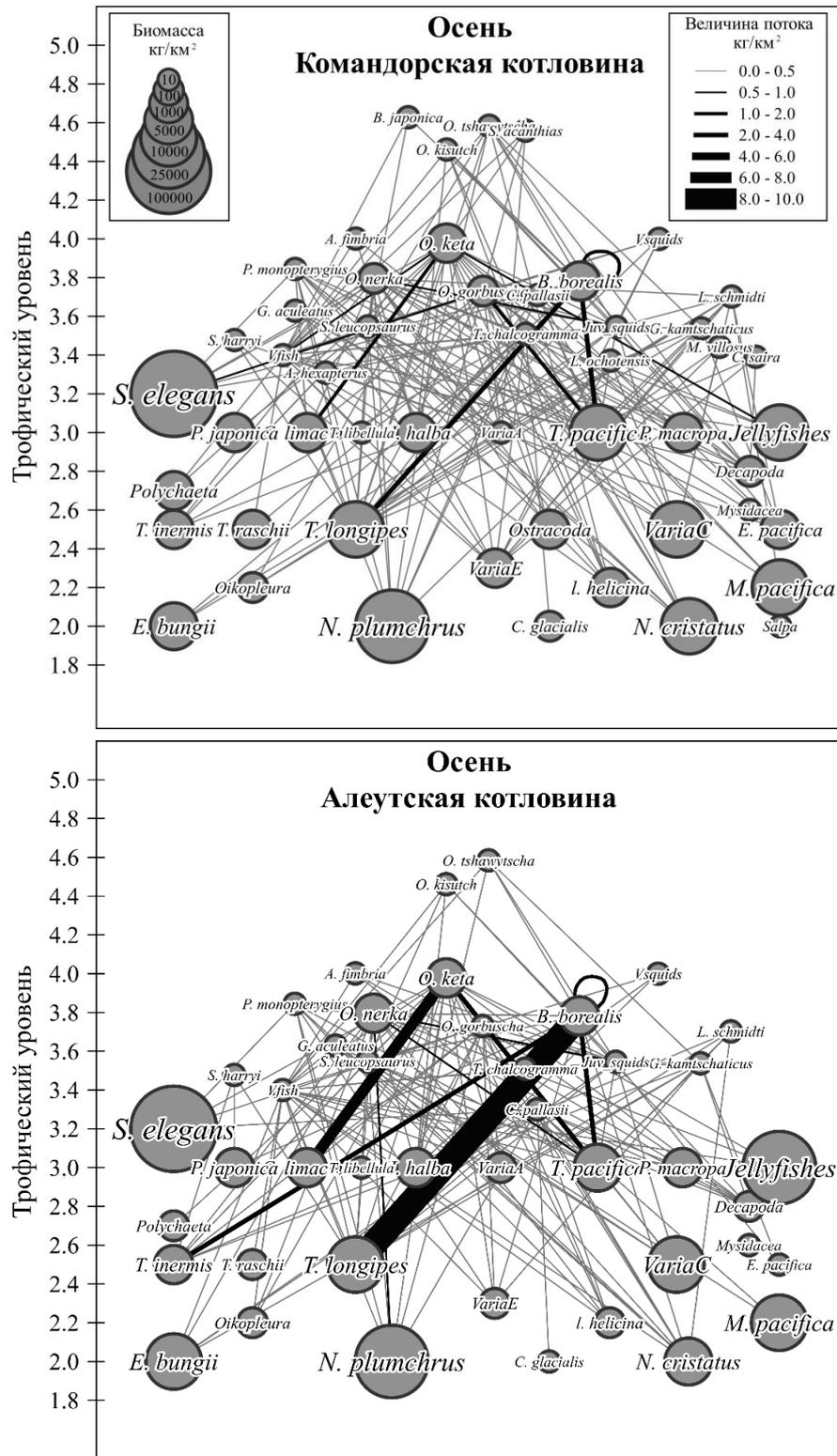


Рис. 5.61. Схема пищевых отношений nekтона в верхнем слое эпипелагиали Командорской и западной части Алеутской котловин осенью (Найденко, Сомов, 2019)

В Алеутской котловине доля второстепенных видов-потребителей (чавычи, сельди, северного одноперого терпуга, серебрянки и кальмаров) в общем потреб-

лении пищи оценена в 4 %. Выедание пищи минтаем, учтенным в верхнем слое эпипелагиали в рассматриваемые годы, в течение всего летне-осеннего периода было также очень низким. Однако следует отметить, что минтай в годы высокой численности был одним из главных элементов трофической сети, мигрируя в конце лета и осенью через глубоководные котловины и перемещаясь в районы шельфа и свала глубин (Шунтов и др., 1994б; Найденко, 2007; Шунтов, 2016а, б).

Пищевые связи рыб и кальмаров в Командорской котловине формируют амфиподы (*T. pacifica*), эвфаузииды (*Th. longipes* и в меньшей степени *Th. inermis*), птероподы (в основном *C. limacina*), а также разные виды мелкоразмерного нектона. При этом доля амфипод в общем потреблении пищи увеличивается до 30 % за счет выедания этих рачков молодью лососей и кальмаров. В западной части Алеутской котловины более всего потребляется эвфаузиид, а также птеропод, амфипод и мелкоразмерного нектона (см. рис. 5.55). На долю перечисленных кормовых групп приходится 82 и 93 % всей потребляемой нектоном пищи соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловины. Осенью общее число пищевых связей нектона уменьшается только в западной части Алеутской котловины, а число главных пищевых связей — в обоих глубоководных районах. Это обусловлено снижением обилия таких потребителей, как кета и нерка, в связи с началом их сезонных миграций в океан. Но доля главных связей в общем суточном потреблении нектоном пищи не изменяется (см. табл. 5.16).

В связи с изменениями в составе и обилии потребителей использование рыбами и кальмарами кормовых ресурсов верхнего слоя эпипелагиали в обоих глубоководных районах осенью снижается, но главными потребителями кормовых ресурсов при этом остаются кальмары и лососи. В Командорской котловине в это время в общем потреблении пищи увеличивается доля связей амфиподы→лососи и амфиподы→кальмары.

В наваринском районе изменения в составе нектона и, соответственно, в трофической структуре значительно различаются в зависимости от численности минтая, особенно когда увеличиваются миграции крупноразмерных рыб и сеголеток восточноберингоморской популяции в западную часть моря. В годы высокой

численности минтая его роль в трофической сети значительно возрастает. В связи с этим сезонную динамику объемов потребления целесообразно рассматривать отдельно для периодов высокой и низкой численности минтая. В данном случае для сравнения взяты 2003 г. и отдельные последующие годы. В 2003 г. в этом районе главными потребителями ресурсов были в первую очередь минтай (причем как местного происхождения, так и мигрирующего в этот район в нагульный период из восточной части моря) и в меньшей степени молодь северного одноперого терпуга и неритопелагические рыбы — мойва, сельдь, песчанка. Доля минтая (главным образом за счет сеголеток, которые тяготеют к верхней эпипелагиали) в общей биомассе nekтона верхней эпипелагиали данного района составила 91 %. При этом общее суточное потребление кормовых ресурсов всеми рыбами и кальмарами в верхней эпипелагиали оценено в 19,5 тыс. т, или 0,525 т/км², из них только минтаем — 18,9 тыс. т, или 0,509 т/км². В этот год осенью удельное потребление ресурсов в наваринском районе было почти в 9 раз выше, чем в глубоководных котловинах.

Общее количество пищевых связей в данном районе осенью 2003 г. составило 108 (см. табл. 5.17). Большинство связей замыкалось на минтай и в меньшей степени на мойву: эвфаузииды (*Th. inermis* + *Th. raschii* + прочие эвфаузииды) → минтай; копеподы (*M. pacifica* + *N. plumchrus* + прочие копеподы) → минтай; Oikopleura → минтай, молодь минтая → более крупный минтай; Mysidacea → минтай; амфиподы (*T. pacifica* + прочие амфиподы) → минтай; зоопланктон (*Th. inermis* + *Th. raschii* + прочие эвфаузииды) + Mysidacea + копеподы → мойва (рис. 5.62). При этом сама мойва в большом количестве потреблялась минтаем. Величина связей взрослого минтая при выедании собственной молоди составила 0,022 т/км² в сутки. В целом на долю минтая пришлось 85,0 % пищи, потребляемой nekтоном в верхней эпипелагиали, на долю мойвы — 12,0 %, а на долю лососей — всего 0,4 %.

В 2004–2013 гг., когда численность минтая снизилась, суточное среднесуточное потребление кормовых ресурсов минтаем в верхней эпипелагиали сократилось до 0,033 тыс. т, или 0,001 т/км², а всеми рыбами и кальмарами — до 0,773 тыс. т, или 0,021 т/км². Из них потребление зоопланктонной пищи в сутки составило 0,553 тыс. т, а nekтонной — всего 0,250 тыс. т. В последние годы в анадыр-

ско-наваринском районе вновь отмечают увеличение обилия минтая, и, вероятно, его значение в верхней эпипелагиали опять возросло. Но данные летних исследований в верхней эпипелагиали наваринского района после 2013 г. отсутствуют. По имеющимся данным можно заключить, что в этом районе в летний период основными потребителями ресурсов являются лососи, в меньшей степени мойва, сельдь песчанка, а в осенний период — минтай, если его численность высокая и он массово нагуливается в данном районе.

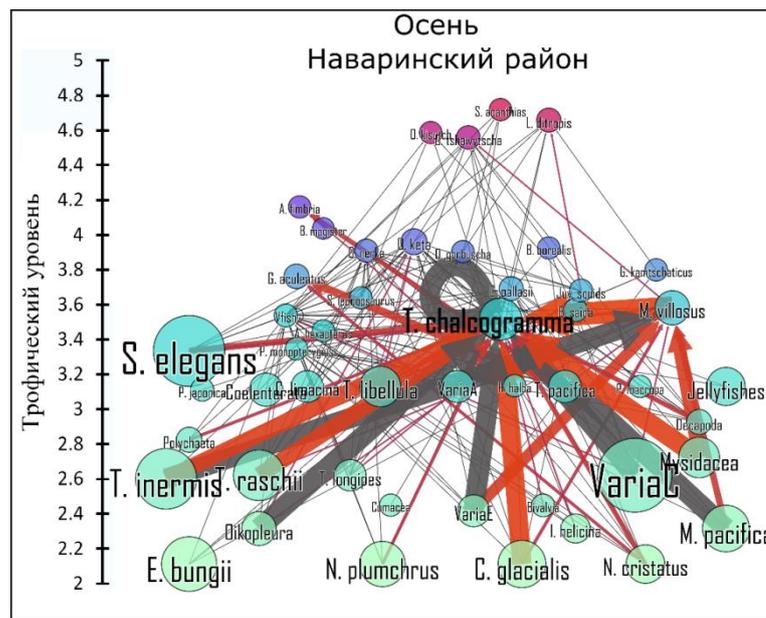


Рис. 5.62. Схема пищевых отношений nektona и величина основных пищевых связей в верхней эпипелагиали наваринского района осенью 2003 г.

Таким образом, в трофической структуре трех рассматриваемых районов консументы разных трофических уровней образуют большое число пищевых связей, обуславливая связность пищевой сети на уровне 0,2–0,4. Несмотря на высокую пластичность питания рыб и кальмаров, доля главных пищевых связей в общем потреблении пищи nektonом высокая, что свидетельствует о запасах предпочитаемой пищи на уровне, покрывающем его пищевые потребности.

Межгодовая динамика. Если в сезонной динамике объемов потребления пищи рыбами и кальмарами значение имеют их количественное распределение, сроки нагульных миграций и физиологическое состояние (обуславливающее пищевые потребности), то межгодовую динамику определяет главным образом межгодовая динамика биомассы потребителей кормовых ресурсов.

Летом в глубоководных котловинах самое высокое обилие nekтона (кеты, горбуши, северного кальмара и мезопелагических рыб) и, соответственно, потребление ими кормовых ресурсов отмечалось в 2007 и 2009 гг., самое низкое в 2013 г., а в наваринском районе — в 2003 и 2015 гг. (за счет высокой численности кеты и минтая). Суточное потребление кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали Командорской котловины летом в эти годы варьировало от 3,5 до 19,4 тыс. т (или от 0,014 до 0,078 т/км²), а в западной части Алеутской котловины — от 2,7 до 28,9 тыс. т (или от 0,013 до 0,142 т/км²).

В Командорской котловине главными потребителями ресурсов являются (в порядке убывания) северный кальмар, кета, горбуша, камчатский кальмар, молодь головоногих, нерка, сельдь и серебрянка. Их суммарная доля в общем потреблении ресурсов в рассматриваемые годы изменялась от 87 до 98 % (средняя 94 %) (табл. 5.18, 5.19). Среднегодовое потребление кеты, горбуши и нерки составила 21, 18 и 3 %, северного и камчатского кальмара и молоди головоногих 29, 11 и 8 %. Сельдь и серебрянка имели меньшее значение, их суммарный вклад в потребление ресурсов составил в среднем 7 %.

В западной части Алеутской котловины в числе главных потребителей доминировали кета, горбуша, северный кальмар и в некоторые годы сеголетки северного одноперого терпуга (табл. 5.20, 5.21). Несмотря на меньшее число основных потребителей в этом глубоководном районе, их среднегодовое потребление было почти на том же уровне, что и в Командорской котловине — 84 %. Наибольшую долю имели кета и горбуша — соответственно 40 и 18 %, доля северного кальмара и терпуга составила по 16 %, а чавычи и нерки — 4 и 3 %. При разном соотношении главных и второстепенных потребителей более всего в обеих котловинах потреблялось эвфаузиид — от 1,3 до 12,8 и от 1,0 до 10,0 тыс. т в сутки соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловин. При этом на долю *Th. longipes* приходилось от 65 до 99 % всей массы выедаемых nekтоном эвфаузиид. Максимальное потребление этих рачков отмечали в Командорской котловине в 2005, 2007 и 2009 гг. (рис. 5.63), когда они использовались в качестве основной пищи северным кальмаром и горбушей, массовыми в эти годы (см. табл. 5.19).

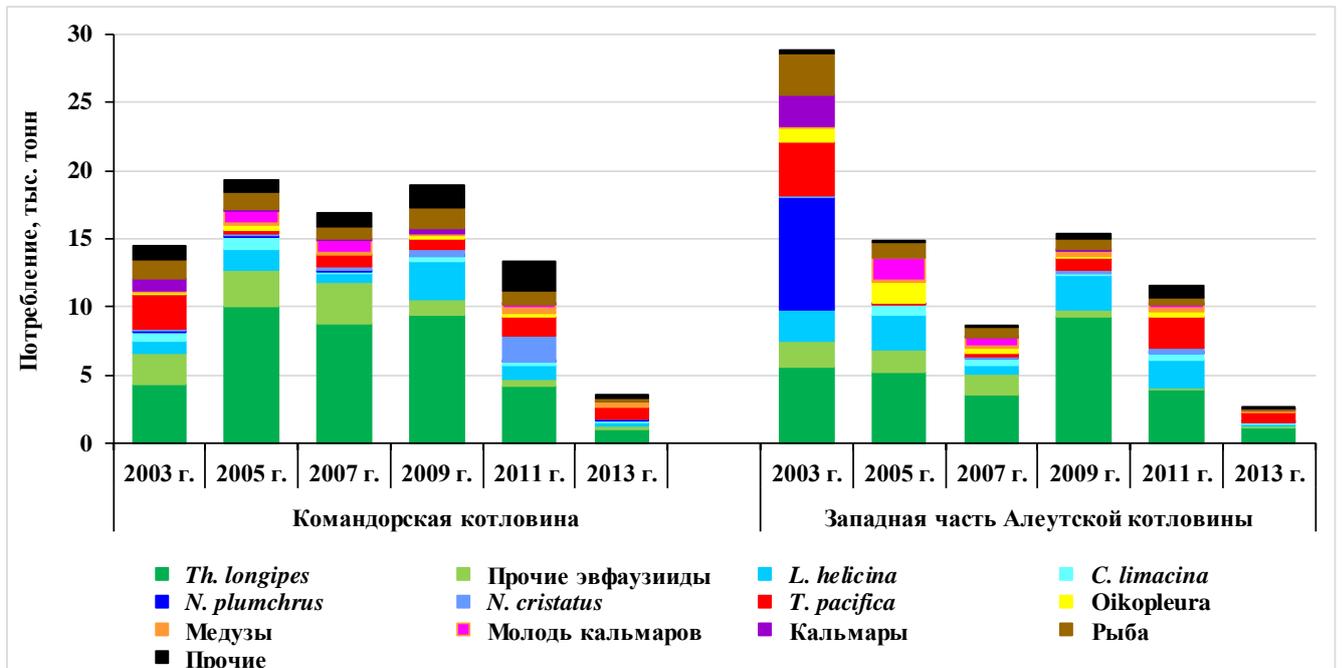


Рис. 5.63. Потребление (тыс. т) кормовых организмов рыбами и кальмарами в верхней эпипелагиали глубоководных котловин летом

Таблица 5.18

Главные потребители и их суточное потребление (тыс. т) кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали Командорской котловины летом

Потребитель	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.
<i>B. borealis</i>	1,186	5,692	8,059	6,931	3,048	0,580
<i>O. keta</i>	6,121	4,595	1,289	3,181	1,525	1,434
<i>G. kamtschaticus</i>	4,847	0,366	0,579	2,638	0,134	0,525
<i>O. gorbusha</i>	0,459	2,527	2,283	4,879	4,856	0,246
<i>O. nerka</i>	1,409	0,342	0,254	0,424	0,112	0,072
Молодь кальмаров	0,001	4,388	2,202	0,001	0,001	0,001
<i>C. pallasii</i>	0,001	0,001	0,021	0,001	3,384	0,465
<i>O. tshawytscha</i>	0,155	0,041	0,007	0,008	0,003	0,007
<i>L. schmidti</i>	0,116	0,167	1,646	0,426	0,169	0,005
<i>G. aculeatus</i>	0,001	0,001	0,002	0,001	0,103	0,061
<i>P. monopterygius</i>	0,048	0,114	0,040	0,031	0,012	0,026
<i>S. leucopsaurus</i>	0,012	0,001	0,279	0,005	0,001	0,001
<i>G. pyros</i>	0,045	0,015	0,057	0,034	0,001	0,001
<i>Th. chalcogramma</i>	0,010	0,052	0,004	0,008	0,034	0,002
<i>S. malma</i>	0,043	0,497	0,046	0,077	0,001	0,065
Итого главные	14,454	18,799	16,768	18,645	13,384	3,491
Прочие	0,063	0,570	0,160	0,244	0,012	0,051
Все потребители	14,517	19,369	16,928	18,889	13,396	3,542

В западной части Алеутской котловины максимальное потребление эвфаузиевых отмечалось в 2009 г. за счет выедания северным кальмаром (см. табл. 5.21). В 2013 г. в связи с очень низкой биомассой эвфаузиид в планктоне их доля в составе рациона рыб и кальмаров была невысокой, а объемы выедания (в том числе и за счет пониженного обилия нектона) минимальными (рис. 5.63).

Таблица 5.19

Главные пищевые связи (тыс. т) рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали Командорской котловины летом

Потребитель	Жертва	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.
<i>B. borealis</i>	<i>Th. longipes</i>	0,597	3,613	4,842	4,589	1,538	0,167
<i>O. gorbusha</i>	<i>Th. longipes</i>	0,056	1,302	1,252	2,226	1,532	0,074
<i>O. keta</i>	<i>Th. longipes</i>	1,113	1,984	0,401	0,823	0,302	0,442
<i>G. kamtschaticus</i>	<i>Th. longipes</i>	2,495	0,055	0,282	1,393	0,060	0,258
<i>O. keta</i>	<i>L. helicina</i>	0,830	1,047	0,354	1,346	0,250	0,142
<i>G. kamtschaticus</i>	Прочие эвф.	2,210	+	0,219	1,167	0,049	0,203
<i>Juv_squids</i>	<i>T. longipes</i>	+	2,400	1,204	+	+	+
<i>B. borealis</i>	Прочие рыбы	0,285	0,651	0,678	1,136	0,494	0,017
<i>B. borealis</i>	Прочие эвф.	0,000	0,783	1,817	+	0,529	0,070
<i>B. borealis</i>	Decapoda	0,276	0,543	0,566	1,098	0,412	0,008
Молодь кальмаров	Прочие эвф.	+	1,856	0,932	+	+	+
<i>O. gorbusha</i>	<i>l. helicina</i>	0,038	0,390	0,230	1,239	0,696	0,010
<i>O. keta</i>	<i>C. limacina</i>	0,634	0,915	0,186	0,353	0,187	0,137
<i>O. keta</i>	<i>T. pacifica</i>	1,514	+	0,094	0,116	0,269	0,327
<i>O. gorbusha</i>	<i>N. cristatus</i>	0,097	0,041	0,115	0,453	0,797	0,019
<i>O. gorbusha</i>	<i>T. pacifica</i>	0,060	0,067	0,126	0,380	0,648	0,011
<i>O. keta</i>	<i>Oikopleura</i>	0,188	0,438	0,040	0,297	0,073	0,015
<i>C. pallasii</i>	<i>N. cristatus</i>	+	+	+	+	0,922	0,036
<i>O. nerka</i>	<i>T. pacifica</i>	0,805	0,039	0,017	0,048	0,010	0,023
<i>C. pallasii</i>	<i>E. bungii</i>	+	+	+	+	0,840	0,073
<i>L. schmidtii</i>	<i>T. pacifica</i>	0,025	0,056	0,566	0,131	0,076	0,002
<i>O. keta</i>	Желетелые	0,076	0,029	0,114	0,134	0,265	0,236
<i>O. gorbusha</i>	Молодь кальмаров	+	0,310	0,246	+	0,222	0,011
<i>C. pallasii</i>	<i>Th. longipes</i>	+	+	0,014	+	0,662	0,047
<i>O. keta</i>	Прочие рыбы	0,543	0,036	0,026	0,012	0,001	0,099
<i>O. gorbusha</i>	Прочие рыбы	0,038	0,231	0,097	0,102	0,188	0,023
Прочие связи		2,637	2,583	2,510	1,846	2,374	1,092
Всего потребляется, тыс. т		14,517	19,369	16,928	18,889	13,396	3,542

Таблица 5.20

Главные потребители и их суточное потребление (тыс. т) кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали западной части Алеутской котловины летом

Потребитель	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.
<i>B. borealis</i>	3,585	1,093	2,373	5,804	0,029	0,316
<i>G. kamtschaticus</i>	0,228	+	0,373	0,118	0,085	0,045
<i>O. gorbusha</i>	0,008	1,279	1,321	4,428	7,283	0,429
<i>O. keta</i>	13,186	7,307	2,612	4,427	3,374	1,475
<i>O. nerka</i>	1,660	0,137	0,089	0,114	0,110	0,028
<i>O. tshawytscha</i>	1,413	1,317	0,227	0,136	0,054	0,011
<i>P. monopterygius</i>	8,204	0,155	0,059	0,009	0,004	0,035
<i>S. leucopsaurus</i>	0,235	0,001	+	0,001	+	+
<i>S. malma</i>	0,001	0,141	0,090	0,094	0,630	0,221
<i>Итого главные</i>	<i>28,520</i>	<i>11,430</i>	<i>7,144</i>	<i>15,131</i>	<i>11,569</i>	<i>2,560</i>
<i>Прочие</i>	<i>0,366</i>	<i>3,377</i>	<i>1,473</i>	<i>0,204</i>	<i>0,008</i>	<i>0,091</i>
Все потребители	28,886	14,807	8,617	15,335	11,577	2,652

Потребление птеропод в межгодовом плане изменяется в 10 раз — от 0,3 до 3,1 тыс. т. Из крылоногих моллюсков вид *L. helicina* в некоторые годы потреблялся в значительно большем количестве, чем хищный вид *C. limacina* (рис.

5.63). Оба крылоногих моллюска довольно активно используются в пищу как нагульными, так и преданадромными лососями. За счет этого потребление птеропод в период нагула этих рыб бывает высоким. Так, в 2005 и 2009 гг. только кетой птероподы *L. helicina* выедалось 1,047 и 1,346 тыс. т в сутки (см. табл. 5.19, 5.21).

Таблица 5.21

Главные пищевые связи (тыс. т) рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали западной части Алеутской котловины летом

Потребитель	Жертва	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.
<i>B. borealis</i>	<i>Th. longipes</i>	3,360	0,894	1,452	5,511	0,023	0,307
<i>P. monopterygius</i>	<i>N. plumchrus</i>	8,115	+	0,021	+	0,002	0,012
<i>O. keta</i>	<i>L. helicina</i>	2,153	2,448	0,495	1,425	0,657	0,183
<i>O. keta</i>	<i>Th. longipes</i>	1,630	1,413	0,795	1,524	0,710	0,501
<i>O. gorbusha</i>	<i>Th. longipes</i>	+	0,570	0,353	2,112	2,780	0,248
<i>O. keta</i>	<i>T. pacifica</i>	3,256	+	0,071	0,376	0,688	0,475
<i>O. keta</i>	<i>Oikopleura</i>	0,992	1,495	0,384	0,148	0,338	+
<i>O. gorbusha</i>	<i>L. helicina</i>	+	0,151	0,187	1,139	1,417	0,009
<i>Juv_squids</i>	<i>Th. longipes</i>	+	1,774	0,608	+	+	+
<i>Juv_squids</i>	Прочие эвф.	+	1,372	0,470	+	+	+
<i>O. gorbusha</i>	<i>T. pacifica</i>	+	+	0,095	0,311	1,376	0,051
<i>O. keta</i>	<i>C. limacina</i>	0,054	0,709	0,472	0,107	0,307	0,094
<i>O. keta</i>	<i>G. kamtschaticus</i>	1,379	+	+	+	+	+
<i>O. keta</i>	<i>S. leucopsaurus</i>	0,818	0,366	0,031	+	0,047	–
<i>O. keta</i>	Желетелые	0,182	0,143	0,054	0,373	0,282	0,131
<i>O. tshawytscha</i>	Молодь кальмаров	+	0,870	0,083	+	0,037	+
<i>B. borealis</i>	<i>Th. inermis</i>	0,127	0,120	0,561	0,165	0,003	0,002
<i>O. keta</i>	<i>P. monopterygius</i>	0,808	0,007	+	+	0,001	0,003
<i>O. gorbusha</i>	Молодь кальмаров	+	0,268	0,311	0,035	0,206	+
<i>O. keta</i>	<i>Th. inermis</i>	0,795	+	0,025	+	+	+
<i>O. tshawytscha</i>	<i>G. kamtschaticus</i>	0,672	+	+	0,096	0,003	+
<i>O. gorbusha</i>	<i>N. cristatus</i>	+	0,005	0,077	0,214	0,410	0,005
<i>O. tshawytscha</i>	<i>P. monopterygius</i>	0,613	0,035	+	0,025	+	+
<i>O. gorbusha</i>	<i>P. monopterygius</i>	0,007	0,059	0,104	0,340	0,127	0,032
<i>O. nerka</i>	<i>T. pacifica</i>	0,516	0,019	0,014	0,026	0,021	0,013
<i>S. malma</i>	<i>Th. longipes</i>	+	0,020	0,080	+	0,390	0,115
<i>O. keta</i>	Молодь кальмаров	+	0,503	0,075	+	0,002	+
<i>O. keta</i>	Рыба	0,207	0,223	0,042	0,052	0,022	0,023
<i>B. borealis</i>	<i>Th. chalcogramma</i>	0,053	0,068	0,337	0,069	+	+
Прочие связи		3,149	1,275	1,420	1,287	1,728	0,448
Всего потребляется, тыс. т		28,886	14,807	8,617	15,335	11,577	2,652

Значимыми кормовыми организмами для рыб и кальмаров являются также гиперииды, но летом их суточное потребление было невысоким — на уровне 0,2–2,4 и 0,2–4,0 тыс. т соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловин. Наиболее высокое потребление этой кормовой группы планктона отмечалось в 2003 и 2011 гг. Основными их потребителями в эти годы были кета и горбуша (табл. 5.19, 5.21). Потребление желетелых организмов (ойкоплевры,

сальпы, медузы) в Командорской котловине в разные годы оценено в 0,2–0,7 тыс. т/сут, а в западной части Алеутской оно варьировало значительно — от 0,1 до 1,6 тыс. т/сут — и зависело от обилия кеты, которая является главным потребителем этих планктонных организмов.

Несмотря на то что копеподы и хетогнаты имеют более высокую биомассу и долю в планктоне, чем перечисленные группы планктона, общее выедание их nekтоном было низким. Только в 2003 г. в западной части Алеутской котловины потребление копепод оценено в 8,5 тыс. т в сутки. Основным потребителем веслоногих рачков (главным образом *N. plumchrus*) в этом районе была молодь северного одноперого терпуга.

Суточное потребление nekтонной пищи рыбами и кальмарами в летний период в глубоководных котловинах изменялось в разные годы от 0,2 до 5,4 тыс. т (рис. 5.63). При этом доля nekтона в рационе рыб и кальмаров в западной части Алеутской котловины в некоторые годы была выше, чем в Командорской (рис. 5.64).

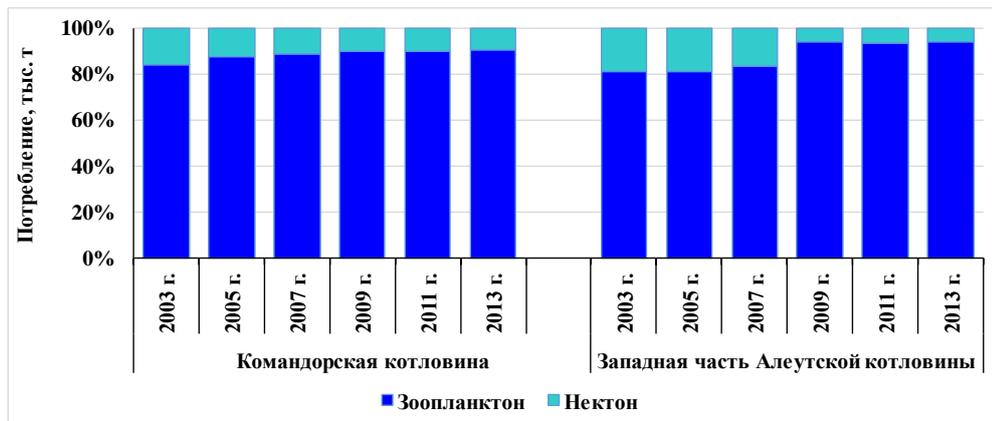


Рис. 5.64. Суточное потребление (тыс. т) зоопланктонной и nekтонной пищи рыбами и кальмарами в верхней эпипелагиали глубоководных котловин летом

Наибольшее количество пищевых связей «хищник-жертва» летом в обеих котловинах отмечалось в 2007 и 2011 гг. за счет вовлечения в трофические отношения миктофид, молоди терпуга и сельди, биомасса которых в смежные годы была низкой (рис. 5.65, 5.66). В эти годы количество связей в Командорской котловине составило соответственно 177 и 167, а в западной части Алеутской — 211 и 169. Низкое количество пищевых связей в Командорской котловине наблюдалось в 2003 г. (113), а в западной части Алеутской котловины в 2009 и 2013 гг. — 122 и 126 (рис. 5.65, 5.66). В 2003 г. в Командорской котловине по сравнению со

обилие и количество видов потребителей были низкими, за счет этого количество связей также было невысоким.

Из имеющегося ряда осенних наблюдений (2002–2020 гг.) самое высокое обилие потребителей в Командорской котловине отмечалось в 2002 и 2008 гг., в западной части Алеутской — в 2002 и 2006 гг., а самое низкое — в обоих районах в 2017 г. Более всего по составу потребителей выделялись 2002–2003, 2006, 2008–2009, 2013 и 2017 гг., из которых для сравнительного анализа трофических отношений выбраны 2003, 2006, 2008 и 2013 гг., в которые количественное соотношение видов различалось существенно. В Командорской котловине в эти годы, кроме северного кальмара и лососей (кетты, нерки, горбуши и в меньшей степени кижуча и чавычи), в состав наиболее значимых потребителей в 2003 г. вошли мойва серебрянка, молодь кальмаров, в 2006 г. — сайра (в южной части района), трехиглая колюшка, минтай и светлоперый стенобрах, в 2008 г. — молодь северного одноперого терпуга и трехиглая колюшка, а в 2013 г. — трехиглая колюшка и меньшее значение имели сайра, молодь терпуга и камчатский кальмар (табл. 5.22). От обилия этих видов зависели количество потребляемой пищи и ее состав. Осенью 2003 и 2006 гг. наиболее потребляемой группой планктона были эвфаузииды, составившие 35 и 47 % общего рациона рыб и кальмаров, а в 2006 и 2008 гг. — гиперииды, доля которых в составе пищи в эти годы достигла 41 и 43 % (рис. 5.67).

Таблица 5.22

Главные потребители и их суточное потребление (тыс. т) кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали Командорской котловины осенью

Потребитель	2003 г.	2006 г.	2008 г.	2013 г.
<i>B. borealis</i>	5,343	1,747	6,508	7,240
<i>O. keta</i>	4,867	2,476	3,579	2,119
<i>O. nerka</i>	2,687	1,154	0,339	1,032
<i>O. gorbusha</i>	1,122	3,332	5,270	0,783
<i>C. saira</i>	0,166	5,531	0,001	0,466
<i>P. monopterygius</i>	0,417	0,585	3,730	0,444
<i>M. villosus</i>	1,674	+	+	+
<i>G. aculeatus</i>	0,018	1,469	1,739	2,560
<i>L. schmidti</i>	0,969	0,267	0,251	0,070
Молодь кальмаров	0,581	0,179	0,021	0,107
<i>Th. chalcogramma</i>	+	0,701	0,003	0,003
<i>S. leucopsaurus</i>	0,045	0,336	0,112	0,026
<i>G. kamtschaticus</i>	0,274	0,300	0,033	0,366
<i>O. kisutch</i>	0,144	0,157	0,022	0,043
<i>O. tshawytscha</i>	0,202	0,170	0,148	0,193
ИТОГО главные	18,509	18,404	21,756	15,452
Прочие	0,151	0,435	0,987	0,036
Все потребители	18,660	18,839	22,743	15,488

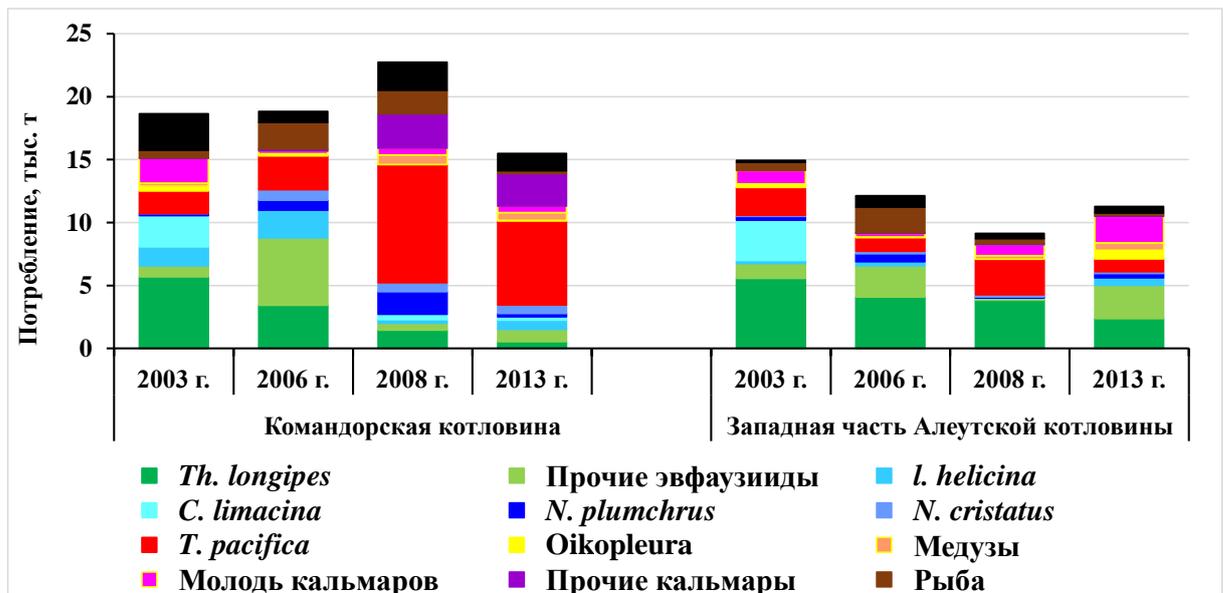


Рис. 5.67. Потребление (тыс. т) кормовых организмов рыбами и кальмарами в верхней эпипелагиали глубоководных котловин осенью

В 2003 г. в Командорской котловине главными потребителями эвфаузиид были северный кальмар и кета, а в 2006 г. — сайра (распространенная главным образом в южной части района) и горбуша. Потребителями гипериид в 2008 г. были северный кальмар, молодь горбуши, молодь терпуга, трехиглая колюшка и кета. Этими видами выедалось до 6,1 тыс. т гипериид в сутки. Выедание гипериид северным кальмаром и колюшкой, а также кетой и горбушей в 2013 г. было почти на том же уровне — 6,2 тыс. т в сутки (табл. 5.23).

Предпочитаемые лососями птероподы более всего выедались в 2003 и 2006 гг., при этом осенью голотелых птеропод выедалось чаще всего больше, чем раковинных. Так, в 2003 г. только кетой голотелых птеропод *C. limacina* выедалось до 2,5 тыс. т в сутки, в то время как суммарное потребление кетой и неркой раковинных птеропод *L. helicina* составило всего 0,8 тыс. т в сутки (табл. 5.23).

Несмотря на высокую долю копепод в планктоне, их потребление значительным было только за счет молоди одноперого терпуга, трехиглой колюшки и мойвы. Следует отметить, что в питании терпуга доминировал *N. plumchrus*, а у колюшки чаще всего *N. cristatus*. Наиболее высокое выедание *N. plumchrus* терпугом отмечали в 2008 г. — 1,7 тыс. т в сутки, а потребление *N. cristatus* колюшкой в 2006, 2008 и 2013 гг. было на уровне 0,5–0,7 тыс. т в сутки. Повышенное потребление (1,6 тыс. т в сутки) мелких копепод отмечалось в 2003 г. мойвой (табл. 5.23).

Главные пищевые связи (тыс. т) рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали Командорской котловины осенью

Потребитель	Жертва	2003 г.	2006 г.	2008 г.	2013 г.
<i>B. borealis</i>	<i>T. pacifica</i>	+	+	3,404	3,786
<i>B. borealis</i>	<i>Th. longipes</i>	4,726	0,626	0,267	0,297
<i>O. gorbusha</i>	<i>T. pacifica</i>	0,429	1,286	3,066	0,313
<i>B. borealis</i>	<i>B. borealis</i>	0,029	0,018	2,271	2,527
<i>C. saira</i>	<i>E. pacifica</i>	+	4,132	+	+
<i>G. aculeatus</i>	<i>T. pacifica</i>	+	0,833	0,986	1,452
<i>O. keta</i>	Рыба	0,002	1,459	1,598	0,001
<i>O. keta</i>	<i>C. limacina</i>	2,476	+	0,002	0,241
<i>P. monoptyerygius</i>	<i>N. plumchrus</i>	0,018	0,272	1,747	0,204
<i>O. gorbusha</i>	<i>L. helicina</i>	0,589	1,266	+	0,247
<i>G. aculeatus</i>	<i>N. cristatus</i>	0,005	0,636	0,464	0,684
<i>O. keta</i>	Желетельные	0,242	0,091	0,735	0,614
<i>P. monoptyerygius</i>	<i>T. pacifica</i>	0,084	0,192	1,235	0,139
<i>M. villosus</i>	Прочие коп.	1,557	+	+	+
<i>O. keta</i>	<i>T. pacifica</i>	0,431	0,126	0,362	0,612
<i>B. borealis</i>	Decapoda	0,289	0,184	0,456	0,507
<i>O. nerka</i>	<i>L. helicina</i>	0,696	0,373	0,002	0,348
<i>C. saira</i>	<i>Th. longipes</i>	0,037	1,235	+	0,104
<i>O. nerka</i>	Молодь кальмаров	0,994	0,001	0,003	0,147
<i>O. nerka</i>	<i>T. pacifica</i>	0,406	0,063	0,229	0,289
<i>O. gorbusha</i>	<i>S. elegans</i>	+	+	0,851	0,031
<i>O. keta</i>	Молодь кальмаров	0,398	0,076	0,271	0,125
<i>O. gorbusha</i>	<i>Th. longipes</i>	+	0,540	0,253	0,029
<i>O. keta</i>	<i>L. helicina</i>	0,149	0,513	0,002	0,102
Прочие связи		5,103	4,917	4,539	2,689
Всего потребляется, тыс. т		18,660	18,839	22,743	15,488

Сагитты в качестве пищи использовались nekтоном в незначительных объемах. Так, за период с 2002 по 2020 г. только в 2008 г. в рационе горбуши сагиты достигали 17,0 % (или 0,8 тыс. т в сутки), а в остальные годы их доля в питании была на уровне 0,9–8,0 % (см. рис. 5.36). Что касается желетельных, то не во все годы они в одинаковой мере выедались основным их потребителем кетой. Например, в 2006 г. их потребление составило 0,09 тыс. т в сутки, а в 2008 и 2013 гг. было в 8 раз выше — соответственно 0,75 и 0,61 тыс. т в сутки (табл. 5.23, рис. 5.68).

Использование мелких рыб и кальмаров в качестве пищи (жертв) более крупными видами nekтона также изменялось в зависимости от обилия как потребителей, так и жертв. Нектонная пища потреблялась главным образом северным кальмаром, кетой и неркой. Но если лососи питались различными видами мелких рыб и молодью кальмаров, то северный кальмар потреблял в значительном количестве собственную молодь. В 2008 и 2013 гг. на эти циклические связи пришлось 2,3 и 2,5 тыс. т в сутки (табл. 5.23).

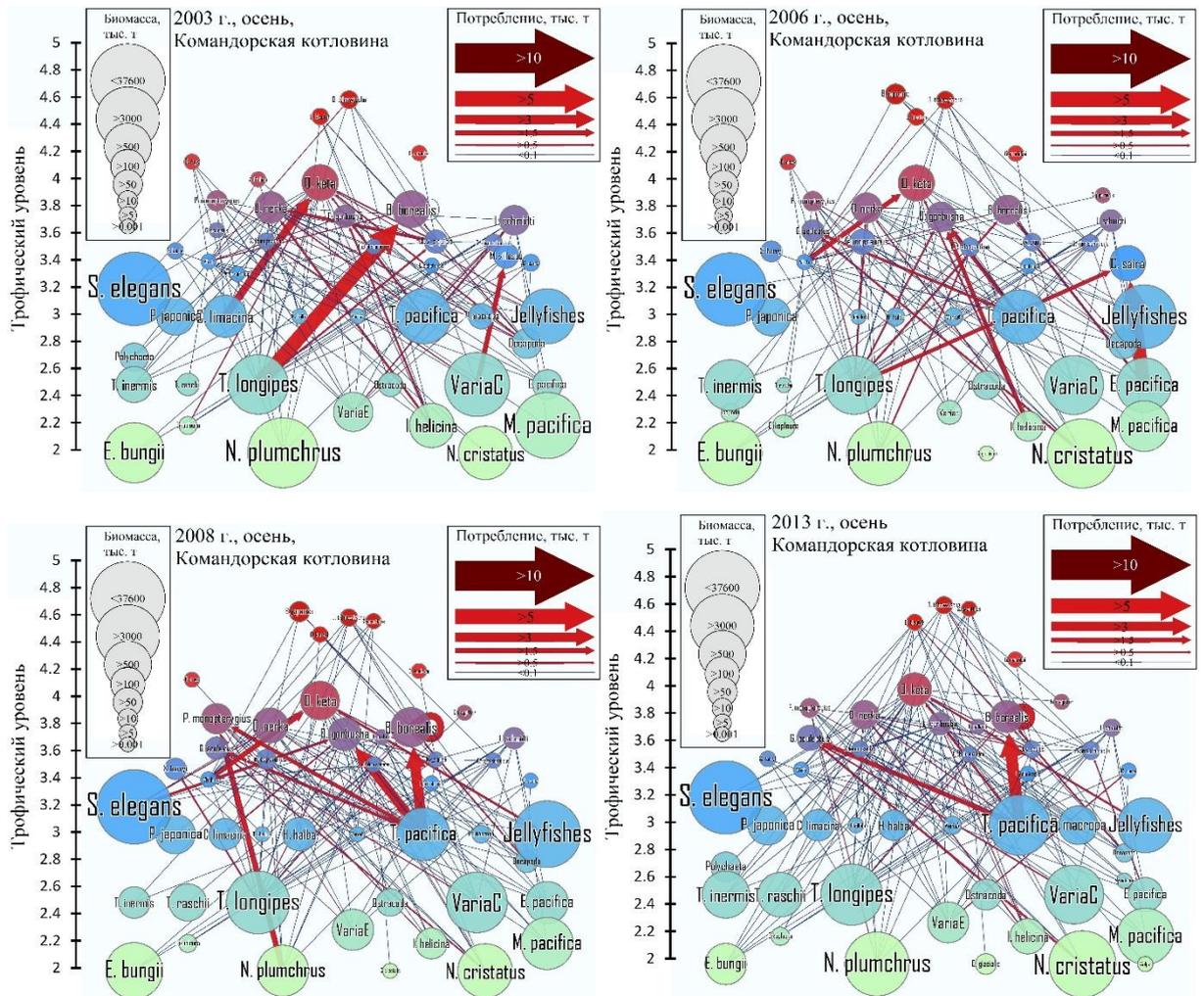


Рис. 5.68. Схема пищевых отношений рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали Командорской котловины осенью

Из разнообразных пищевых отношений в Командорской котловине осенью в разные годы наибольшее значение имели связи по типу «жертва–потребитель»: *T. pacifica* → *B. borealis*, *Th. longipes* → *B. borealis*, *E. pacifica* → *C. saira*, *T. pacifica* → *O. gorbusha*, *B. borealis* → *B. borealis*, *C. limacina* → *O. keta*, *N. plumchrus* → *P. monoptyerygius*, *L. helicina* → *O. gorbusha*, *T. pacifica* → *G. aculeatus*, *N. cristatus* → *G. aculeatus*, желетелье → *O. keta*, *T. pacifica* → *P. monoptyerygius*, копеподы → *M. villosus* (табл. 5.23, рис. 5.68).

Таким образом, в Командорской котловине транспорт органического вещества с нижних на верхние трофические уровни осенью 2003 и 2006 гг. осуществлялся через эвфаузиид (составляющих 35 и 46 % общего потребления пищи рыбами и кальмарами), а во вторую очередь через птеропод (21 и 12 %) и гипериид (10 и 14 %) (рис. 5.68). Часть пищи распределялась в пределах 4–5-го трофиче-

ских уровней, в том числе за счет канибализма внутри группы головоногих моллюсков. В 2003 г. на эти связи пришлось 11 % общего потребления nekтоном пищи. В 2008 и 2013 гг. органическое вещество поступало на верхние трофические уровни главным образом через гипериид (42 и 43 %), копепод (12 и 9 %) и затем уже через эвфаузиид (9 и 10 %) и птеропод (3 и 7 %). Потребление кормовых ресурсов в пределах 4–5-го трофических уровней в эти годы также было довольно значительным (23 и 21 %).

В западной части Алеутской котловины основное значение в трофической структуре верхнего слоя эпипелагиали имеют северный кальмар и лососи (кета, нерка, горбуша). Кроме них весомую долю в потребление ресурсов в отдельные годы вносят серебрянка, светлоперый стенобрах, молодь минтая и сайра, молодь кальмаров и чавыча и молодь северного одноперого терпуга (табл. 5.24 и 5.25). В 2002–2020 гг. биомасса потребителей в данном районе была несколько ниже, чем в Командорской котловине, за исключением 2002 и 2006 гг., когда в Алеутской котловине в верхней эпипелагиали было более высоким обилие мезопелагических рыб (см. рис. 5.2). Тем не менее суточное потребление кормовых ресурсов в указанные годы в западной части Алеутской котловины было ниже, чем в Командорской (табл. 5.24 и 5.25). Мезопелагические рыбы, имея невысокие суточные рационы (Горелова, 1977, 1985; Ильинский, Горбатенко, 1994; Чучукало, 2006), потребляют за ночь зоопланктонных ресурсов меньше, чем при таком же обилии другие виды nekтона, например лососи. В целом суточное потребление ресурсов рыбами и кальмарами в западной части Алеутской котловины было ниже, чем в смежной Командорской котловине.

Из межгодовых различий в данном районе следует отметить более высокое потребление nekтоном птеропод в 2003 г., гипериид — в 2003 и 2008 гг., желетелых — в 2013 г., рыбной пищи — в 2008 г. и молоди кальмаров — в 2003 и 2013 гг. (см. рис. 5.67 и табл. 5.25). Все эти группы активно выедались в основном лососями. Потребление эвфаузиид в разные годы было почти на одном уровне. Но в 2006 и 2013 г., кроме вида *Th. longipes*, сайрой в заметном количестве выедались *E. pacifica* и прочие эвфаузииды (табл. 5.25).

Таблица 5.24

Главные потребители и их суточное потребление (тыс. т) кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали западной части Алеутской котловины осенью

Потребитель	2003 г.	2006 г.	2008 г.	2013 г.
<i>B. borealis</i>	6,032	2,339	4,844	1,565
<i>O. keta</i>	5,701	3,969	1,256	3,626
<i>O. nerka</i>	1,160	1,819	0,652	1,054
<i>O. gorbusha</i>	0,099	0,160	1,262	0,001
<i>L. schmidti</i>	0,106	1,353	0,005	0,111
<i>G. kamtschaticus</i>	0,053	0,121	0,126	0,224
Молодь кальмаров	0,600	0,012	0,001	0,041
<i>O. tshawytscha</i>	0,620	0,219	0,058	0,068
<i>C. saira</i>	+	0,622	+	2,834
<i>S. leucopsaurus</i>	0,163	0,595	0,273	0,012
<i>P. monopterygius</i>	0,236	0,365	0,386	1,233
<i>Th. chalcogramma</i>	+	0,517	+	+
ИТОГО главные	14,770	12,091	8,863	10,769
Прочие	0,169	0,044	0,283	0,516
Все потребители	14,939	12,135	9,146	11,285

Таблица 5.25

Главные пищевые связи (тыс. т) рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали западной части Алеутской котловины осенью

Потребитель	Жертва	2003 г.	2006 г.	2008 г.	2013 г.
<i>B. borealis</i>	<i>Th. longipes</i>	4,758	1,915	2,737	0,884
<i>O. keta</i>	<i>C. limacina</i>	3,186	+	+	0,027
<i>O. keta</i>	<i>T. pacifica</i>	1,673	0,351	0,326	0,278
<i>C. saira</i>	Прочие эвф.	+	+	+	2,420
<i>O. keta</i>	Рыба	0,120	1,695	0,229	0,026
<i>B. borealis</i>	<i>T. pacifica</i>	0,091	0,030	1,153	0,372
<i>O. keta</i>	Молодь кальмаров	0,066	0,076	0,065	1,376
<i>B. borealis</i>	Молодь кальмаров	0,003	0,001	0,770	0,249
<i>P. monopterygius</i>	<i>Th. longipes</i>	+	0,181	0,192	0,650
<i>O. keta</i>	Желетелье	0,107	0,117	0,294	0,773
<i>O. keta</i>	<i>Th. longipes</i>	0,100	0,701	0,158	0,030
<i>B. borealis</i>	<i>Th. inermis</i>	0,720	0,239	+	+
<i>O. gorbusha</i>	<i>T. pacifica</i>	0,080	0,021	0,841	+
<i>L. schmidti</i>	<i>Th. inermis</i>	0,063	0,807	0,003	0,002
<i>O. nerka</i>	<i>Th. longipes</i>	0,001	0,602	0,224	0,003
<i>O. nerka</i>	Молодь кальмаров	0,365	0,043	+	0,390
<i>O. tshawytscha</i>	Молодь кальмаров	0,565	0,143	0,005	0,005
<i>O. nerka</i>	<i>L. helicina</i>	0,054	0,280	+	0,382
<i>O. nerka</i>	<i>T. pacifica</i>	0,125	0,179	0,326	0,083
Молодь кальмаров	<i>Th. longipes</i>	0,600	+	+	+
<i>O. keta</i>	Decapoda	0,038	0,309	0,003	0,198
<i>P. monopterygius</i>	<i>T. pacifica</i>	0,187	0,077	0,081	0,193
<i>C. saira</i>	<i>E. pacifica</i>	+	0,531	+	+
Прочие связи		2,037	3,837	1,739	2,944
Всего потребляется, тыс. т		14,939	12,135	9,146	11,285

Направление потоков вещества от наиболее массовых кормовых организмов к их потребителям менялось из года в год в зависимости от обилия тех и других (рис. 5.69). Из почти 200 пищевых связей по типу «жертва→потребитель» в западной части Алеутской котловины осенью в разные годы наиболее значимыми являются следующие: *Th. longipes* + *T. pacifica* + молодь кальмаров + *Th. inermis*

→ *B. borealis*, молодь кальмаров + желетелые + *Th. longipes* + *Th. longipes* + *C. limacina* + *T. pacifica* + рыба + *Decapoda* → *O. keta*, *Th. longipes* + *T. pacifica* → *P. monopterygius*, *T. pacifica* → *O. gorbusha*, *Th. inermis* → *L. schmidti*, молодь кальмаров + *L. helicina* + *T. pacifica* → *O. nerka*, молодь кальмаров → *O. tshawytscha*, *Th. longipes* → молодь кальмаров и *E. pacifica* + прочие эвфаузииды → *C. saira*.

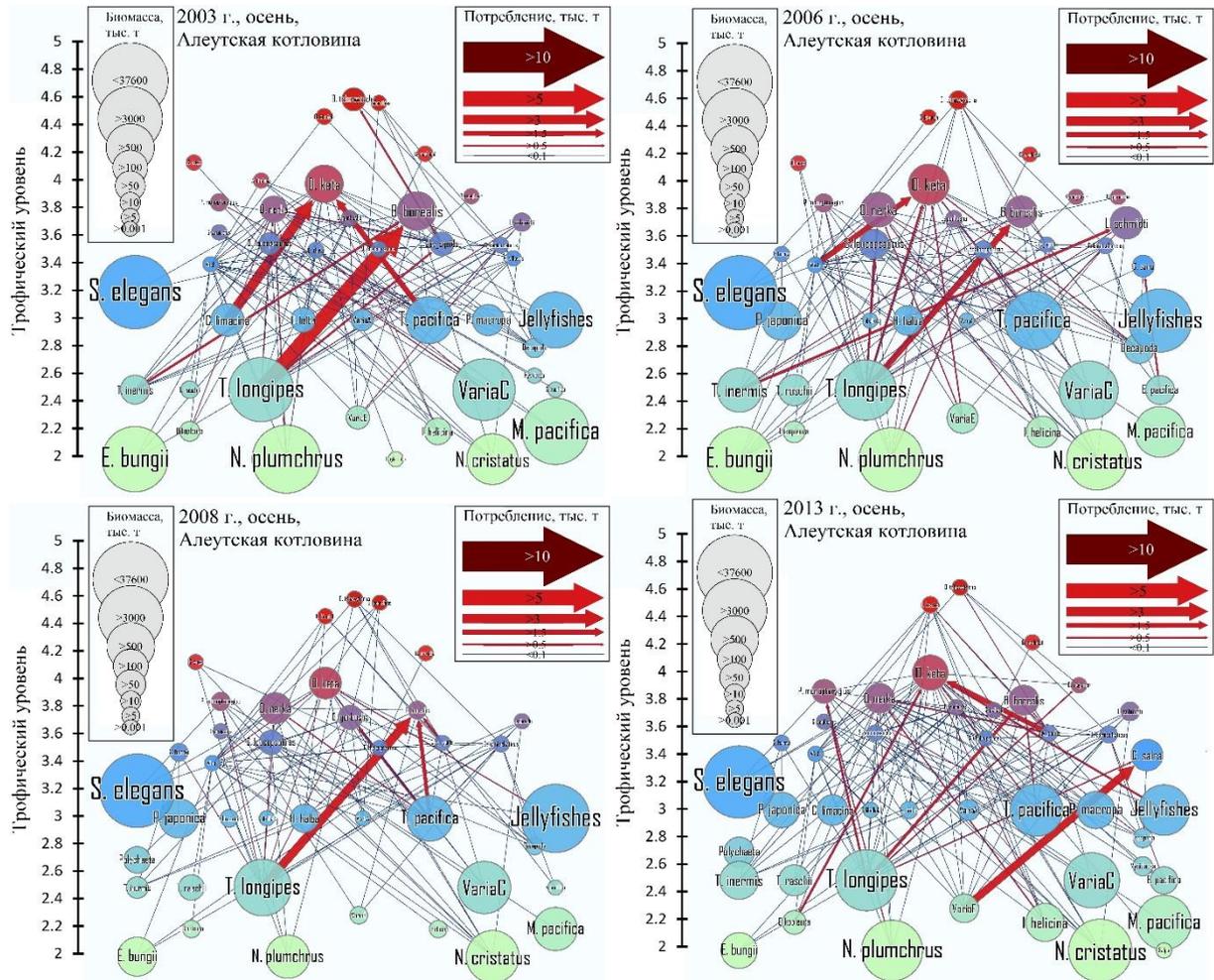


Рис. 5.69. Схема пищевых отношений рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали западной части Алеутской котловины осенью

В целом осенью в сравниваемые годы в западной части Алеутской котловины до 50 % органического вещества с нижних на верхние трофические уровни к рыбам и кальмарам поступало через эвфаузиид, кроме них, в 2003 г. — через птеропод (23 %) и гипериид (15 %), а в 2008 г. — через амфипод (39 %) (рис. 5.69). Потребление кормовых ресурсов в пределах 4–5-го трофических уровней было наиболее высоким в 2013 г., составляя 21 % от всей потребляемой рыбами и кальмарами пищи в сутки.

Таким образом, в берингоморских глубоководных котловинах в течение летне-осеннего сезона между планктоном и nekтоном образуется большое количество пищевых связей, а множественность параллельных цепей питания обеспечивает наиболее полное использование кормовой базы и устойчивое состояние пищевых сетей, в том числе при значительном изменении обилия потребителей или кормовых объектов.

В наваринском районе межгодовая динамика объемов потребления пищи обусловлена в первую очередь обилием минтая и в меньшей степени лососей, сельди и мойвы. При высоком обилии лососей и низком других потребителей основные потоки вещества с нижних на верхние трофические уровни проходят через лососей. Суточное потребление пищи этой группой рыб в разные годы составляет от 0,1 до 4,2 тыс. т летом и от 0,1 до 0,8 тыс. т осенью.

Потребление кормовых ресурсов минтаем летом 2003–2015 гг. варьировало от 0,04 до 16,0 тыс. т в сутки, а осенью — от 0,1 до 18,9 тыс. т в сутки. В рассматриваемые годы наиболее высокую долю в общем потреблении пищи в верхнем слое эпипелагиали данного района минтай имел осенью 2003 г. и летом 2011 и 2015 гг. — соответственно 98, 86 и 88 % (рис. 5.70).

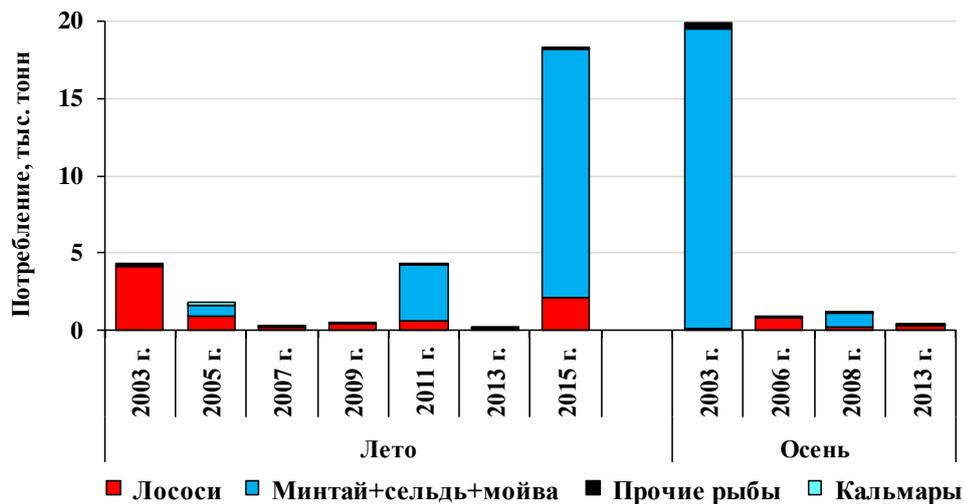


Рис. 5.70. Потребление (тыс. т) пищи наиболее массовыми группами nekтона в верхней эпипелагиали наваринского района летом и осенью в 2003–2015 гг.

Осенью 2003 г. пищевые связи минтая замыкались главным образом на эвфаузиид, суточное выделение которых составило 9,3 тыс. т, а также на копепод (6,3 тыс. т) и гипериид (1,8 тыс. т) (рис. 5.71, 5.72). На пищевые связи при потребле-

нии минтаем собственной молоди приходилось 0,3 тыс. т. Поскольку в данном районе биомасса других видов рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали была низкой, именно эти связи были в трофической структуре нектонного сообщества главными.

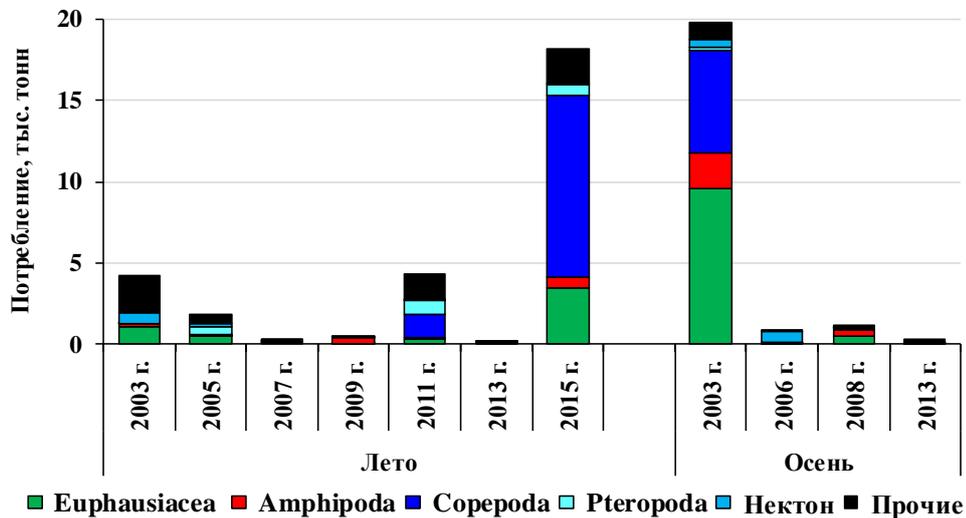


Рис. 5.71. Потребление (тыс. т) кормовых организмов рыбами и кальмарами в верхней эпипелагиали наваринского района летом и осенью

Летом 2011 г. главные пищевые связи минтая образовывали копеподы *N. plumchrus* и *E. bungii* и желетелые *Oikopleura labradoriensis*, через которых со 2-го трофического уровня к минтаю поступало 1,5 и 1,4 тыс. т органического вещества (рис. 5.73). При этом *N. plumchrus* выедалось в 4 раза больше, чем *E. bungii*. Кроме этих кормовых организмов, заметным было потребление эвфаузиид и птеропод (соответственно 0,6 и 0,5 тыс. т). Летом 2015 г. выедание копепод (*N. plumchrus*) составило 10,7 тыс. т в сутки. На долю копепод пришлось 67 % веса всех связей рыб и кальмаров в этом районе. Потребление эвфаузиид (в основном *Th. longipes* и *Th. raschii*) было меньшим, чем в осенний период, и составило 2,8 тыс. т в сутки.

Оценивая роль минтая в трофической структуре нектонных сообществ, следует отметить, что в годы его высокой численности этим видом в пределах всей западной части Берингова моря за осенний сезон (в частности в 1986, 1987, 1990 и 2002–2003 гг.) потреблялось от 1,5 до 6,7 млн т пищи (Темных и др., 2004; Найденко, 2007). Аналогичные оценки получены и другими исследователями (Ефимкин, Радченко, 1991; Шунтов и др., 1993а, 2000; Радченко, 1994). При этом отмечается (Шун-

тов и др. 1993а, 2000; Радченко, 1994), что годовое потребление зоопланктона минтаем, оцененное для 1980-х гг. в 189–252 млн т, к началу 1990-х гг. снизилось до 66 млн т. В середине 1990-х гг., когда численность минтая в Беринговом море была низкой (Степаненко, 2001), эта величина, по всей видимости, была еще меньше.

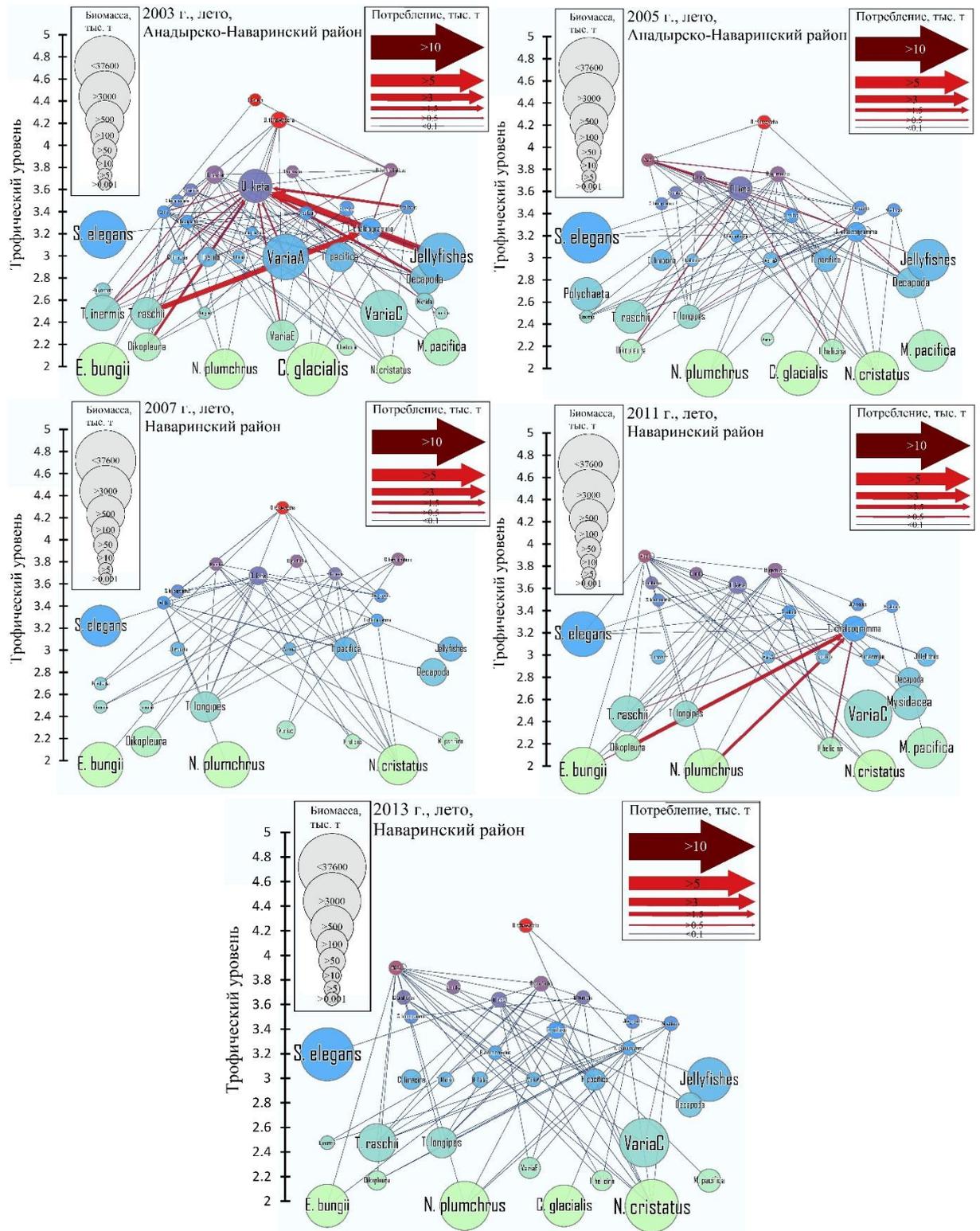


Рис. 5.72. Схема пищевых отношений рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали наваринского района летом

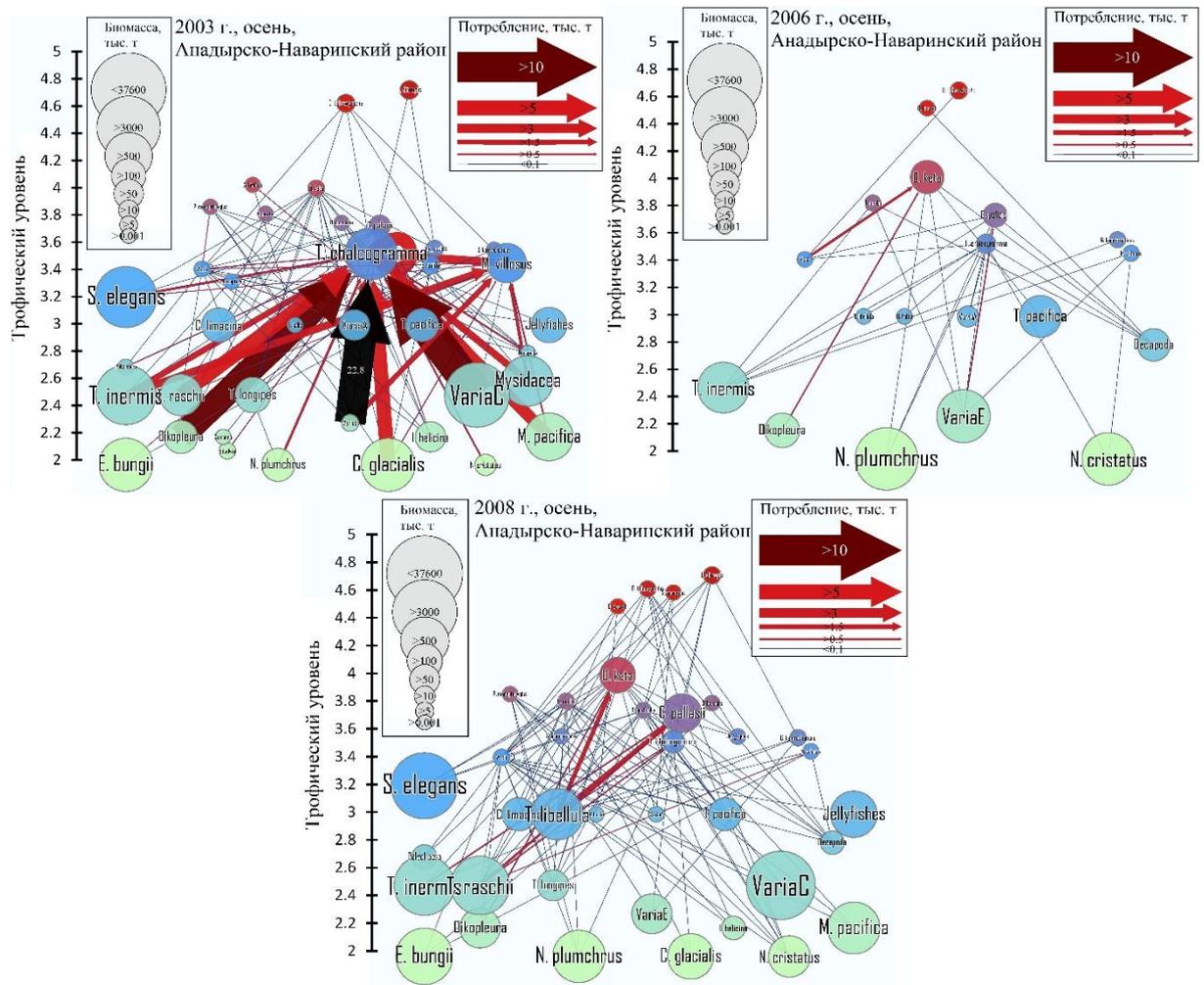


Рис. 5.73. Схема пищевых отношений рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали наваринского района осенью

В 2004–2006 гг., в период низкой численности и сокращения миграций минтая в российские воды (сеголеток в шельфовые, а более старших групп в глубоководные районы), объемы потребления им пищи в пределах западной части Берингова моря сократились в среднем в 3–5 раз (рис. 5.74).

Так как сеголетки минтая, а также два других массовых вида сельдь и мойва наибольшую биомассу осенью имеют в северо-западной части моря в районах Анадырского залива и наваринского шельфа, то именно в этих районах планктонные ресурсы при высокой численности этих потребителей выедаются в больших масштабах. При этом наиболее значительный пресс приходится на эвфаузиид, копепод и амфипод. Например, в 2002 и 2003 гг. запас эвфаузиид в анадырско-наваринском районе составлял 4,3–4,6 млн. т, а потребление — 2,9 млн. т; запас копепод достигал 6,9–16,7 млн. т, а потреблялось этих ракообразных около 1,9

млн т. На всей акватории западной части Берингова моря в 2002 и 2003 гг. за сезон потребление эвфаузиид достигало $\frac{1}{3}$ части их запасов, гипериид — $\frac{1}{2}$, а copepod — всего $\frac{1}{28}$ их запасов (рис. 5.75).

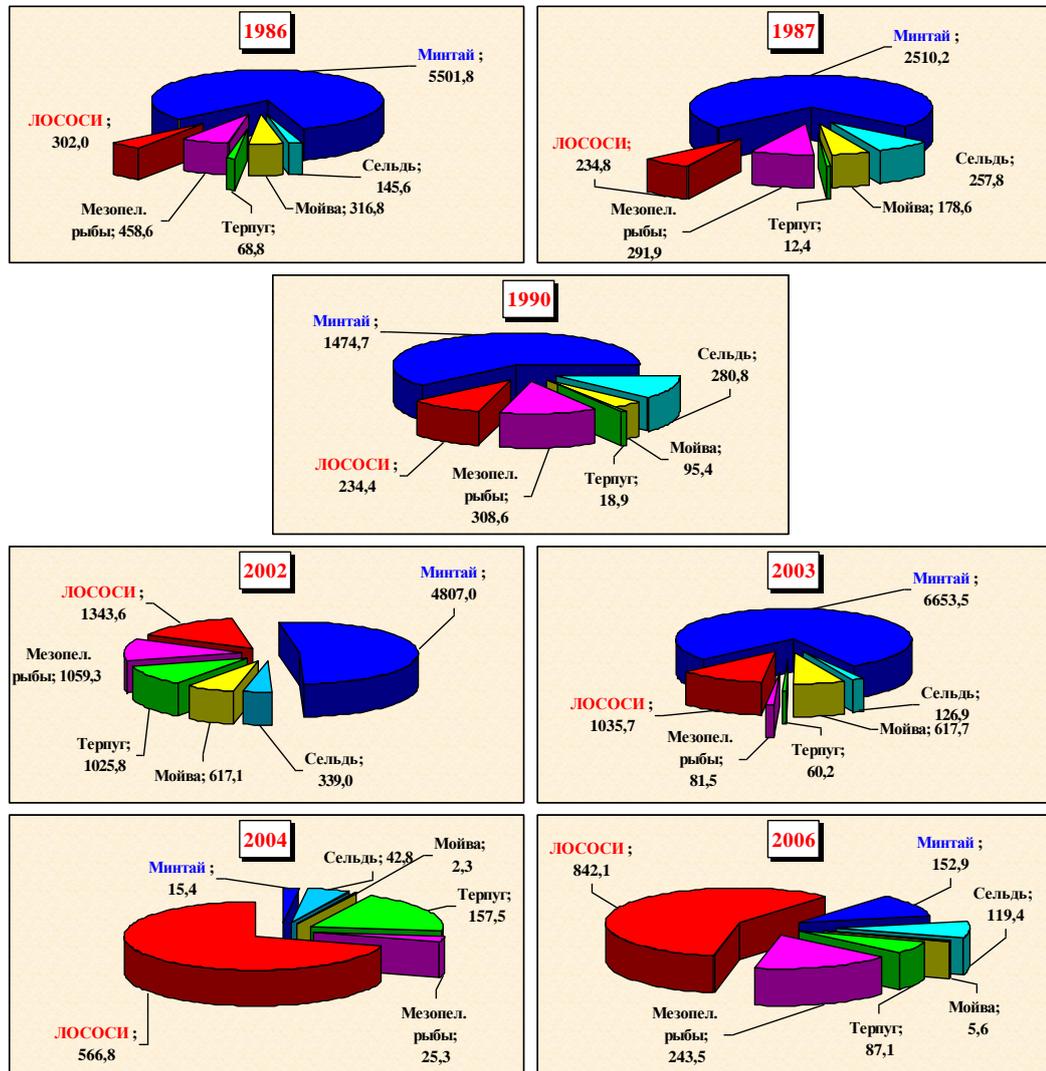


Рис. 5.74. Потребление кормовых организмов наиболее массовыми видами рыб в западной части Берингова моря осенью 1986, 1987, 1990 (в расчетах использовали биомассу сеголеток и молоди минтая, сеголеток терпуга, молоди сельди и мойвы, которые обычно нагуливаются в верхней эпипелагиали) и 2002–2006 гг., тыс. т (Найденко, 2007)

Следует отметить, что в течение летне-осеннего периода минтай в пределах северо-западной части моря нагуливается, перемещаясь между районами с повышенной биомассой этих кормовых объектов, а в случае их недостатка в его рационе увеличивается доля сагитт и гипериид, а также мелких рыб, кальмаров и личинок донных беспозвоночных.

Таким образом, в беринговоморских районах минтай в годы его высокой численности является основным потребителем кормовой базы, определяя величину и на-

правление главных потоков вещества с нижних на верхние трофические уровни. Но в последние два десятилетия роль минтая в трофической структуре нектона верхней эпипелагиали глубоководных котловин и наваринского района незначительна по сравнению с периодом высокого обилия этого вида в 1980-е и 1990-е гг. При этом следует отметить, что в пределах анадырско-наваринского шельфа имеется высокий запас планктонных ресурсов, что является благоприятным фактором для успешного нагула минтая в данной части Берингова моря (Шунтов, 2017; Дулепова, 2018).

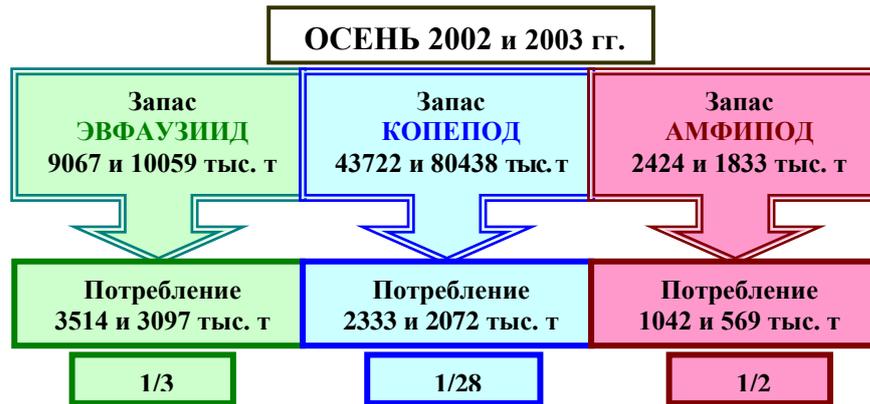


Рис. 5.75. Запас и потребление основных групп зоопланктона рыбами в западной части Берингова моря осенью 2002 и 2003 гг.

В глубоководных котловинах основными потребителями ресурсов являются лососи и кальмары, среднемноголетняя доля которых в общем потреблении пищи летом составляет соответственно 55 и 34 %, а осенью снижается до 42 и 31 %. Заметную долю в использовании кормовой базы в осенний период имеют также молодь северного одноперого терпуга и трехиглая колюшка (соответственно 6 и 5 %).

Заключение по главе 5

Обобщая результаты исследований, проведенных в западной части Берингова моря, следует выделить несколько основных моментов. В нектонных сообществах наблюдается значительное расхождение сроков и районов нагула лососей (половозрелых, крупно- и среднеразмерных нагульных неполовозрелых рыб и покатников), молоди и взрослых особей кальмаров, северного одноперого терпуга, минтая и сельди. При одновременном нагуле этих массовых видов и групп нектона (и их размерно-возрастных групп) нагрузка на кормовые ресурсы рассматриваемых районов увеличилась бы в несколько раз. В межгодовых изменениях состава и обилия потребителей ведущую роль играют тихоокеанские лососи и минтай.

В верхнем 50-метровом слое в глубоководных котловинах летом и осенью находится значительное количество зоопланктонных ресурсов — 39 и 23 млн т, что составляет 50 и 45 % от запаса зоопланктона, учтенного в 200-метровом слое эпипелагиали. В наваринском районе запас зоопланктона оценивается в 1,7 и 1,3 млн т, составляя 32 и 26 % от запаса в слое 0–200 м соответственно летом и осенью. В межгодовой динамике в некоторые годы наблюдалось снижение биомассы зоопланктона, обусловленное межгодовой динамикой обилия его массовых видов и изменением фоновых условий.

Сезонные изменения, происходящие в составе и обилии кормовых организмов (снижение от июня к октябрю-ноябрю биомассы копепод и сагитт и увеличение гипериид и эвфаузиид, а также молоди рыб и кальмаров), значительно расширяют кормовую базу видов-потребителей, так как появляется возможность питаться не только предпочитаемыми, но и другими массовыми кормовыми объектами. В глубоководных котловинах сезонный ход развития эвфаузиид и амфипод, характеризуется повышением их обилия от раннего лета к лету и снижением осенью, что совпадает с увеличением и снижением в эти же сроки биомассы их потребителей.

В трофической структуре планктона в эпипелагиали берингоморских районов доля зоофагов летом превысила долю нехищного планктона только в 2009 и 2013 гг., что было обусловлено межгодовыми изменениями биомассы, в частности с увеличением обилия гипериид и сагитт в холодный (и переходный) тип лет. В целом устойчивых тенденций изменения структуры и обилия планктонных сообществ в рассматриваемый период лет не произошло.

Главными компонентами верхних трофических уровней, к которым поступает объемный транспорт вещества с нижних трофических уровней, в берингоморских котловинах и наваринском районе являются лососи, северный кальмар, молодь головоногих моллюсков и северного одноперого терпуга, трехиглая колюшка и в меньшей степени мезопелагические рыбы. Но в годы высокой численности минтая, этот вид имеет первостепенное значение в трофической структуре эпипелагиали, особенно в наваринском районе. Кроме минтая в данном районе к

главным потребителям также относятся сельдь и мойва в периоды их повышенного обилия. В глубоководных котловинах среднемноголетняя доля лососей и кальмаров в общем потреблении пищи летом составляет соответственно 55 и 34 %, а осенью снижается до 42 и 31 %. Заметную долю в использовании кормовой базы в осенний период имеют молодь северного одноперого терпуга и трехиглая колюшка (соответственно 6 и 5 %). Но вклад лососей и кальмаров в использование кормовой базы не столь значительный, по сравнению с минтаем, в годы его высокой численности. В наваринском районе доля лососей в объемах потребления кормовых ресурсов изменяется от 29 % летом до 7 % осенью. В то время как суммарная доля минтая, сельди и мойвы составляет 70 и 92 % соответственно летом и осенью. В этом районе максимальное за период исследований потребление отмечалось летом 2015 г. (за счет высокой биомассы минтая и в меньшей степени кеты и сельди) и осенью 2003 г. (за счет минтая и мойвы).

Главные пищевые связи nekтона в глубоководных котловинах в раннелетний период формируют эвфаузииды, птероподы, гиперииды и копеподы. Летом в обеих котловинах увеличивается потребление амфипод, птеропод и мелкоразмерного nekтона, а в западной части Алеутской котловины, кроме этого, эвфаузиид и желетелых организмов. Все эти группы планктона имеют большое значение в питании nekтона осенью, меняется лишь их количественное соотношение в рационе потребителей. До 80 % вещества, поступающего с низших на верхние трофические уровни, проходит именно через пищевые связи, образованные данными группами планктона. При этом наибольшее потребление nekтоном кормовых ресурсов в глубоководных районах отмечается летом (с III декады июля до II декады сентября) — в период нагула неполовозрелых лососей и повышенного обилия кальмаров и их молоди.

В наваринском районе в течение летне-осеннего сезона в основных пищевых связях, через которые проходят главные потоки на верхние трофические уровни, наибольшее значение имеют эвфаузииды и копеподы, а во вторую очередь гиперииды и мелкоразмерный nekтон. Использование ресурсов в этом районе при высокой численности минтая и сельди повышается от раннего лета к осе-

ни, а при их низкой численности, но высоком обилии лососей кормовых ресурсов потребляется больше в летний период.

В межгодовой динамике в зависимости от состава и биомассы потребителей изменяется пресс на те или иные кормовые группы. При высоком обилии лососей, особенно кеты, увеличивается потребление гипериид, птеропод и желетелых, а при повышенной биомассе кальмаров — эвфаузиид. В годы высокой численности молоди северного терпуга и минтая возрастает выедание копепод, а в наваринском районе и эвфаузиид.

Пластичность питания нектона и широкий выбор массовых кормовых организмов обеспечивают перераспределение потоков вещества между элементами пищевой сети и позволяют рыбам и кальмарам использовать пищевые ресурсы наиболее полно. Это имеет немаловажное значение в обеспеченности нектона пищей, особенно в условиях изменения кормовой базы или состава и обилия ее потребителей. В то же время высокая доля главных пищевых связей рыб и кальмаров свидетельствует о запасах основной пищи на уровне, покрывающем их пищевые потребности.

ГЛАВА 6. ПИЩЕВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ РЫБ И КАЛЬМАРОВ В ВЕРХНЕЙ ЭПИПЕЛАГИАЛИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА И ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

Тема пищевой обеспеченности рыб и кальмаров в различных районах дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана обсуждается главным образом в связи с высокой численностью тихоокеанских лососей, увеличением в последние годы обилия сардины и двух видов скумбрий, а также значительной динамикой биомассы минтая и других видов рыб.

По результатам многолетних исследований ТИНРО в ряде публикаций представлены данные о высоких запасах зоопланктона в пелагиали дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана (Дулепова, 2002; Чучукало, 2006; Найденко, 2007; Волков, 2008б, в, 2012в, 2014, 2015а, б; Шунтов, Темных, 2008а; Темных, 2009; Шунтов и др., 2010а, в; Заволокин, 2014; Шунтов, 2016а; и др).

В то же время по вопросу обеспеченности кормовыми ресурсами nekтона в условиях значительной динамики численности его массовых видов высказываются и другие, зачастую противоположные, мнения. В частности, в некоторых исследованиях делаются выводы о превышении экологической емкости океаническо-морской пелагиали для лососей в связи с увеличением численности японской кеты искусственного воспроизводства (Гриценко и др., 2000, 2001; Кловач, 2003). В других публикациях (Коваль и др., 2007; Карпенко и др., 2013; Коваль, Морозова, 2013) утверждается, что планктонные ресурсы в отдельных районах ограничены настолько, что лососи в период раннеморского и морского нагулов испытывают жесткие конкурентные отношения. При этом именно неблагоприятные кормовые условия в морских и океанических районах рассматриваются как одна из основных причин, изменяющих продукционные показатели лососей и определяющих их численность. Высокая в некоторые годы численность горбуши признается фактором, повышающим пищевую конкуренцию и напряженность пищевых отношений как в пределах р. *Oncorhynchus*, так и с другими видами рыб (например, молодью колюшки и минтая), особенно во время их совместного осеннего нагула.

К примеру, низкая средняя масса тела горбуши, отмеченная в 2009 г. на северо-востоке Камчатки, объясняется именно плотностно-зависимым фактором и низкой обеспеченностью пищей (Коваль, 2009).

В качестве гипотез, объясняющих снижение численности подходов производителей горбуши к северо-восточному побережью Камчатки в 2020 г., называются дефицит планктонных ресурсов и негативное влияние конкурентных пищевых отношений на успешность морского и океанического нагула молоди лососей, в том числе в открытых водах юго-западной глубоководной части моря (Бугаев и др., 2020). Кроме этого, высказываются предположения и о значительных климато-океанологических изменениях, происходящих в последние годы в Северной Пацифике. В частности, по мнению некоторых авторов (Бугаев и др., 2020; Горохов и др., 2020), изменения климато-океанологических параметров в районах зимнего обитания лососей влекут за собой резкое ухудшение пищевой обеспеченности рыб, что в свою очередь может сказываться на численности их возвратов.

По утверждению М.А. Степаненко и Е.В. Грицай (2016, 2018), основной причиной относительно ранних обратных миграций минтая из северо-западной части моря в юго-восточном направлении также является низкая биомасса зоопланктона, в частности эвфаузиид. В перспективе такие суждения могут коснуться и тихоокеанских вод Курильских островов, в которых в последние годы отмечается высокая численность сардины и двух видов скумбрий, заходящих в эти районы на нагул.

Однако, для того чтобы получить реальную картину пищевой обеспеченности nekтона, судить об условиях нагула промысловых рыб и обосновывать их прогнозы, нужны количественные оценки о состоянии запасов кормовой базы и степени ее использования. Такие оценки сделаны в работах автора настоящей работы (Naydenko, 2001, 2011, 2012, 2017; Naydenko et al., 2005a, 2007b, 2006; Найденко, 2007; Naydenko, Kuznetsova, 2013a, b; Найденко, Хоружий, 2014, 2017; Найденко, Сомов, 2022). Только такие данные позволяют подтверждать или опровергать выводы об обеспеченности пищей рыб и кальмаров в местах их обитания или нагула.

В настоящей главе с учетом различных показателей (основанных на данных о запасах пищи и обилии потребителей, объемах суточного и сезонного потребле-

ния и коэффициентов использования кормовой базы) обосновывается пищевая обеспеченность рыб и кальмаров верхней эпипелагиали различных районов.

Тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки (летний период).

Одним из самых простых показателей, дающим общее представление о кормовых условиях гидробионтов, является соотношение, показывающее, сколько единиц пищевых (в частности, зоопланктонных) ресурсов приходится на единицу массы их потребителей (индекс $Z_{\text{обиц}}/H$). Летом в эпипелагиали данного региона среднелетний запас зоопланктона составляет 177 млн т, из которых половина (в среднем 52 %) сосредоточена в верхнем 50-метровом слое (табл. 6.1), являясь потенциальными кормовыми ресурсами для рыб и кальмаров.

Таблица 6.1

Запас (млн т) и доля (%) зоопланктона в разных слоях эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Слой воды	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	Средн. ± SE
Запас, млн тонн															
0–50 м	51,1	83,6	77,4	130,0	103,1	105,1	54,1	113,4	72,0	106,4	62,7	133,8	90,1	98,6	91,5 ± 7,0
50–200 м	59,5	77,4	78,0	123,1	111,0	81,9	46,3	106,6	73,6	83,4	71,9	134,1	49,4	97,7	85,3 ± 7,0
0–200 м	110,5	161,0	155,5	253,1	214,1	187,0	100,4	220,0	145,6	189,8	134,7	267,9	139,5	196,3	176,8 ± 13,0
Доля (%)															
0–50 м	46	52	50	51	48	56	54	52	49	56	47	50	65	50	52
50–200 м	54	48	50	49	52	44	46	48	51	44	53	50	35	50	48
0–200 м	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Минимальные значения индекса $Z_{\text{обиц}}/H$ в верхнем слое эпипелагиали наблюдались: в 2004 г. (11,7¹¹) — при высоком обилии анчоуса и мезопелагических рыб и самой низкой за 2004–2018 гг. биомассе зоопланктона; в 2007 г. (20,7) — при высоком обилии мезопелагических рыб в верхнем слое эпипелагиали и при среднем уровне зоопланктона; в 2013 и 2015 гг. (соответственно 16,0 и 13,5) — когда отмечались массовые миграции сардины и скумбрии в данный район и пониженная биомасса зоопланктона, а также в 2017–2018 гг. (8,0–10,9) — при высоком обилии сардины, скумбрии и японского нотоскопела и среднем уровне запасов зоопланктона. Максимальным (69,5) этот показатель был в 2008 г. при очень высоких запасах зоопланктона и в 2010 и 2012 гг. (78,3 и 70,4) при низком обилии

¹¹ Индекс $Z_{\text{обиц}}/H$ не имеет размерности, так как представляет собой отношение показателей (биомасса на единицу площади, т/км²) с одинаковыми единицами измерения.

нектона (рис. 6.1). В 2016 г., когда отмечалось высокое обилие зоопланктона и нектона, индекс $Z_{общ}/H$ также был выше среднееголетнего (\approx в 2 раза).

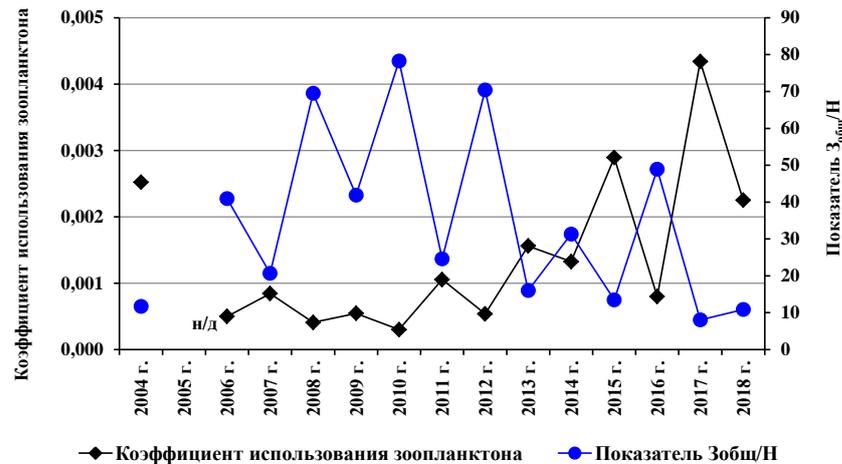


Рис. 6.1. Динамика показателей пищевой обеспеченности рыб и кальмаров в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Во временном ряду показателей, характеризующих структуру сообществ верхнего слоя эпипелагиали обследованной акватории, в некоторых случаях отмечалась определенная асинхронность: высокая биомасса нектона / низкие запасы зоопланктона и наоборот, что и отразилось на индексе $Z_{общ}/H$ (см. рис. 3.50). Безусловно, в годы с очень высокой численностью субтропических мигрантов, лососей или мезопелагических рыб потребление кормовых ресурсов существенно возрастает, но не в тех масштабах, чтобы происходило значительное сокращение запасов планктона. Даже при условии, что рыбы и кальмары выедают значительную часть планктонных ресурсов, эти объемы значительно ниже общих запасов планктона. Например, в 2004 и 2010 гг. запас зоопланктона (без учета его продукции) в верхнем слое эпипелагиали был ниже среднееголетнего соответственно на 41,8 и 37,9 млн т, в то время как его выедание за летний сезон 2004 и 2010 гг. оценено всего в 6,4 и 6,1 млн т.

Следует также принимать во внимание, что в момент проведения исследований учитывается биомасса планктона с вычетом той части, которая на момент съемки уже потреблена консументами различных порядков. При анализе подобных ситуаций, кроме степени выедания планктона рыбами и кальмарами, необходимо учитывать сложную структуру отношений между растительноядным и хищным планктоном, динамику численности конкретных планктонных видов (нали-

чие у них генераций со своим циклом развития), а также зависимость развития планктона от климато-океанологических изменений. Все эти факторы в совокупности влияют на общую тенденцию изменения биомассы планктона в гораздо большей степени (Шунтов, 2001, 2016а). Вероятно, отмеченная асинхронность является всего лишь результатом совпадения случаев высокой биомассы нектона и пониженной биомассы планктона (и наоборот). В частности, это может совпадать с межгодовой динамикой копепод, обусловленной особенностями размножения их разных видов и генераций (см. подраздел 3.2).

В целом связь между биомассой нектона и запасом зоопланктона была слабой. Коэффициент корреляции между этими показателями, рассчитанный для 14 лет наблюдений и 7 обследованных районов (98 пар), оказался равным 0,303 (рис. 6.2). Как при высоком (более 4 млн т — в 2004, 2013 и 2015–2018 гг.), так и низком (менее 2 млн т — в 2006, 2008, 2010–2012 гг.) обилии нектона показатели запаса зоопланктона существенно различались (рис. 6.3).

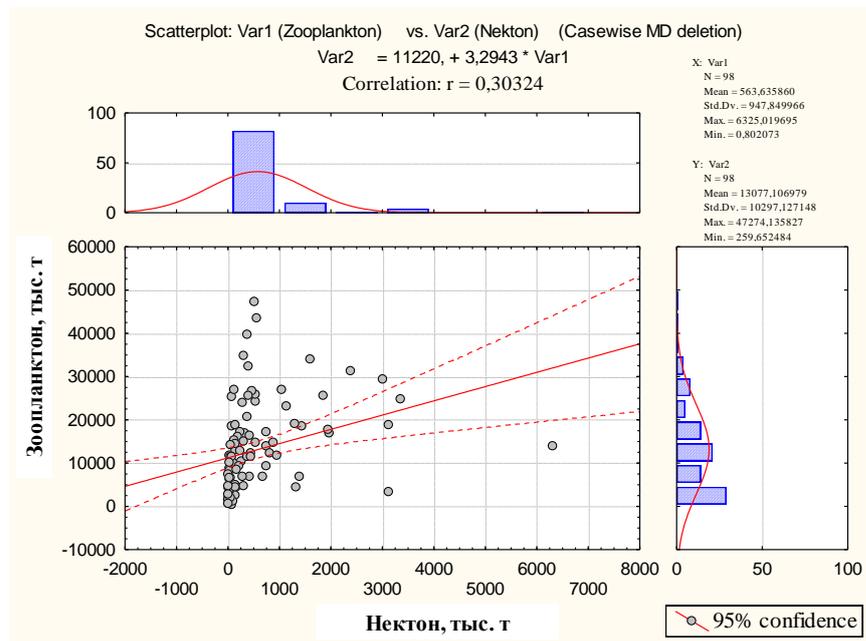


Рис. 6.2. Корреляционная зависимость биомассы зоопланктона от обилия нектона в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Противоположно индексу $Z_{обш}/H$ меняется коэффициент использования (k_{use}) кормовых ресурсов. Самые низкие значения суточного коэффициента использования запасов зоопланктона — в пределах 0,0003–0,0005, отмечались в 2006, 2008, 2010 и 2012 гг. (см. рис. 6.1). В годы высокой численности субтропических

мигрантов и мезопелагических рыб в июне-июле 2004, 2015 и 2017–2018 гг., а также в июле-августе 2014–2018 гг. данный коэффициент был на порядок выше и изменялся в пределах 0,002–0,006 (рис. 6.1).

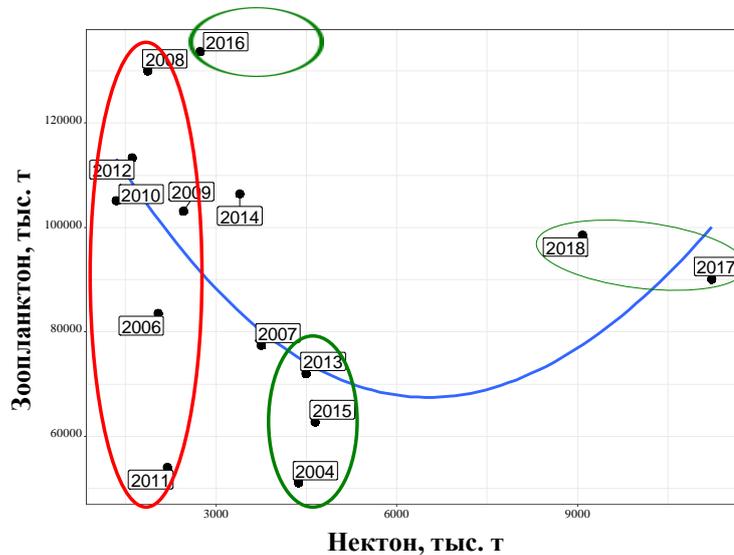


Рис. 6.3. Зависимость распределения биомассы зоопланктона от обилия нектона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. Высокое обилие нектона — зеленые овалы, низкое — красные

Сезонный k_{use} кормовой базы при высоком обилии нектона (особенно НБ-СТ-Т активно мигрирующих рыб) увеличивался до 0,21–0,47, что указывает на значительное потребление планктонных ресурсов в данном районе в этот период. Однако с учетом сезонной (за три летних месяца) продукции планктона данный показатель находился в пределах от 0,005 до 0,049 в годы низкого обилия нектона и изменялся от 0,069 до 0,173 в годы высокой численности субтропических рыб (рис. 6.4).



Рис. 6.4. Продукция зоопланктона, его потребление за сезон (тыс. т) и сезонный коэффициент использования продукции рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки в 2004–2018 гг.

Несмотря на существенную межгодовую динамику, для планктонной части эпипелагических сообществ характерно высокое продуцирование органического вещества. Поэтому даже при значительном его потреблении, сезонный коэффициент использования зоопланктона nekтоном остается невысоким.

При оценке степени использования зоопланктона необходимо учитывать, что планктонные сообщества разных слоев эпипелагиали тесно взаимосвязаны между собой посредством вертикальных миграций, за счет которых в верхний слой эпипелагиали поднимаются различные гидробионты, являющиеся одновременно и потребляемыми кормовыми объектами для более крупных организмов, и потребителями более мелких. За счет сложной сети трофических взаимоотношений между гидробионтами, часть планктонных ресурсов потребляется самим зоопланктоном. Кроме этого, следует также учесть, что район исследований характеризуется высокой динамичностью и разнородностью океанологических условий и на некоторых участках возможен перенос и накопление планктона, при этом оценить масштабы этих явлений практически невозможно. Поэтому рассчитанный для верхнего слоя эпипелагиали k_{use} планктонных ресурсов является показателем динамичным.

Показатели использования зоопланктона, рассчитанные с учетом общих его запасов, предполагают, что все планктонные ресурсы являются пищей рыбам и кальмарам. Однако, как уже отмечалось в главах 3–5, nekтонные виды потребляют различные группы зоопланктона не в одинаковой степени: часть из них является главной, а часть второстепенной или случайной пищей. Главные трофические связи рыб и кальмаров данного региона замыкаются в первую очередь на эвфаузиид, затем на копепод, амфипод, птеропод, а прочие кормовые объекты являются второстепенной пищей. Соответственно, коэффициент использования этих групп будет отличаться. Так, высокое потребление эвфаузиид (на единицу площади — 1 км²) в порядке ранжирования максимальных значений отмечалось в 2017–2018, 2004, 2015 и 2014 гг. и находилось в диапазоне 0,042–0,151 т/км² (табл. 6.2).

Самое высокое значение (0,016) суточного k_{use} эвфаузиид получено для 2015 г., когда обилие данных рачков было в 2,3 раза ниже среднемноголетнего

показателя. В то же время в 2017 г., при максимальном (за период исследований) потреблении эвфаузиид ($0,151 \text{ т/км}^2$), но при высоком их обилии, суточный коэффициент использования был немного выше среднего уровня, составляя $0,008$. В 2004 и 2018 гг. потребление эвфаузиид было почти одинаковым, но в 2004 г. при невысокой их биомассе ($6,4 \text{ т/км}^2$) суточный коэффициент их использования был выше, чем в 2018 г. (табл. 6.2).

Таблица 6.2

Биомасса, потребление и суточный коэффициент использования (k_{use}) рыбами и кальмарами трех наиболее важных групп зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Год	Эвфаузииды			Копеподы			Амфиподы		
	Биомасса, т/км ²	Потребл., т/км ²	k_{use}	Биомасса, т/км ²	Потребл., т/км ²	k_{use}	Биомасса, т/км ²	Потребл., т/км ²	k_{use}
2004	6,4	0,065	0,010	31,1	0,038	0,001	1,6	0,010	0,007
2006	12,2	0,025	0,002	57,5	0,014	0,0002	1,0	0,001	0,001
2007	5,2	0,030	0,006	67,9	0,033	0,0005	0,4	0,003	0,007
2008	4,1	0,019	0,005	95,2	0,022	0,0002	1,8	0,004	0,002
2009	4,1	0,026	0,006	47,3	0,015	0,0003	0,3	0,005	0,013
2010	3,6	0,009	0,003	55,1	0,008	0,0001	0,7	0,002	0,003
2011	3,5	0,023	0,006	29,3	0,024	0,001	0,8	0,003	0,004
2012	10,6	0,016	0,002	62,6	0,014	0,0002	1,6	0,008	0,005
2013	4,3	0,031	0,007	36,4	0,033	0,001	0,4	0,009	0,024
2014	6,5	0,042	0,007	63,0	0,045	0,001	0,6	0,013	0,023
2015	3,6	0,057	0,016	41,9	0,082	0,002	0,9	0,027	0,030
2016	6,4	0,036	0,006	92,5	0,038	0,0004	1,5	0,011	0,007
2017	18,9	0,151	0,008	48,1	0,161	0,003	0,9	0,046	0,048
2018	10,0	0,071	0,007	51,7	0,076	0,001	2,1	0,022	0,011
<i>M</i> ± <i>SE</i>	<i>7,1 ± 1,2</i>	<i>0,043 ± 0,009</i>	<i>0,007 ± 0,001</i>	<i>55,7 ± 5,3</i>	<i>0,043 ± 0,011</i>	<i>0,001 ± 0,0002</i>	<i>1,0 ± 0,1</i>	<i>0,012 ± 0,003</i>	<i>0,013 ± 0,003</i>

Низкие значения ($0,0001$ – $0,003$) данного коэффициента получены для копепод в связи с их высоким обилием в верхнем слое эпипелагиали обследованной акватории в период исследований. Даже в годы пониженного их обилия или высокой биомассы консументов суточный коэффициент использования копепод не превышал $0,003$ (табл. 6.2).

Нагрузка на такую важную кормовую группу, как амфиподы, была существенно выше, чем на копепод и эвфаузиид. Суточный коэффициент их использования изменялся в пределах от $0,001$ до $0,048$. Гиперииды имеют весьма специфическое распределение в верхних слоях эпипелагиали, образуя местами плотные скопления, что делает их доступными кормовыми объектами для многих видов рыб и кальмаров (Чебанов, 1965; Волков, 1996б; Чучукало, Напазаков, 1998; Чучукало и

др., 1999). В то же время вследствие именно неоднородности и пятнистости распределения, как пространственной, так и по вертикали, их биомасса, как правило, недоучитывается, что в определенной степени отражается на коэффициенте использования этой кормовой группы планктона. Так, рассчитанный сезонный коэффициент, даже с учетом продукции, в некоторых случаях достигал значения 0,9, что означает почти полное выедание за сезон этой группы планктона nekтоном, чего на самом деле не происходит.

Птероподы, так же как и амфиподы, имеют неоднородное распределение в эпипелагиали, и только в местах их высоких концентраций массово потребляются рыбами и кальмарами. Наиболее высокая величина потребления крылоногих моллюсков ($0,01 \text{ т/км}^2$), главным образом кетой и анчоусом, отмечалась в 2004 г. в открытых глубоководных районах. Однако за счет повышенной в тот год биомассы птеропод ($14,14 \text{ т/км}^2$) суточный k_{use} оценен всего в 0,001. Возможно, именно за счет высокой концентрации птероподы потреблялись рыбами в большом количестве. В целом, несмотря на невысокое обилие этой группы зоопланктона, суточный коэффициент их использования не превышал 0,003, так как птероподы имеют большое значение в питании не у всех видов nekтона.

Нагрузка на общий запас планктонных ресурсов и отдельные его компоненты неодинакова и в разных биостатистических районах. Например, в 2018 г. больше всего кормовых ресурсов потреблялось в глубоководном 13-м районе — 85,1 тыс. т, а в 8, 10 и 9-м районах их выедалось в 1,5–2,0 раза меньше, но в пересчете на единицу площади наибольшее потребление отмечалось в южнокурильском 9-м районе — $1,1 \text{ т/км}^2$ (рис. 6.5).

Как видно на рис. 6.6, в этот год в 9-м районе довольно высоким было обилие эвфаузиид — $48,0 \text{ т/км}^2$, поэтому, несмотря на их значительное потребление nekтоном ($0,8 \text{ т/км}^2$, или 32,1 тыс. т), k_{use} этой группы составил 0,017. В данном районе эвфаузииды потреблялись главным образом японским нотоскопелом, который в глубоководной части района был основным потребителем ресурсов. В 8-м районе эвфаузиид потреблялось почти в 10 раз меньше, чем в 9-м ($0,1 \text{ т/км}^2$, или 18,1 тыс. т). Но биомасса эвфаузиид на единицу площади в 8-м районе была очень

низкой, поэтому суточный k_{use} эвфаузиид здесь был наиболее высоким — 0,029 (рис. 6.6).

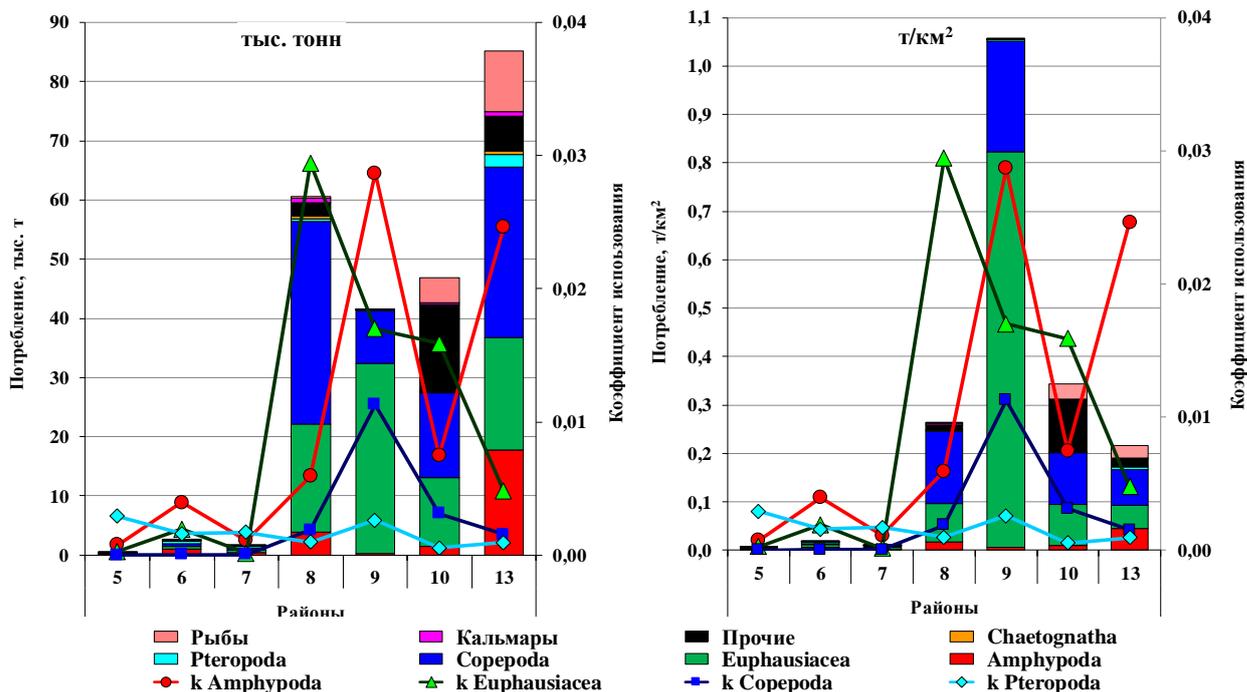


Рис. 6.5. Суточное потребление кормовых ресурсов nekтоном (слева — тыс. т, справа — т/км²) и коэффициент использования основных групп зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки в июне-июле 2018 г. (k — коэффициент использования)

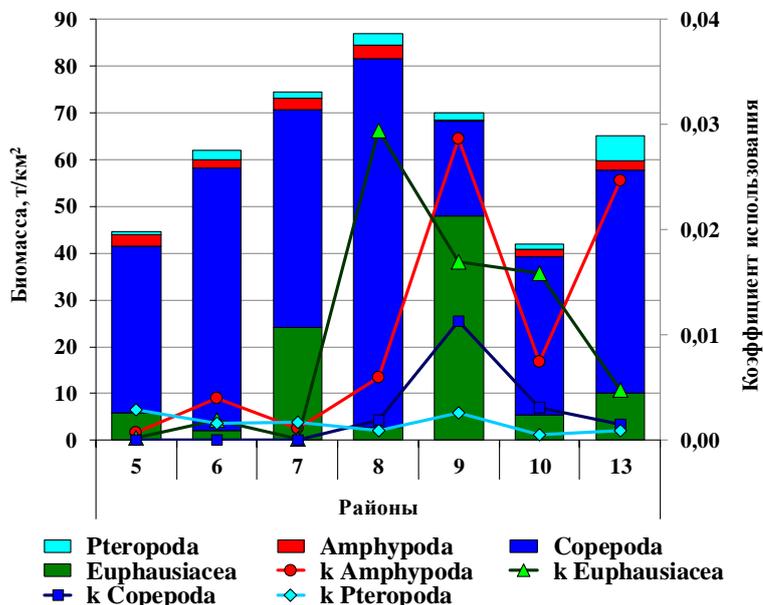


Рис. 6.6. Биомасса наиболее важных кормовых групп планктона (т/км²) и суточный коэффициент их использования в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки в июне-июле 2018 г. (k — коэффициент использования)

В открытых водах глубоководного 13-го района рыбы и кальмары выедали эвфаузиид почти столько же (18,9 тыс. т), сколько и в 8-м районе, но на единицу

площади потребление было меньшим ($0,05 \text{ т/км}^2$) и при более высокой биомассе ($10,0 \text{ т/км}^2$) этих ракообразных в 50-метровом слое коэффициент их использования был низким ($0,005$). Однако следует учесть, что в 2018 г. в 8 и 13-м районах главными потребителями ресурсов были НБ-СТ-Т мигрирующие рыбы (рис. 6.7), которые в июне-июле были распределены в основном в южной части данных районов, и, следовательно, здесь коэффициент использования ресурсов был выше, чем в пределах всей обследованной акватории.

Степень использования амфипод в 2018 г. была наиболее высокой в 9 и 13-м районах: в южнокурильском 9-м районе — за счет низкой биомассы гипериид (см. рис. 6.6), а в глубоководном 13-м районе — за счет высокого их потребления (см. рис. 6.5) главным образом субтропическими рыбами и лососями (см. рис. 6.7). Относительно высокий суточный коэффициент использования копепод ($0,011$) отмечался только в 9-м районе, где они активно потреблялись мезопелагическими рыбами. Но биомасса этой группы планктона в данном районе была в 2,4 раза ниже, чем эвфаузиид, составляя $20,2 \text{ т/км}^2$, что и отразилось на показателе использования копепод (см. рис. 6.6). Что касается птеропод, то повышенный коэффициент их использования отмечали в 9-м районе при невысокой биомассе этих моллюсков, но при существенном потреблении их лососями.

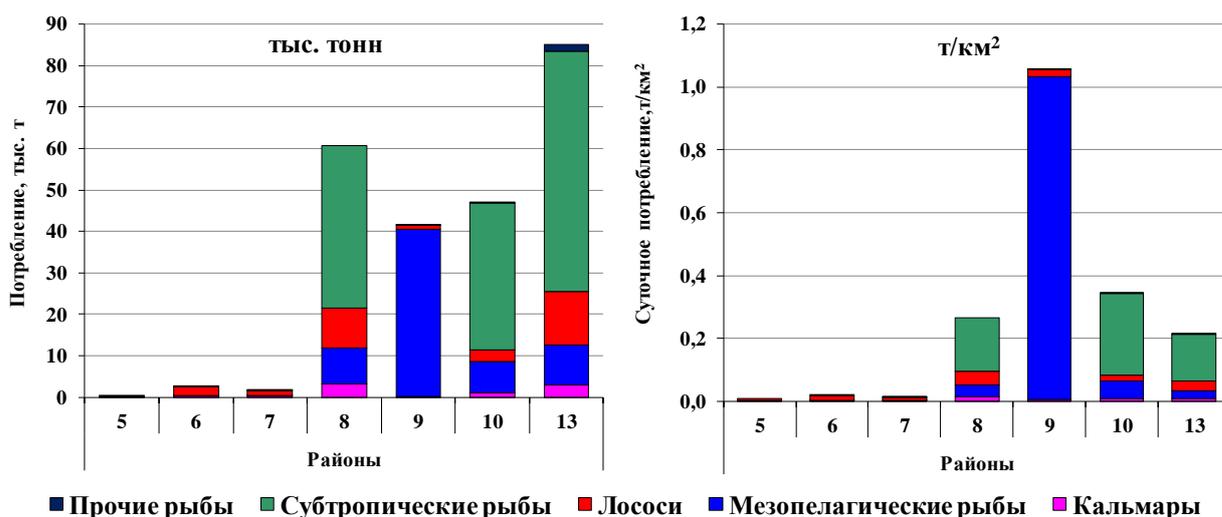


Рис. 6.7. Потребление кормовых ресурсов (слева — тыс. т, справа — т/км^2) разными группами nekтона в верхнем слое эпипелагиали разных биостатистических районов

Таким образом, на примере 2018 г. показано, что использование пищевых ресурсов как общих, так и отдельных групп в пределах акватории тихоокеанских

прикурильских и прикамчатских вод неравномерно и зависит от запаса (и доступности) зоопланктона и от обилия и состава его потребителей. В пределах всей обследованной акватории степень использования отдельных групп зоопланктона (в частности эвфаузиид, гипериид, птеропод) может быть незначительной, но в отдельных районах — высокой.

В целом же следует констатировать, что при различной биомассе зоопланктона и его потребителей, в том числе при совпадении высокой численности НБ-СБ-Т-мигрантов и мезопелагических рыб и пониженного обилия планктонных ресурсов, рыбами и кальмарами используется лишь часть кормовых ресурсов. В рассматриваемом регионе за сезон nekтоном используется в среднем лишь $1/27$ часть продукции зоопланктона. Это свидетельствует в пользу того, что общие запасы зоопланктонных ресурсов в эпипелагиали многократно превосходят пищевые потребности рыб и кальмаров.

О степени пищевой обеспеченности рыб и кальмаров в разные сезоны, годы и в разных районах можно судить также по косвенным показателям (индексы наполнения желудков и суточные пищевые рационы), отражающим интенсивность питания при различных условиях нагула. Этот метод анализа пищевой обеспеченности использован многими исследователями (Шунтов, Темных, 2004; Davis et al., 2005; Шунтов и др., 2007; Zavolokin et al., 2007; Naydenko et al., 2010; Найденко, Хоружий, 2012, 2017; Заволокин, 2014).

Наиболее полная информация о динамике интенсивности питания разных видов и их размерных групп в разных тихоокеанских районах Курильских островов и Камчатки, по которой можно судить об условиях нагула, получена для тихоокеанских лососей. Как уже отмечалось в главе 3, существенное снижение накормленности одновременно у трех видов — горбуши, кеты и нерки — отмечали в 2015 и 2018 гг. и пониженные ее значения — в 2004, 2006, 2009–2010 и 2013 гг. (рис. 6.8).

У горбуши и кеты в некоторые годы понижение ИНЖ совпадало с низким обилием копепод и эвфаузиид (рис. 6.9). При этом у горбуши ИНЖ были ниже среднемноголетних показателей в 2004, 2006, 2009, 2015 и 2018 гг., а в 2011 и

2013 гг. — ниже по сравнению со смежными годами. У кеты пониженные ИНЖ отмечали в 2004, 2006–2007, 2009–2010, 2015 и 2018 гг.



Рис. 6.8. Биомасса (г/км²) зоопланктона и интенсивность питания лососей (ИНЖ, ‰) в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Несомненно, обилие и состав пищи отражаются на величине и составе рациона рыб. Например, в 2004 г. было высоким обилие птеропод и амфипод, доля которых в рационе горбуши и кеты была более высокой, чем в другие годы. Несмотря на низкое обилие копепод и эвфаузиид в планктоне (указывающее на изменение условий нагула), накормленность лососей была ниже уровня среднепогодных показателей всего в 1,2 раза. В 2008 и 2016 гг. при высокой биомассе копепод и амфипод, а в 2017 г. — эвфаузиид интенсивность питания горбуши и кеты была повышенной (рис. 6.9).

Однако интенсивность питания зависит не только от относительного количества кормовых организмов, но и от их доступности (вертикальных миграций, распределения и т.д.), численности других потребителей и целого ряда иных факторов. Поэтому синхронное снижение или увеличение накормленности рыб и обилия пищи отмечалось не во всех случаях, а рассчитанный коэффициент корреляции между двумя этими показателями для горбуши и кеты оказался очень низким — соответственно 0,104 и 0,057 (рис. 6.10).

Вероятно, в годы значительного уменьшения запасов зоопланктона, особенно тех групп планктона, которые играют важную роль в питании рыб и кальмаров, накормленность последних может снижаться, но не до катастрофически ми-

нимальных значений. Необходимо учитывать, что планктонные ресурсы имеют неравномерное распределение и за счет транспорта с течениями и вертикальных миграций на некоторых участках акватории создаются вполне благоприятные кормовые условия. Рыбам и кальмарам также свойственно постоянное пространственное и вертикальное перераспределение, что расширяет возможности для их успешного нагула.

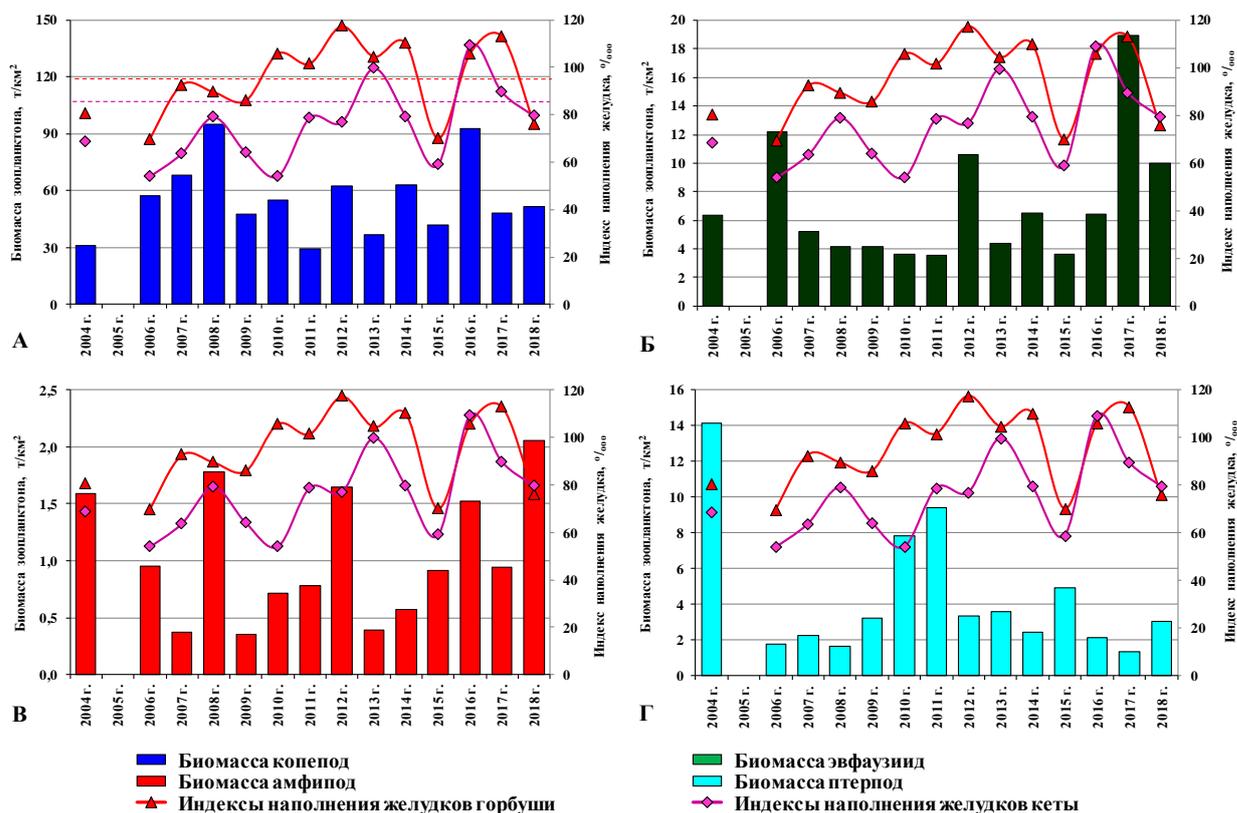


Рис. 6.9. Биомасса (т/км^2) копепод (А), эвфаузиид (Б), амфипод (В) и птеропод (Г) и интенсивность питания горбуши и кеты (ИНЖ, ‰) в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (пунктирными линиями обозначено среднемноголетнее значение ИНЖ: для горбуши — красным, для кеты — сиреневым)

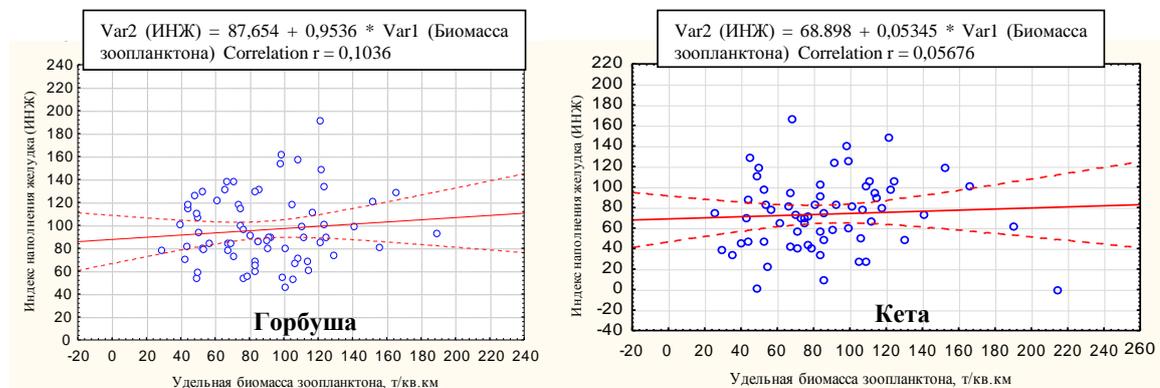


Рис. 6.10. Корреляционная зависимость интенсивности питания горбуши и кеты (ИНЖ, ‰) от обилия зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Следует также принимать во внимание, что часть кормовых ресурсов формируют мелкоразмерные виды и молодь рыб и кальмаров, биомасса которых сопоставима, например, с количеством амфипод, имеющих большое значение в питании многих видов nekтона (Шунтов и др., 2007; Заволокин, Глебов, 2009). Потенциальной пищей рыб и кальмаров могут быть и такие группы планктона, как щетинкочелюстные и желетелые, последние являются излюбленной пищей кеты. Как уже отмечалось в главах 3–5, мелкоразмерный nekтон, сагитты и желетелый планктон, которым отводится второстепенная роль, активно потребляются рыбами и кальмарами при высоком обилии и доступности этой пищи. Например, доля второстепенной пищи в рационе горбуши составляла 22–26 % рациона и была выше среднемноголетних значений в 2008, 2010, 2012 и 2017 гг., т.е. в те годы, которые по показателям пищевой обеспеченности относятся к благоприятным по кормовым условиям.

Сопоставив различные показатели пищевой обеспеченности в рассматриваемом регионе, можно ранжировать годы с ее пониженным, средним и высоким уровнями (табл. 6.3). Так, 2004, 2015, 2018 гг. и в меньшей степени 2007 и 2013 гг. характеризуются как годы с пониженной пищевой обеспеченностью, а 2008, 2010 и 2012 гг. и в меньшей степени 2016 г. — с высокой. Пищевая обеспеченность в остальные годы находилась на среднем уровне.

Полученные результаты согласуются с данными других исследователей (Заволокин, 2014; Заволокин и др., 2014), оценивающих пищевую обеспеченность лососей по косвенным показателям (величина суточного рациона, суточная ритмика питания, ширина трофической ниши, индексы пищевого сходства и т.д.). Так, по данным А.В. Заволокина (2014) снижение пищевой обеспеченности в прикурильских 7–10-м районах происходило в 2007 и 2009 гг., а в открытых водах — в 2007 г. и в меньшей степени в 2006, 2009 и 2010 гг. Высокая пищевая обеспеченность отмечалась в 2008 г.

Известно, что структурные перестройки, происходящие на высших трофических уровнях, находят отклик на низших трофических уровнях и, например, проявляются в количественном соотношении хищного и нехищного зоопланктона (Дулепова, 1996; Шунтов и др., 1997; Шунтов, 2000).

Таблица 6.3
Показатели пищевой обеспеченности нектона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки в июне-июле 2004–2018 гг.

Показатель	2004	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	$M \pm SE$
Биомасса нектона, т/км ²	4,3	2,2	4,2	2,0	2,4	1,1	2,3	1,5	3,4	2,8	4,7	2,5	11,8	7,9	$3,8 \pm 0,8$
Биомасса зоопланктона, т/км ²	50,4	91,1	87,7	141,2	98,9	85,7	57,2	105,3	54,1	86,6	63,6	122,2	94,4	85,6	$87,4 \pm 6,8$
Индекс $Z_{\text{общ}}/N$	11,7	40,9	20,7	69,5	41,9	78,3	24,6	70,4	16,0	31,3	13,5	48,9	8,0	10,9	$34,8 \pm 6,4$
Суточный $K_{\text{днев}}$ зоопланктона	0,0025	0,0005	0,0008	0,0004	0,0005	0,0003	0,0011	0,0005	0,0016	0,0013	0,0029	0,0008	0,0043	0,0023	$0,0014 \pm 0,0003$
ИНЖ горбуши, ‰	80,5	69,4	92,6	89,5	85,9	105,8	101,6	117,4	104,5	110,0	70,0	105,8	113,0	76,0	$94,4 \pm 4,3$
ИНЖ кеты, ‰	68,5	53,9	63,6	79,0	64,1	54,1	78,8	77,0	99,7	79,4	58,9	109,2	89,6	79,4	$75,4 \pm 4,4$
Пищевая обеспеченность	Н	Ср	Ср-Н	В	Ср	В	Ср	В	Ср-Н	Ср	Н	Ср-В	Ср	Н	

Примечание. ИНЖ — индекс наполнения желудка; **Н** — низкая, **Ср** — средняя, **Ср-Н** — средняя (незначительно ниже средней), **Ср-В** — средняя (незначительно выше средней), **В** — высокая пищевая обеспеченность.

Летом в исследуемых районах во всех случаях совокупная доля фито- и эврифагов была выше доли зоофагов (см. рис. 3.48, табл. 3.7). За весь период исследования изменений в соотношении трофических группировок планктона и резких колебаний численности их массовых видов, которые могли бы произойти вследствие превышения нагрузки на зоопланктонные ресурсы, отмечено не было (Найденко, 2003; Найденко, Хоружий, 2017).

В эпипелагических сообществах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки отмечается постоянная смена в составе и обилии нектона и планктона, за счет чего в пищевые цепи вовлекаются новые элементы и изменяются величина и направление потоков вещества на верхние трофические уровни. Но перемены, которые произошли в нектонных сообществах в данном регионе в 2004–2018 гг., не имели такого масштаба, чтобы вносить существенные изменения в их трофическую структуру. Катастрофического сокращения запасов зоопланктона, влияющих на пищевую обеспеченность нектона, или кардинального изменения транспорта вещества между трофическими уровнями в эти годы не наблюдалось.

Наиболее значительные перестройки пелагических сообществ, связанные с изменениями численности субтропических видов, отмечали в северо-западной части Тихого океана (как в пределах обширной акватории, так и в отдельных ее районах) в конце 1980-х и в начале 1990-х гг. (Шунтов, 1986, 2001, 2016а; Дулепова 1996; Шунтов и др., 1997; Иванов О.А., 1998; Беляев, 2003; Иванов А.Н., 2005). Так, в первой половине 1990-х гг. по сравнению со второй половиной 1980-х гг. в эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в границах ИЭЗ России общий поток вещества через эпипелагический нектон уменьшился с 14,2 до 4,4 млн т, а в годовом выедании основными потребителями кормовых организмов стали кальмары, лососи и миктофиды вместо минтая и дальневосточной сардины (Иванов, 1998).

По оценке В.И. Чучукало (2006) в эпипелагиали российских прикурильских вод объемы годового потребления пищи нектоном в 1980-е гг. составляли 32,0 млн т (при биомассе потребителей 4,1 млн т). В 1991–1996 и 1996–2004 гг. потребление при биомассе нектона 2,3 и 3,7 млн т в эти периоды снизились соответственно до 16 и 28 млн т. При этом в указанный период произошла смена в соста-

ве главных потребителей ресурсов: в 1980-е гг. ими были сардина (потребляющая 13,0 млн т пищи в год), затем минтай (11,0 млн т), миктофиды (3,2), сайра (2,4) и кальмары (1,0), в 1991–1996 гг. — сайра (3,6), миктофиды (3,6), минтай (2,6), кальмары (2,0) и сардина (1,3), в 1996–2004 гг. — миктофиды (10,3), сайра (6,6), кальмары (5,4) и японский анчоус (2,9) (Чучукало, 2006). Соответственно, изменилась структура пищевых цепей и пути передачи вещества с одного трофического уровня на другой. В 1980-е и в начале 1990-х гг. из зоопланктонных организмов основной пресс потребления приходился на копепод, затем на эвфаузиид и амфипод. К середине 1990-х гг. этих групп зоопланктона стало потребляться в несколько раз меньше. Сокращение численности массовых планктоноядных рыб и значительное недоиспользование планктонных ресурсов, по всей видимости, стало одной из причин изменений в соотношении мирного и хищного планктона, что наблюдали в прикурильских районах в начале 1990-х гг. (Найденко, 2003; Naydenko, 2003a, b).

По данным некоторых исследователей (Taniguchi, 1999; Иванов, 2005) в годы высокой численности пелагических рыб, в частности сардины, потребление зоопланктона возрастает, а его запасы заметно снижаются. Было даже сделано предположение (Беляев, 2003), что в пределах обширной акватории (восточнее Японии и южных Курильских островов до 160–165° в.д. и от 30 до 45° с.ш.) при высоком обилии сардины запасы фито- и растительноядного планктона сократились настолько значительно, что это отразилось на пищевой обеспеченности скумбрии и сайры и стало одной из причин снижения их численности. В то же время есть и другие сведения о том, что в 1920-е и 1970-е гг. при высокой численности пелагических рыб запасы зоопланктона двукратно увеличивались (Hargreaves, 1995).

Однако, по мнению В.П. Шунтова (2001, 2016a), рассматриваемые перестройки пелагических сообществ, тем более в пределах такой огромной акватории, имеют более сложный характер, ведь в трофических отношениях большую роль играют не только сардина, скумбрия и сайра, но и другие гидробионты (в том числе и интерзональные виды). При этом авторегуляция численности этих флюктуирующих видов может быть результатом эндогенных биологических ритмов, свойствен-

ных конкретному виду. Планктонные сообщества также представлены огромным количеством видов с определенной динамикой численности и сложной структурой пищевых отношений. Запасы планктона в пределах северо-западной части Тихого океана и в отдельных районах довольно значительные, и тотального его выедания nekтоном (в том числе и при его высоком обилии) не наблюдается (Шунтов, 2001; Найденко, Кузнецова, 2002; Чучукало, 2006; Найденко, Хоружий, 2017). Необходимо учитывать и тот факт, что при увеличении численности какого-либо вида районы его нагула могут расширяться. Например, во время снижения численности сардины и скумбрии в первой половине 1990-х гг. места их нагула находились в основном в прибрежных районах и в зоне смешения субарктических и субтропических вод, в то время как в период пика своей численности сардина, а также скумбрия нагуливались во всей зоне субарктических вод (как в прибрежных, так и в океанических районах), а также в более северных бореальных водах.

Таким образом, крупные перестройки в составе и структуре nekтонных сообществ северо-западной части Тихого океана произошли на рубеже 1980 и 1990-х гг., результатом чего явилось значительное снижение обилия рыб и кальмаров, в первую очередь промысловых видов, изменение трофической структуры nekтона, а также структуры планктонных сообществ. В конце 1990-х и первом десятилетии 2000-х гг. рыбопродуктивность тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки находилась на невысоком уровне, но на современном этапе (начиная с 2014 г.), за счет роста численности НБ-СТ-Т мигрирующих рыб, этот показатель повысился. Если численность субтропических видов, в данном случае двух видов скумбрии и сардины, достигнет уровня 1980-х гг., то нагрузка на кормовые ресурсы эпипелагиали данного региона в летний и осенний периоды значительно возрастет. Но вряд ли последствия этого воздействия на планктонные сообщества и пищевую обеспеченность эпипелагического nekтона будут столь значительными, чтобы стать главной причиной снижения численности других рыб и кальмаров.

Зона Субарктического фронта со смежными водами (зимне-весенний период). Северная часть Тихого океана, а именно зона Субарктического фронта, включая субарктические (в том числе приаулеутские) воды на севере от нее и

трансформированные субтропические воды на юге, — это основной район зимне-весеннего обитания тихоокеанских лососей. Тема экологической емкости данной обширной акватории, в том числе по количеству пищевых ресурсов, особенно в связи с увеличением в последние десятилетия численности лососей, является предметом изучения и обсуждений как российских, так и зарубежных ученых. Однако в силу различий применяемых методов исследований и орудий лова, а также интерпретации полученных данных единой концепции решения существующей проблемы нет. В основе суждений о пищевой обеспеченности лососей зимой в океане лежат данные (малочисленные и собранные разными орудиями лова) о биомассах планктонных ресурсов и высокой численности этих рыб. Так, по данным японских исследователей (Sugimoto, Tadokoro, 1998; Nagasawa, 1999, 2000) биомасса зоопланктона в океане в зимние месяцы (с ноября по февраль) составляет всего 10 % от летних запасов. Именно на этом основании делаются выводы о низкой пищевой обеспеченности nekтона в Северной Пацифике, в частности о зимнем голодании лососей, вынужденном их питании низкокалорийной пищей и о том, что зима в жизни этих рыб считается критическим периодом (Ishida et al., 2000; Nomura et al., 2000; Nomura and Kaga, 2007).

Запасы зоопланктона зимой в океане действительно ниже, чем в летний период (см. гл. 3 и 4). По данным экспедиций ТИПРО, в которых автор принимала непосредственное участие, биомасса планктона в верхней эпипелагиали западной части САФ в марте-апреле 2009 г. составила 63 т/км^2 , а в феврале — начале апреля 2010 и 2011 гг. оценена в 46 и 29 т/км^2 (табл. 6.4), что было в среднем в 2 раза ниже летних значений, полученных в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки (см. табл. 6.3).

Общая биомасса зоопланктона — это интегральная сумма биомасс разных видов планктона с определенными сезонными фазами размножения (зачастую растянутыми по времени), послойным распределением разных размерных групп в пелагиали и вертикальными миграциями, а также межгодовой динамикой численности (Шунтов, 2001). Поэтому одномоментного опускания всех его видов в более глубокие слои эпипелагиали и «катастрофического» снижения обилия зоо-

планктона зимой не происходит. Именно за счет сезонной динамики развития образуются места высоких концентраций различных видов копепод и эвфаузиид (их разных стадий и размерных групп) в эпипелагиали, что определяет участки в океане с хорошими кормовыми условиями для рыб и кальмаров.

Таблица 6.4

Показатель пищевой обеспеченности рыб и кальмаров в верхнем слое эпипелагиали западной части зоны САФ в зимне-весенний период 2009–2011 гг.

Показатель	2009 г.	2010 г.	2011 г.
Биомасса нектона, тыс. т	1 001,2	583,9	343,7
Биомасса нектона, т/км ²	1,0	0,6	0,4
Биомасса зоопланктона, мг/м ³	1254,3	917,2	588,4
Биомасса зоопланктона, тыс. т	62394,9	43 860,3	26 955,5
Биомасса зоопланктона, т/км ²	62,7	45,9	29,4
Биомасса амфипод, т/км ²	0,2	0,3	0,4
Биомасса эвфаузиид, т/км ²	5,3	2,6	2,0
Биомасса копепод, т/км ²	30,1	22,1	12,7
Биомасса птеропод, т/км ²	0,01	0,02	0,14
Биомасса хетогнат, т/км ²	9,0	6,5	3,9
Потребление зоопланктона в сутки, тыс. т	24,803	19,322	5,835
Потребление зоопланктона в сутки, т/км ²	0,025	0,020	0,006
Потребление амфипод в сутки, т/км ²	0,003	0,002	0,001
Потребление эвфаузиид в сутки, т/км ²	0,008	0,007	0,003
Потребление копепод в сутки, т/км ²	0,013	0,007	0,002
Потребление птеропод в сутки, т/км ²	0,0002	0,001	0,0002
Потребление хетогнат в сутки, т/км ²	0,0004	0,002	0,0002
Индекс $Z_{общ}/H$	62,7	75,1	78,4
Потребление зоопланктона от его запаса, %	0,04	0,04	0,02
k_{use} зоопланктона	0,0004	0,0004	0,0002
k_{use} амфипод	0,0130	0,0072	0,0024
k_{use} эвфаузиид	0,0015	0,0025	0,0013
k_{use} копепод	0,0004	0,0003	0,0001
k_{use} птеропод	0,0228	0,0376	0,0012
k_{use} хетогнат	0,00004	0,0003	0,0001
Обследованная акватория, тыс. км ²	994,9	956,5	916,2

В феврале 2009–2011 гг. в верхнем слое эпипелагиали в зоне Субарктического фронта биомасса массовых видов эвфаузиид *Th. longipes* и *E. pacifica* (за счет развития и роста разных размерно-возрастных стадий) была даже выше, чем в летние или осенние месяцы в прикурильских и прикамчатских районах и смежных с ними водах САФ (см. рис. 4.3). Следует отметить, что в это время доля эвфаузиид, например, в рационе лососей также была высокой. Так, в приалеутских водах в феврале 2009 г. ИНЖ горбуши, питающейся этими ракообразными, часто

достигали уровня 350–611 ‰. Биомасса массовых видов копепод, напротив, в феврале была невысокой, но значительно повышалась в марте-апреле (см. рис. 4.2), и одновременно возрастала их доля в рационе рыб. В марте-апреле 2009 г. в западной части САФ при доминировании в рационе горбуши копепод ИНЖ рыб достигали 300–460 ‰. Такое поэтапное развитие планктона является важным моментом пищевой обеспеченности nekтона, в том числе и лососей, в зимний и весенний периоды. Существенная доля эвфаузиид, копепод, гипериид и птеропод в рационе рыб и кальмаров (см. рис. 4.4–4.6, 4.8–4.9) и накормленность последних свидетельствуют о доступности в качестве пищи и достаточном обилии этих групп зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали в эти сезоны.

Кроме низких зимних запасов кормовых ресурсов, другой причиной недостаточной пищевой обеспеченности лососей зимой в океане называется их высокая численность. Так, в некоторых публикациях (Гриценко и др., 2001; Микодина и др., 2002; Кловач, 2003) делаются выводы, что в связи с увеличением численности горбуши и японской заводской кеты, кормовые условия лососей в местах их совместного зимне-весеннего обитания ухудшаются. По мнению вышеуказанных авторов, это ведет к жесткой конкуренции за пищу, и, как следствие, изменяются темпы роста, возраст созревания и даже снижается численность лососей.

Однако такие выводы сделаны без конкретных данных о запасах планктона, количестве лососей, распределенных в пределах Северной Пацифики, а также численности и биомассе других видов nekтона, обитающих или нагуливающих в данном регионе и биотопе. Биомасса nekтона в верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта, а также в приалеутских водах, в 2009–2011 гг. изменялась от 0,4 до 1,0 т/км², и эти показатели были в среднем в 6 раз ниже, чем летом в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки. Это свидетельствует о низкой заселенности рыбами и кальмарами верхнего слоя эпипелагиали обширной зоны обитания лососей. Кроме этого, важно отметить, что пространственное распределение субтропических рыб, которые в годы их высокой численности нагуливаются в данном районе и прямо или косвенно могут конкурировать за пищу, не совпадает с распределением других массовых видов nekтона, в частности лосо-

сей. Например, в 2010 г. при высокой численности японского анчоуса в западной части зоны САФ его основные скопления находились в трансформированных субтропических водах, где обилие лососей было низким.

При столь низкой биомассе nekтона и даже при пониженной биомассе зоопланктона зимой на единицу nekтона приходилось 63–76 ед. зоопланктона. Средне-многолетнее значение индекса $Z_{обц}/H$, полученное для данного региона, было почти в два раза выше, чем летом в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки (табл. 6.3, 6.4).

При низком обилии потребителей и суточном потреблении зоопланктона в пределах 0,006–0,025 т/км² коэффициент использования nekтоном зоопланктонных ресурсов не превышал 0,0002–0,0004, в то время как летом этот показатель изменялся от 0,0003 до 0,0043. Наиболее высокий k_{use} получен для амфипод и птеропод. Степень потребления nekтоном планктона от его запаса за сутки составила всего 0,02–0,04 % (табл. 6.4), а степень выедания эвфаузиид, копепод и гипериид не превышала 0,07 % общих запасов этих групп в верхнем слое эпипелагиали (Найденко, Кузнецова, 2011; Naydenko, Kuznetsova, 2013a, b). Для сравнения, летом в тихоокеанских водах Курильских островов рыбами и кальмарами за сутки выедалось до 0,2 % запаса эвфаузиид, копепод и гипериид (Найденко, Хоружий, 2014). Рассчитанное соотношение общего запаса зоопланктона и его суточного потребления в зимний период изменялось от 2270 до 4620, что свидетельствует о том, что в зимне-весенний период в зоне САФ nekтоном потребляется очень незначительная часть зоопланктонных ресурсов.

Не подтверждают выводы о зимнем голодании рыб и кальмаров и данные об интенсивности их питания. Например, как уже отмечалось в главе 4, накормленность лососей в зимне-весенний период изменялась в широких пределах, но не снижалась значительно и оставалась на среднем уровне и даже в некоторых случаях была очень высокой. Наибольшая накормленность отмечалась именно у горбуши (с одним морским годом жизни), а также у мелкоразмерных особей кижуча и кеты. Активное питание молодежи необходимо для быстрого роста и созревания. Более крупные рыбы питались менее активно. Следует отметить, что низкая на-

кормленность рыб, особенно крупноразмерных, могла наблюдаться и при относительно высокой для зимы биомассе планктона. Например, в феврале 2009 г. и особенно в 2010 г. отмечали пониженные по сравнению с мартом-апрелем показатели накормленности крупных рыб, в то время как биомасса планктона была высокой. Это свидетельствует о том, что не кормовые условия являются причиной снижения интенсивности питания лососей. Такая сезонная динамика питания рыб, кроме прочих факторов, может быть обусловлена их физиологическим состоянием и различиями жизненных стратегий.

Это подтверждают и биохимические исследования рыб. В зимний период отмечается снижение содержания липидов в мышечной ткани лососей (Nomura et al., 1999, 2000; Ishida et al., 2000; Kaga et al., 2006; Ерохин, Климов, 2011; Кальченко и др., 2013; Klimov et al., 2013; Лаженцев, Мазникова, 2014). По данным указанных исследователей, зимой содержание липидов в мышцах снижается у молоди горбуши до 0,2–2,6 % и у молоди кеты — до 0,3–2,4 %, т.е. в среднем в 4–12 раз. Для нерки характерна другая стратегия биохимической адаптации: содержание липидов осенью у нерки ниже, чем у молоди горбуши и кеты, и разница осеннего и зимнего содержания липидов не очень значительна (Ерохин, Климов, 2011; Klimov et al., 2013). Снижение содержания липидов в мышцах лососей многие из вышеназванных авторов также связывают с низкой пищевой обеспеченностью и адаптацией рыб к низким температурам воды. Однако установлено (Швыдкий, Вдовин, 1999; Горбатенко и др., 2008; Шунтов, Темных, 2008а), что интенсивности питания, жиროнакопления и темп роста в период с осени до весны обусловлены циклическими изменениями физиологических процессов лососей, т.е. эндогенными ритмами, а не бедностью пищевых ресурсов и их слабой доступностью.

В последние годы высказываются различные и противоречивые мнения о степени влияния климато-океанологических изменений, происходящих в Северной Пацифике, на тихоокеанских лососей (Myers et al., 2014, 2015; Urawa et al., 2016; Zavolokin et al., 2016a, b; Шунтов и др., 2019; Найденко и др., 2020; и др.).

В некоторых публикациях отмечается, что наблюдаемые климатические изменения обуславливают перестройку (замена северных видов на южные) и сни-

жение биомассы планктонных сообществ и, как следствие, ухудшают условия зимне-весеннего нагула лососей. В частности, к таким выводам пришел М.Н. Горюхов с соавторами (2020) при обсуждении причин низких возвратов горбуши в реки североохотоморского побережья в 2020 г. Эти же причины рассматриваются в качестве одной из возможных версий высокой океанической смертности каргинской горбуши зимой 2020 г. (Бугаев и др., 2020).

Однако, во-первых, сравнение данных за ряд лет показало, что зимой 2020 г. в Северной Пацифике каких-либо масштабных сдвигов в состоянии климато-океанологической обстановки не произошло. Аномалии ТПО в океане зимой 2020 г. были незначительно выше, чем в 2019 г., а по сравнению с 2018 г. — даже ниже. Конфигурация изотерм в пределах акватории СТО (использованы данные только для февраля-марта) зимой 2020 г. была почти такой же, как и в 2018–2019 гг. Показательно, что 2020 г. почти не отличался по гидрологическим характеристикам и от других лет, которые можно считать благоприятными по условиям нагула для лососей, например 2009–2011 гг. (см. гл. 2). Следует также отметить, что начиная с 2015 г. в районе зимовки лососей наблюдался рост температуры воды и солености, а в 2019 г., кроме этого, отмечали максимальное сокращение площади субарктических вод. Однако это не повлияло на численность производителей горбуши, вернувшихся после зимовки в районы нереста.

Во-вторых, как уже отмечалось в главах 3–5, кормовую базу лососей формируют виды зоопланктона с разными экологическими характеристиками, реализующие свой биотический потенциал даже при одинаковых условиях среды по-разному. Поэтому на климато-океанологические изменения они будут реагировать в разной степени. К тому же многие массовые виды зоопланктона часть жизненного цикла (зимовка и нерест) проводят на больших глубинах и в этот период не зависят от ТПО. Например, обилие копепод и эвфаузиид в верхней эпипелагиали зависит от успешности нереста разных генераций рачков, который у эвфаузиид проходит в верхних слоях эпипелагиали, а у многих видов копепод — на глубинах более 200 м. Немаловажное значение имеют также сложившиеся гидрологические условия при развитии младших стадий в приповерхностных слоях.

Соответственно, одни и те же процессы потепления, наблюдаемые в Северной Пацифике, не могут одинаково влиять на различные компоненты планктонных сообществ и снижать общую биомассу планктонных ресурсов.

Что касается замены «северных» видов планктона на «южные малокалорийные», необходимо заметить, что в зимне-весенний период в зоне смешения вод (южная часть нагульного ареала лососей) в планктоне, действительно отмечаются южнобореальные и тропические виды, из копепод *Calanus styliremis*, *C. tenuis*, *Mesocalanus tenuicornis*, *Rhicalanus nasutus*, *Pleuromamma abdominalis*, *P. xiphias* и *P. scutullata*, *Candacia* spp., *Scaphocalanus* sp., *Heterorhabdus tanneri*, а из амфипод *Cyphocaris challengerii*, *Vibilia armata*, *Scinaspinosa* и *Phronima* sp. (Кузнецова, Ефимкин, 2010; Кузнецова и др., 2011б). Но это обычные виды для этих вод, они не являются доминирующими, и их доля в общей массе планктона невелика, хотя количество и процентная доля в общей биомассе планктона могут варьировать, например, в зависимости от их транспорта с течениями. Однако в восточной части СТО обилие южнобореальных и тропических видов может изменяться более значительно в связи с бóльшим распределением вод с высокими температурами, и, возможно, в этой части нагула у лососей могут наблюдаться изменения в составе их пищи.

Располагая данными о видовом и количественном соотношении и экологии зоопланктонных видов, составляющих основу питания лососей в местах их зимне-весеннего обитания, и с учетом имеющейся информации о климато-океанологической обстановке, представляется очень сомнительным, что зимой 2020 г. в северо-западной части Тихого океана произошло сильное изменение термического режима вод, которое повлекло за собой структурные перестройки зоопланктонных сообществ, снижение обилия массовых зоопланктонных видов и ухудшение пищевой обеспеченности лососей.

Таким образом, данные о заселенности верхней эпипелагиали открытых океанических вод nekтоном, запасах зоопланктона и объемах его выедания, динамике накормленности и энергетических показателях рыб позволяют сделать выводы, во-первых, о том, что в зимне-весенний период большой нагрузки потребителей на кормовые ресурсы данного региона не происходит. Во-вторых, несмотря

на то что зимой биомасса зоопланктона по сравнению с летним периодом снижается, за счет развития и обилия отдельных видов копепод и эвфаузиид в верхней эпипелагиали в феврале создаются вполне удовлетворительные, а в марте-апреле даже благоприятные кормовые условия для рыб и кальмаров. Это свидетельствует в пользу того, что зимне-весенний период не является малокормным и критическим, в частности, для обитания тихоокеанских лососей в океане (Naydenko, Temnykh, 2015; Найденко, Темных, 2016; Naydenko et al., 2016).

Западная часть Берингова моря (летний и осенний периоды). Берингово море по количеству планктона и нектона на единицу площади заметно отличается от соседних регионов. Как было показано в главе 5, в глубоководных котловинах обилие зоопланктона летом в верхнем слое эпипелагиали может меняться от 41 до 282 т/км², достигая в некоторые годы высоких значений (например, в 2015 г.), за счет чего среднемноголетний показатель в Командорской и западной части Алеутской котловины оценен соответственно в 74 и 101 т/км² (табл. 6.5), а в целом для всей глубоководной части — в 85 т/км². При этом биомасса нектона на единицу площади в этих районах летом составляет в среднем 1,4–1,7 т/км², что в 2,5 раза ниже, чем в тихоокеанских прикурильских районах. Сопоставимо этим оценкам среднемноголетний показатель соотношения обилия зоопланктона и нектона, рассчитанный для верхней эпипелагиали глубоководных котловин, оказался в 3,7 раза выше, чем в прикурильских районах. Летом самый низкий индекс $Z_{обц}/H$ отмечался в Командорской котловине в 2007 и 2009 гг. (соответственно 27,4 и 23,8, при низком обилии планктона) и в западной части Алеутской котловины в 2003 и 2007 гг. (25,3 и 27,6 — при повышенной биомассе нектона и пониженной биомассе зоопланктона, причем в обоих слоях эпипелагиали), а высокие — в обоих районах в 2013 г. (173,4 и 188,3 — при низком обилии нектона) и в 2015 г.¹² (120,8 и 208,6 — при высоком обилии зоопланктона в слоях 0–50 и 0–200 м) (табл. 6.5).

В наваринском районе индекс $Z_{обц}/H$ изменялся от 6,1 до 82,0, за исключением 2013 г., когда биомасса нектона, учтенная в поверхностном слое, была очень

¹² Без данных 2015 г., когда наблюдалась высокая биомасса копепод, среднемноголетняя биомасса зоопланктона оценивается в Командорской и Алеутской котловинах и наваринском районе соответственно в 67, 71 и 39 т/км², а $Z_{обц}/H$ — в 67, 63 и 44.

низкой, что свидетельствует о значительной динамичности процессов, происходящих в нектонном сообществе данного района.

Таблица 6.5

Соотношение биомассы зоопланктона и нектона (индекс $Z_{общ}/H$) в верхнем слое эпипелагиали летом 2003–2015 гг. в западной части Берингова моря

Показатель	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Средн.
Командорская котловина								
Зоопланктон, т/км ²	91,1	78,4	58,7	53,3	58,4	64,4	110,7	73,6
Нектон, т/км ²	1,2	1,6	2,1	2,2	1,1	0,4	0,9	1,4
Индекс $Z_{общ}/H$	74,4	48,2	27,4	23,8	54,3	173,4	120,8	74,6
Западная часть Алеутской котловины								
Зоопланктон, т/км ²	77,9	97,4	41,3	76,9	66,4	64,1	281,7	100,8
Нектон, т/км ²	3,1	1,5	1,5	2,6	1,5	0,3	1,4	1,7
Индекс $Z_{общ}/H$	25,3	64,1	27,6	30,0	45,1	188,3	208,6	84,2
Наваринский район								
Зоопланктон, т/км ²	17,2	43,3	48,4	26,0	49,0	47,1	95,0	46,6
Нектон, т/км ²	2,8	1,3	0,7	0,3	1,8	0,1	7,3	2,0
Индекс $Z_{общ}/H$	6,1	32,4	73,2	81,9	26,8	–	13,0	38,9*

*Среднее значение индекса без учета 2013 г.

Оценивая в целом состояние кормовых ресурсов в летний период, следует заключить, что в рассматриваемых берингоморских районах в слое эпипелагиали 0–50 м на единицу нектона приходится больше единиц зоопланктона, чем летом в тихоокеанских прикурильских водах.

Осенью индекс $Z_{общ}/H$ в глубоководной части моря варьировал от 10 (2002 г) до 106 (2017 г.), а в наваринском районе — от 4 (2003 г.) до 154 (2002 г.) (табл. 6.6). В некоторые годы, например в 2002, в глубоководных районах соотношение зоопланктона и нектона было пониженным, главным образом за счет высокого обилия рыб и кальмаров (особенно в западной части Алеутской котловины), хотя биомасса планктона во всем слое эпипелагиали была высокой. В 2006, 2012 и 2014 гг. при повышенном обилии нектона и среднем зоопланктона индекс $Z_{общ}/H$ был низким. В 2017 г. в обеих котловинах и в 2020 г. в юго-западной части Алеутской, напротив, биомасса нектона была низкой, а планктона — высокой, соответственно, индекс $Z_{общ}/H$ был высоким (табл. 6.6).

Несмотря на широкий диапазон полученных значений запасов кормовых ресурсов и обилия нектона, рассчитанный для осени средний индекс $Z_{общ}/H$ ниже летнего, что обусловлено сезонным уменьшением количества планктона, его перераспределением по вертикали и увеличением биомассы рыб и кальмаров (особенно в

наваринском районе) к концу лета и начале осени. При этом при различном обилии нектона, обилие зоопланктона могло быть как высоким, так и низким (рис. 6.11).

Таблица 6.6
Соотношение биомассы зоопланктона и нектона (индекс $Z_{общ}/H$) в верхнем слое эпипелагиали осенью 2002–2020 гг. в западной части Берингова моря

Показатель	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.*	2013 г.*	2014 г.*	2017 г.*	2018 г.*	2019 г.*	2020 г.*	Средн.
Командорская котловина																		
Зоопланктон, т/км ²	88,5	63,9	36,1	–	48,2	56,6	66,8	35,0	62,2	–	42,0	57,2	43,8	64,2	–	40,7	61,4	54,8
Нектон, т/км ²	2,7	1,8	1,0	–	1,9	1,4	2,3	1,4	0,9	–	1,3	1,0	1,7	0,6	1,0	0,8	0,8	1,4
Индекс $Z_{общ}/H$	32,9	34,6	36,0	–	25,2	40,6	29,6	24,9	68,5	–	31,5	56,9	26,0	106,4	–	51,6	74,6	45,7
Западная часть Алеутской котловины																		
Зоопланктон, т/км ²	70,3	53,4	29,0	–	54,0	34,6	37,2	43,5	47,7	–	43,2	47,6	–	50,1	–	31,7	74,4	47,4
Нектон, т/км ²	7,1	1,8	1,2	–	2,4	1,4	1,5	1,2	0,8	–	2,1	1,6	–	0,5	1,9	1,1	0,9	1,8
Индекс $Z_{общ}/H$	9,8	29,6	23,4	–	22,4	25,6	24,2	35,0	58,0	–	20,7	29,1	–	92,3	–	29,5	86,9	37,4
Наваринский район																		
Зоопланктон, т/км ²	62,0	18,2	19,0	–	38,8	39,4	54,7	29,7	–	–	32,7	30,4	–	–	–	–	–	36,1
Нектон, т/км ²	0,4	5,2	0,8	–	1,1	0,7	1,5	3,6	–	–	0,8	0,3	–	–	–	–	–	1,6
Индекс $Z_{общ}/H$	154,0	3,5	24,1	–	35,9	57,2	35,6	8,2	–	–	40,0	106,8	–	–	–	–	–	51,7

*В 2012–2020 гг. обследовалась не вся акватория Алеутской котловины, «–» — нет данных.

В берингоморских котловинах и наваринском районе самыми важными кормовыми группами зоопланктона являются крупноразмерные эвфаузииды, амфиподы, птероподы и копеподы, доля которых в летне-осенний период в этих районах составляет в среднем 65 % общего рациона рыб и кальмаров. Соотношение биомассы этих четырех групп планктона и биомассы нектона (индекс $Z_{зр}/H$) в глубоководных районах летом составило 33, а осенью — 14. Это означает, что в этих районах важных кормовых групп планктона на единицу массы потребителей приходится в среднем в 3 раза меньше, чем общих зоопланктонных ресурсов (рис. 6.12). В наваринском районе индекс $Z_{зр}/H$ также был ниже, чем $Z_{общ}/H$ в среднем в 2 раза, составив летом 29 (без учета 2013 г.) и осенью — 22.

Учитывая биомассу мелкоразмерных рыб и кальмаров, являющихся пищей более крупному нектону, отношение общего запаса кормовой базы к биомассе ее потребителей меняется лишь на десятые доли, поскольку обилие планктонных ресурсов многократно превышает обилие мелкоразмерного нектона. При оценке кормовой базы нектона следует также принимать во внимание, что мелкоразмерные рыбы и кальмары, во-первых, сами являются потребителями зоопланктона, а во-вторых, потребляются в основном крупноразмерным нектоном.

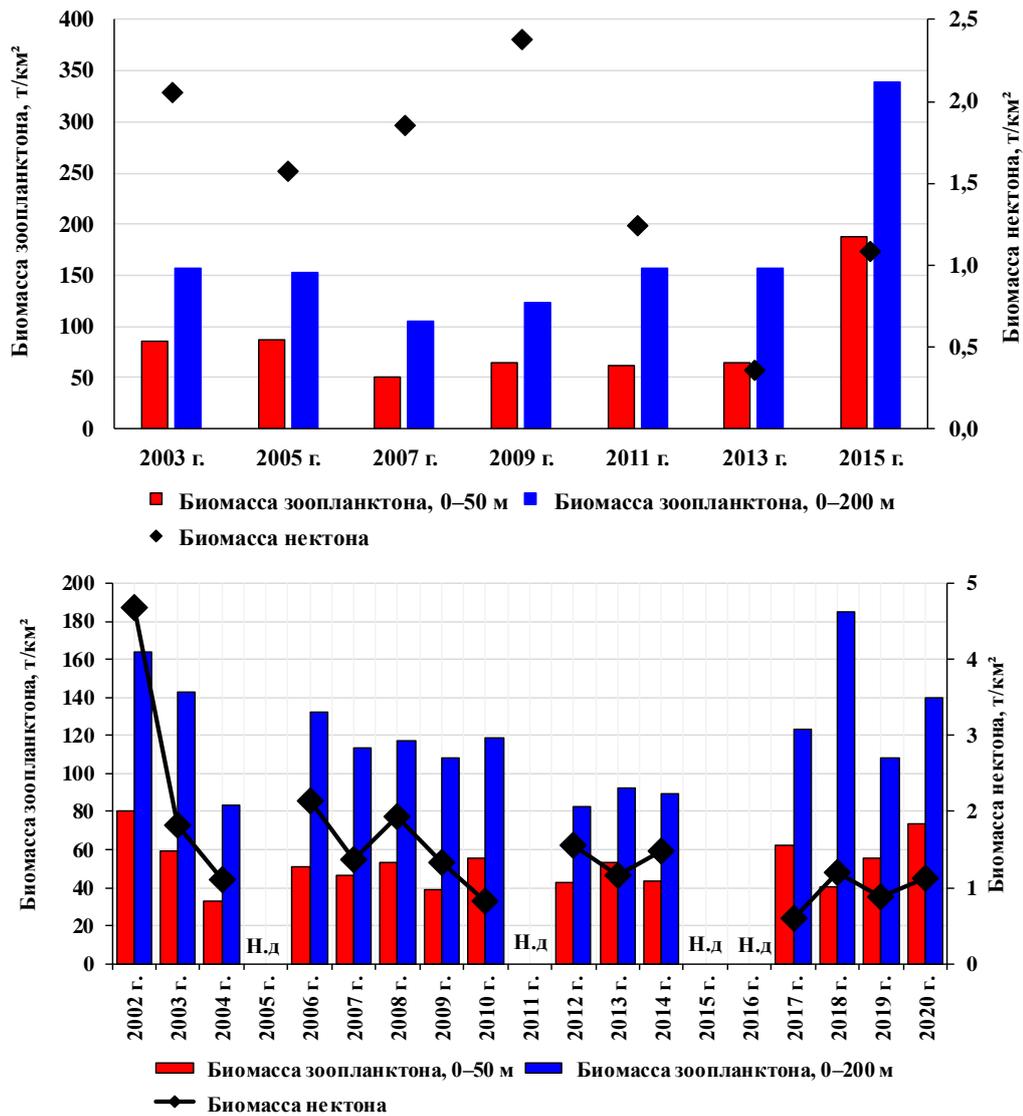


Рис. 6.11. Биомасса nekтона и зоопланктона в глубоководных котловинах западной части Берингова моря осенью 2002–2020 гг. (верхний рисунок — лето, нижний — осень)

Использование общих кормовых ресурсов. Степень использования кормовых ресурсов nekтовыми потребителями и их пищевую обеспеченность в берингово-морских районах оценивали по показателям, основанным на прямых количественных учетах и рассчитываемым как доля потребляемой пищи от её запаса, соотношение суточного потребления кормовых организмов от их запаса (суточный коэффициент использования) и сезонного потребления от сезонной продукции (сезонный коэффициент использования).

В главе 5 показано, что потребление кормовых ресурсов nekтоном различается в разных районах, существенно меняется в течение летне-осеннего сезона и варьирует в межгодовом плане. В глубоководных районах наибольшее выедание nekтоном пищи отмечается летом с III декады июля до II декады сентября — во

время нагула неполовозрелых лососей и повышенного обилия кальмаров и их молоди (см. табл. 5.24–5.25, рис. 6.13, а).

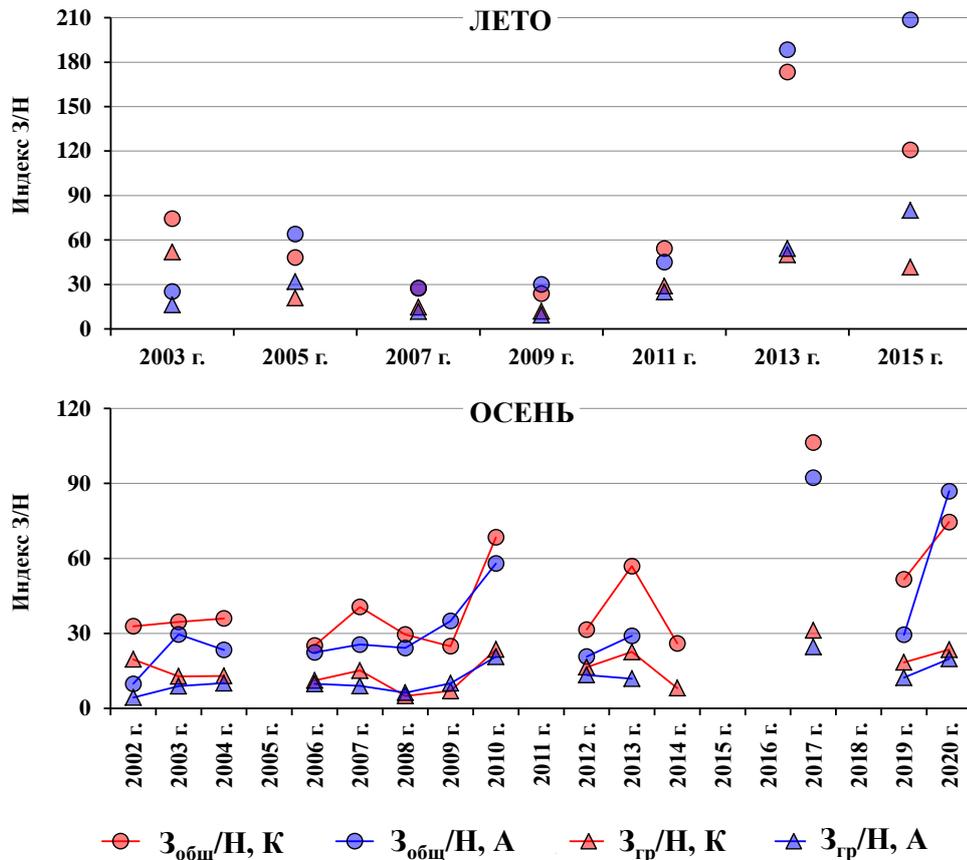


Рис. 6.12. Межгодовая динамика индексов $Z_{общ}/H$ и $Z_{гр}/H$ в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин летом и осенью (Командорская котловина — $Z_{общ}/H, K$ и $Z_{гр}/H, K$ (красные маркеры и линии), западная часть Алеутской котловины — $Z_{общ}/H, A$ и $Z_{гр}/H, A$ (синие маркеры и линии))

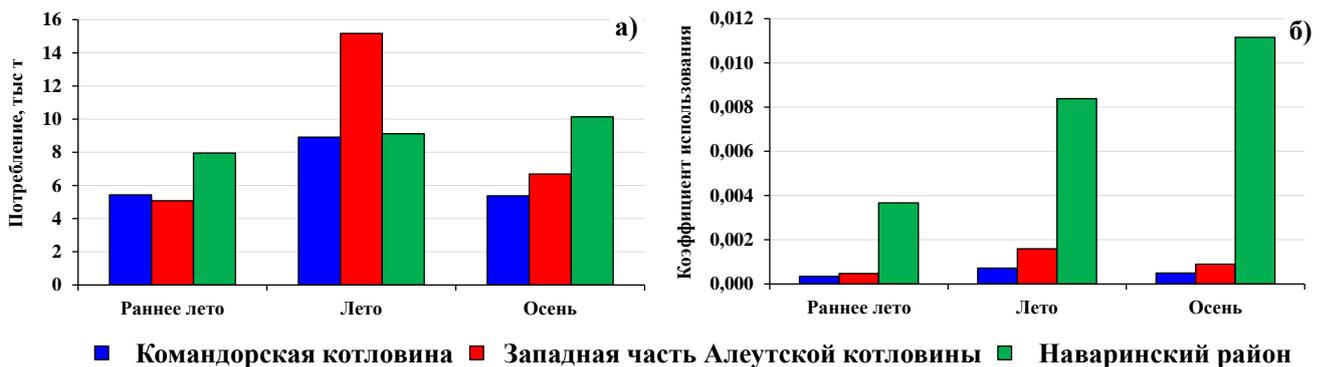


Рис. 6.13. Сезонная динамика суточного потребления (а, тыс. т) и коэффициента использования зоопланктона (б) в разных районах Берингова моря

В этот период суточный коэффициент использования общих ресурсов (включая зоопланктон и мелкоразмерный нектон) их потребителями выше, чем в раннелетний и осенний периоды и составляет в Командорской и западной части Алеутской котловин соответственно 0,0007 и 0,0016. Ранним летом и осенью дан-

ный показатель оценен в 0,0003 и 0,0005 в Командорской котловине и 0,0005 и 0,0009 в западной части Алеутской котловины (рис. 6.13, б).

В наваринском районе потребление рыбами и кальмарами пищи в верхней эпипелагиали от раннего лета к осени в разные годы может возрастать в десятки раз, но в среднемноголетнем плане оно увеличивается всего в 1,3 раза (см. гл. 5): летом оно возрастает за счет обилия нагуливающейся кеты или при высокой численности минтая, а осенью — главным образом за счет минтая и в некоторые годы сельди и мойвы. Суточный коэффициент использования ресурсов в данном мелководном районе выше, чем в глубоководных, и ранним летом и летом оценивается соответственно в 0,004 и 0,008, а осенью — 0,011. Но при высокой численности минтая k_{use} ресурсов nekтоном повышается, например летом 2015 г. до 0,013, а осенью 2003 г. до 0,021 (рис. 6.13, б).

По среднемноголетним показателям в исследуемых районах наиболее высокое фактическое потребление общих кормовых ресурсов отмечается летом в западной части Алеутской котловины и осенью в наваринском районе (рис. 6.13, а). Однако в связи с неоднородным количественным распределением ресурсов трофическая нагрузка на них и, соответственно, коэффициенты использования во все сезоны выше в наваринском районе (рис. 6.13, б).

По данным 2002–2007 гг., полученным для всей акватории российской части Берингова моря, включая глубоководные котловины, районы свала глубин и северный Анадырский залив (Найденко, 2007), было установлено, что летом кормовые ресурсы верхней эпипелагиали наиболее активно используются в западной части Алеутской котловины, коряжском свале глубин, Командорской котловине и олюторском свале глубин главным образом нагуливающимися тихоокеанскими лососями, а также в течение всего летне-осеннего периода кальмарами и мигрирующими к поверхности мезопелагическими рыбами. При этом пик потребления приходится на июль-август, снижаясь к октябрю. Ресурсы южной глубоководной части моря в июле-сентябре активно потребляются, кроме вышеуказанных групп nekтона, сеголетками терпуга и в некоторые годы НБ-СТ-Т мигрирующими рыбами (в частности сайрой). В северных районах моря в Анадырском заливе и на наваринском шельфе использование ресур-

сов максимально в августе-сентябре во время нагула минтая (главным образом молодежи и сеголеток), мелкоразмерной сельди и мойвы (Найденко, 2007).

Таким образом, в разных районах Берингова моря нагрузка на кормовые ресурсы неодинакова и меняется в течение всего летне-осеннего периода, что является отражением пространственной неоднородности и сезонной динамики обилия как планктона, так и его потребителей.

Использование зоопланктонных ресурсов. В предыдущих главах уже указывалось, что основу кормовой базы и, соответственно, питания эпипелагических рыб и кальмаров формируют планктонные ресурсы. В данном регионе доля зоопланктонной пищи в рационе потребителей в летне-осенний период в среднем в 8 раз выше, чем доля нектонной пищи. Несмотря на то что в течение лета доля зоопланктона в питании нектона уменьшается, объемы его потребления летом и осенью (по сравнению с ранним летом) возрастают, что обусловлено увеличением биомассы потребителей. Наиболее значительно потребление зоопланктона от раннего лета к осени увеличивается в наваринском районе, особенно в годы высокой численности минтая.

С учетом сезонных изменений состава рациона рыб и кальмаров суточное выедание ими зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали глубоководных районов в начале летнего сезона оценивается в 0,03 % от его запаса, а летом и осенью — соответственно 0,07 и 0,05 %. В наваринском районе доля потребляемого зоопланктона изменяется значительно — от 0,36 % ранним летом до 1,09 % осенью, достигая в некоторые годы (осень 2003 г.) 2,82 % общего запаса зоопланктона. В то же время отмечаются ситуации, например в июне — начале июля 2015 г., когда даже при высоком обилии потребителей степень потребления зоопланктона от его запаса составила всего 0,4 % за счет довольно высокой биомассы планктона.

В 2002–2007 гг. за летне-осенний сезон в верхней эпипелагиали всей западной части Берингова моря, в том числе при высокой численности рыб и кальмаров, потреблялось не более 9–11 % общего запаса зоопланктона (без учета его продукции) (Найденко, 2007).

Для 2002–2020 гг. среднемноголетнее потребление зоопланктона от его запаса оценено в 4 и 6 % летом и в 7 и 8 % осенью соответственно в Командорской и запад-

ной части Алеутской котловины. В наваринском районе степень потребления запасов зоопланктона изменялась летом от 0,4 до 6,4 % при низкой биомассе потребителей, но достигала 40,0 % при высокой. Осенью в этом районе при низкой биомассе нектона планктона выедалось в среднем 4,0 % от его запаса. В годы высокой численности мнотая нагрузка на зоопланктон была значительной и рассчитанная величина потребления превышала его запас в верхнем слое эпипелагиали. Однако этот факт свидетельствует о том, что ресурсы верхней эпипелагиали постоянно пополняются за счет вертикальных миграций планктона и его перемещения из смежных районов. Поэтому при оценке кормовых условий рыб и кальмаров следует также учитывать ресурсы, которые распределены ниже 50-метрового слоя и которые посредством своих вертикальных миграций также вовлекаются в пищевые цепи верхнего слоя эпипелагиали. В глубоководных котловинах в слое воды 50–200 м летом находится около 50 % зоопланктона, учтенного во всей эпипелагиали, а осенью 55 %. В наваринском районе в слое 50–200 м среднемноголетняя доля зоопланктона от его общих запасов в слое 0–200 м составляет 68 и 74 % соответственно летом и осенью (табл. 6.7–6.8).

С учетом продукции зоопланктона степень использования рыбами и кальмарами планктонных ресурсов имеет более низкие значения. Так, в Командорской и западной части Алеутской котловины среднемноголетняя за 2002–2020 гг. продукция зоопланктона составляет для летнего периода соответственно 193 и 237 т/км² и осеннего — 173 и 149 т/км² (табл. 6.9, 6.10), а среднемноголетняя степень выедания продукции в них оценена в 2,1 и 2,6 % за лето и в 2,5 и 2,8 % — за осень. В глубоководных котловинах в 2002–2020 гг. даже при высокой биомассе нектона сезонное выедание им запасов зоопланктона не превышало 9 т/км² летом и 14 т/км² осенью, а продукции зоопланктона — не более 4–7 % (табл. 6.9 и 6.10).

В наваринском районе нагрузка на кормовую базу изменяется многократно: сезонная продукция зоопланктона составляет в среднем 132 и 95 т/км² соответственно летом и осенью. Потребление зоопланктонных ресурсов нектоном при его биомассе до 1,5 т/км² в летне-осенний период изменяется от 0,2 до 6,9 т/км², но при биомассе рыб более 5,0 т/км² потребление ресурсов оценивается в 33 и 35 т/км² летом и осенью, а степень выедания продукции в этих случаях достигает 15 и 85 % за сезон.

Таблица 6.7

Запас (млн т) зоопланктона в разных слоях эпипелагиали летом 2003–2015 гг. в западной части Берингова моря

Район	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Ср. ± SE. Доля, %	
	0–50 м								
Командорская котловина	22,7	19,6	14,6	13,3	14,6	16,1	27,6	18,3 ± 2,0	51
3/4 Алеутской котловины	15,9	19,9	8,4	15,7	13,5	13,1	57,5	20,6 ± 6,3	50
Наваринский район	0,6	1,6	1,8	1,0	1,8	1,7	3,5	1,7 ± 0,3	32
	50–200 м								
Командорская котловина	20,6	16,9	9,9	13,1	17,7	20,5	23,1	17,4 ± 1,7	49
3/4 Алеутской котловины	12,0	12,9	14,8	14,1	25,3	21,8	45,3	20,9 ± 4,5	50
Наваринский район	3,5	2,6	1,0	4,1	5,8	2,6	5,4	3,6 ± 0,6	68

Таблица 6.8

Запас (млн т) зоопланктона в разных слоях эпипелагиали осенью 2002–2020 гг. в западной части Берингова моря

Район	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.*	2018 г.*	2019 г.*	2020 г.*	Ср. ± SE. Доля, %	
	0–50 м																
Командорская котловина	22,1	15,9	9,0	12,0	14,1	16,7	8,7	15,5	10,5	14,3	10,9	16,2	10,2	15,3	13,7 ± 1,0	47	
3/4 Алеутской котловины	14,3	10,9	5,9	11,0	7,1	7,6	8,9	9,7	8,8	9,7	–	1,6	–	3,5	9,4 ± 0,8	43	
Наваринский район	2,3	0,7	0,7	1,4	1,5	2,0	1,1	–	1,2	1,1	–	–	–	–	1,3 ± 0,2	26	
	50–200 м																
Командорская котловина	20,6	19,2	11,5	20,4	18,6	17,6	17,6	15,5	9,3	7,9	10,9	12,6	–	–	22,2	15,6 ± 1,3	53
3/4 Алеутской котловины	16,4	17,5	10,7	16,3	11,2	10,7	13,2	12,3	8,4	9,3	–	3,4	–	–	3,0	12,6 ± 1,0	57
Наваринский район	7,9	1,7	2,7	4,3	5,6	3,3	2,2	–	1,6	1,1	–	–	–	–	3,7 ± 0,7	74	

*В 2017–2020 гг. обследовалась не вся площадь западной части Алеутской котловины, соответственно, запас зоопланктона рассчитан на обследованную площадь, а среднепогодные показатели для этого района только для 2002–2013 гг.

Таблица 6.9

Сезонные показатели продукции (т/км²) и потребления (т/км²) зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали в западной части Берингова моря **летом**

Показатель	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Ср. ± SE
Командорская котловина								
Продукция зоопланктона	341,6	195,5	140,4	131,6	134,7	155,7	254,7	<i>193,5 ± 29,8</i>
Потребление зоопланктона	4,4	6,2	5,6	6,1	4,4	1,1	2,2	<i>4,3 ± 0,7</i>
Западная часть Алеутской котловины								
Продукция зоопланктона	289,4	247,5	108,8	177,2	157,7	144,1	536,3	<i>237,3 ± 35,1</i>
Потребление зоопланктона	9,0	4,4	2,7	6,1	4,7	0,9	3,3	<i>4,4 ± 0,9</i>
Наваринский район								
Продукция зоопланктона	48,4	118,1	146,0	105,0	154,9	136,8	214,2	<i>131,9 ± 19,1</i>
Потребление зоопланктона	6,9	2,8	0,5	0,7	6,9	0,2	32,5	<i>7,2 ± 4,3</i>

Примечание. Здесь и в табл. 6.10: Ср. ± SE — среднемноголетнее значение ± ошибка средней.

Таблица 6.10

Сезонные показатели продукции (т/км²) и потребления (т/км²) зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали в западной части Берингова моря **осенью**

Показатель	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2008 г.	2013 г.	2020 г.	Ср. ± SE
Командорская котловина								
Продукция зоопланктона	298,2	195,8	93,2	137,5	147,4	177,6	161,6	<i>173,0 ± 24</i>
Потребление зоопланктона	6,5	4,7	2,5	3,4	6,1	2,5	3,2	<i>4,1 ± 0,6</i>
Западная часть Алеутской котловины								
Продукция зоопланктона	219,8	172,2	75,7	157,6	88,6	144,7	186,2	<i>149,3 ± 19,6</i>
Потребление зоопланктона	14,2	4,6	2,4	3,4	1,9	2,4	2,8	<i>4,5 ± 1,6</i>
Наваринский район								
Продукция зоопланктона	151,8	39,5	50,7	105,3	153,7	70,4	–	<i>95,2 ± 20,3</i>
Потребление зоопланктона	1,7	34,0	1,3	0,2	3,3	0,5	–	<i>6,8 ± 5,4</i>

Главным потребителем кормовой базы наваринского района является минтай, однако этот вид при его высокой численности обычно использует ресурсы всего слоя эпипелагиали (Шунтов и др., 1993а; Чучукало, 2006), соответственно, степень выедания минтаем зоопланктона, продуцируемого в эпипелагиали, можно оценить в 20 %.

Обеспеченность рыб и кальмаров излюбленной пищей. Важным аспектом при анализе пищевой обеспеченности nekтона является оценка наличия и потребления предпочитаемых (или главных в рационе) кормовых объектов, степень использования которых зависит от собственного обилия и доступности, и от состава и количественного соотношения их потребителей.

На значительном трофологическом материале было показано (см. подраздел 5.3), что в питании nekтона верхнего слоя эпипелагиали берингоморских глубоководных котловин наибольшее значение имеют эвфаузииды (доля которых в течение летне-осеннего периода в общем суточном рационе всех видов рыб и кальмаров меняется от 18 до 41 %), а также гиперииды (с долей от 8 до 30 %), птеро-

поды (от 7 до 25 %) и желетелые (от 3 до 11 %). Копеподы и сагитты потребляются в небольшом количестве, составляя соответственно от 3,0 до 6,0 % и от 0,2 до 5,0 % рациона. Доля нектонной пищи в разные месяцы варьирует от 15 до 41 %.

Именно на эвфаузиид, амфипод и птеропод, которые в планктоне не являются доминирующими, но активно потребляются рыбами и кальмарами, приходится максимальная нагрузка. В глубоководных котловинах запасы звфаузиид в наибольшей степени расходуются в ранне-летний и летний периоды, а осенью нагрузка на эту группу снижается, особенно в Командорской котловине (табл. 6.11). При этом биомасса эвфаузиид в слое 0–50 м ранним летом в Командорской котловине чуть выше (14,1 мг/м³), чем в Алеутской (10,9), а летом и в начале осени (со второй половины июля до начала октября) в среднем в 1,5 раза ниже. Биомасса потребителей в Алеутской котловине во все сезоны выше, чем в Командорской, — ранним летом и осенью соответственно в 1,3 и 1,6 раза, а летом в 2,1 раза, главным образом за счет миграций половозрелых и нагула неполовозрелых лососей. Соответственно, наиболее высокая нагрузка на кормовую базу (в частности на эвфаузиид и амфипод) отмечается в Алеутской котловине летом (табл. 6.11).

Таблица 6.10

Динамика суточных коэффициентов использования разных групп зоопланктона в глубоководных котловинах Берингова моря в течение летне-осеннего периода

Группа планктона	Командорская котловина			Западная часть Алеутской котловины		
	Раннее лето	Лето	Осень	Раннее лето	Лето	Осень
Эвфаузииды	0,011	0,011	0,006	0,014	0,025	0,012
Амфиподы	0,005	0,015	0,013	0,008	0,021	0,012
Птероподы	0,011	0,019	0,005	0,023	0,020	0,028
Копеподы	0,0001	0,0001	0,00003	0,0001	0,0002	0,0001
Сагитты	0,00001	0,00005	0,00012	0,00002	0,00001	0,00001

Однако за счет неравномерного пространственного распределения и сезонных изменений в обилии эвфаузиид, а также летнего перераспределения между районами их потребителей (лососей и других видов нектона) среднемноголетний k_{use} продукции эвфаузиид (за лето), напротив, оказался выше в Командорской котловине, составляя 0,47, а в западной части Алеутской котловины оценен в 0,23. Осенью (начиная с октября) происходит постепенное уменьшение обилия этих рачков в верхней эпипелагиали (см. рис. 5.21). Но и нагрузка на эту группу планктона в этот период по сравнению с летом тоже снижается, что обусловлено сезон-

ными изменениями состава и обилия потребителей. Коэффициент использования продукции эвфаузиид осенью составляет 0,15 и 0,19 соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловины.

Летом, начиная с июля, в верхней эпипелагиали отмечается рост биомассы амфипод, достигающий максимальных значений в сентябре — начале октября. В этот период они активно потребляются рыбами и кальмарами. Суточные коэффициенты использования их запасов летом в глубоководных районах по сравнению с ранним летом возрастают почти в 3 раза, а осенью снижаются (табл. 6.11). Принимая во внимание сезонную динамику обилия амфипод, а также численность и время нагула главных их потребителей, выедание этой кормовой группы составило в Командорской котловине 93 и 467 тыс. т соответственно за три летних и осенних месяца, и 98 и 169 тыс. т в западной части Алеутской котловины. Среднегодовой k_{use} продукции оценен летом в 0,10 и 0,08, а осенью в 0,11 и 0,08. При увеличении обилия амфипод и снижении эвфаузиид происходит осеннее перераспределение нагрузки между этими группами планктона, но это в большей степени характерно для Командорской котловины (см. рис. 5.71).

Использование птеропод в качестве кормовых объектов также имеет сезонную динамику. Более высокая степень нагрузки на этих моллюсков в глубоководных районах приходится на лето, но осенью в Командорской котловине она снижается, а в Алеутской котловине — повышается (табл. 6.11). Так же как и в случае с амфиподами, сезонная динамика в объемах потребления птеропод обусловлена обилием и разными сроками подхода основных их потребителей — половозрелых и неполовозрелых лососей, а также временем появления молоди кальмаров в эпипелагиали.

Межгодовые изменения в использовании кормовой базы складываются из условий конкретных лет, которые по показателям обилия пищи и ее потребителей также существенно различаются. В глубоководных котловинах возникают ситуации, когда эпипелагическими рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали за сезон потребляется от 50 % и более продукции важных в кормовом отношении зоопланктонных групп. Например, в Командорской котловине k_{use} продукции эв-

фаузиид летом 2003, 2005 и 2007 гг. составил — 0,54–0,76 и в 2009 г. даже достиг 1,0, а в другие годы был на уровне 0,04–0,25. В западной части Алеутской котловины использование продукции эвфаузиид было наибольшим в 2003 и 2007 гг. — соответственно 0,31 и 0,50. Осенью повышенные показатели использования (в пределах 0,31–0,32) для обеих котловин получены в 2002–2003 гг.

Степень использования продукции амфипод выше среднемноголетней отмечалась в 2011 г., составляя 0,28 и 0,38 соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловин. В осенний период данный показатель на уровне 0,27 получен для Командорской котловины в 2008 г. Птероподы также выедаются в значительном количестве, но коэффициент использования их запасов с учетом продукции за сезон в некоторых ситуациях достигал 100 %, что отражает высокую степень нагрузки на данную группу планктона.

Однако, как уже отмечалось выше, запасы зоопланктона верхнего слоя эпипелагиали постоянно пополняются за счет миграций организмов из нижних слоев пелагиали или их транспорта из смежных районов. Именно за счет регулярного и порционного пополнения ресурсов верхней эпипелагиали не происходит их полного выедания эпипелагическим нектоном. Кроме того, известно (Чучукало, 2016), что многие виды рыб и кальмаров не ограничиваются во время нагула только верхней эпипелагиалью, а также довольно активны в перемещениях между районами.

Для копепод и сагитт, которые имеют высокую биомассу и долю в планктоне, но в питании большинства массовых видов нектона являются второстепенной пищей, получены очень низкие суточные коэффициенты использования (табл. 6.11). Летом в верхней эпипелагиали глубоководных районов продукция наиболее массовых видов копепод (*E. bungii*, *N. cristatus*, *N. plumchrus*, *Ps. newmani*, *O. similis*, *M. okhotensis*, *M. pacifica*) в разные годы оценивается в пределах от 29,7 до 125,6 млн т. Выедание данных видов копепод за сезон не превышает 0,032–0,653 млн т. Осенью продукция копепод изменяется от 9,0 до 87,6 млн т, а потребление копепод — от 0,193 и до 0,286 млн т. При таком соотношении даже сезонный коэффициент использования продукции этих ракообразных не превышает 0,002. Коэффициент использования продукции сагитт еще ниже (0,001). Эти две группы

планктона могут образовывать значительный потенциальный запас кормовых ресурсов и потребляться в пищу nekтоном, обеспечивая тем самым снижение нагрузки на другие группы планктона.

Питание nekтона при разной пищевой обеспеченности. Для суждения об обеспеченности пищей рыб и кальмаров используются также косвенные показатели, в частности интенсивность питания, состав рациона и количественное соотношение главной и второстепенной пищи.

В рассматриваемых беринговоморских районах в некоторые годы отмечалось снижение интенсивности питания лососей и изменения в составе их рациона. У горбуши, кеты и нерки (как половозрелых, так и неполовозрелых нагульных рыб) одновременное понижение накормленности наблюдалось летом 2003, 2007 и 2009 гг. (см. рис. 5.47). В 2003 г. в глубоководных котловинах при высоком обилии лососей, но при биомассе всего nekтона ниже, а зоопланктонной пищи выше среднемноголетних значений лосося всех размерных групп питались слабо. Так, в Командорской котловине средний ИНЖ горбуши летом 2003 г. составил всего 11 и 51 ‰ у рыб размером соответственно 30–40 и 40–50 см. В 2007 и 2009 гг. снижение накормленности лососей происходило на фоне повышенного обилия потребителей и пониженных показателей пищевой обеспеченности. В 2007 г. в Командорской котловине из всех лососей только горбуша имела наибольший ИНЖ (рис. 5.47). Следует отметить, что летом в этом районе лосося обычно питаются более интенсивно, чем в западной части Алеутской котловины, в которой биомасса мигрирующих и нагуливающих лососей по среднемноголетним данным выше почти в 2 раза. Повышенная интенсивность питания этой группы рыб отмечалась летом 2005, 2011 и 2015 гг. при разном уровне обилия планктонных ресурсов, в том числе когда численность лососей была высокой, а биомасса зоопланктона пониженной, например в 2011 г.

В осенний период питание лососей было пониженным в Командорской котловине в 2006, 2008 и 2014 гг. (см. рис. 5.48), когда биомасса рыб и кальмаров была высокой, а количество планктонной пищи на единицу потребителей было низким (25–30), в связи с чем нагрузка на кормовую базу повышалась. В 2010 г. при

высокой плотности (816 тыс. экз./км²) молоди лососей в этом районе и биомассе зоопланктона 62 т/км² (т.е. чуть выше среднемноголетнего, см. табл. 6.6) также отмечали низкую интенсивность питания этих рыб. Лососи имели низкую накормленность и в 2017 г. — при низком обилии потребителей (в том числе лососей) и высоком индексе Z_{cp}/H (см. рис. 6.12), при этом у горбуши ИНЖ были самыми низкими за период с 2002 по 2020 г. (см. рис. 5.48). В то же время в 2007, 2009, 2013, 2018 и 2020 гг. при разном соотношении зоопланктона и нектона интенсивность питания лососей была повышенной.

Изменения состава рациона лососей связаны с увеличением в их питании доли второстепенной (зоопланктонной) или нектонной пищи. При этом увеличение мелкоразмерного нектона в рационе лососей чаще всего было обусловлено его доступностью и высоким обилием в верхней эпипелагиали. Например, летом 2003 г., когда биомасса северного одноперого терпуга в глубоководных котловинах составила 120 тыс. т, его молодь присутствовала в питании не только планктоноядных горбуши, кеты и нерки (составляя от 15 до 90 % рациона), но и у нектоноядной чавычи (варьируя в питании от 40 до 67 %). Кроме молоди рыб, летом в эпипелагиали глубоководных котловин появляется большое количество молоди кальмаров, и их доля в питании нектона в это время возрастает. Например, в 2013 г. в Командорской и в 2005, 2007 и 2015 гг. в западной части Алеутской котловины при повышенном обилии молоди кальмаров в верхней эпипелагиали их доля в рационе горбуши изменялась от 18 до 28 %.

В то же время в некоторых случаях увеличение доли нектонной пищи в рационе лососей совпадало с низким обилием зоопланктона в слое питания этих рыб. Так, в 2013 г. в Командорской котловине доля нектона в рационе горбуши (размером 40–50 см) достигла 57 % (см. рис. 5.34). В этом районе биомасса зоопланктонной пищи на единицу массы потребителей была в 1,7 раза выше среднемноголетнего значения. Но биомасса эвфаузиид, амфипод и птеропод в светлое время суток (когда происходит основное питание лососей) была в 11 раз ниже, чем в темное, т.е. доступность этих кормовых организмов была пониженной, что и отразилось на питании рыб.

Таким образом, увеличение доли нектонной пищи в рационе лососей является отражением изменений в составе их кормовой базы и не обязательно связано со снижением пищевой обеспеченности этих рыб. Значительное обилие и доступность молоди нектона можно считать благоприятным фактором для нагула лососей, особенно при пониженном количестве зоопланктонной пищи (Найденко и др., 2022).

Сопряженность изменения характера питания и повышения в рационе доли нектонной или второстепенной зоопланктонной пищи наблюдалась у лососей лишь в отдельные годы. Например, в западной части Алеутской котловины в 2006 г. в питании молоди горбуши в заметном количестве присутствовали эвфаузииды, копеподы и молодь декапод. В этот год у молоди горбуши и кеты отмечали нехарактерную для лососей суточную ритмику питания, что может быть следствием изменения кормовой обеспеченности и переходом на питание копеподами и эвфаузиидами в поздневечернее время (Заволокин, 2014).

В 2008, 2010, 2018 и 2020 гг. заметную долю в питании молоди горбуши имели сагитты, а в 2007, 2009, 2017 и 2019 гг. значительную часть рациона составляли рыбы и молодь кальмаров (см. рис. 5.32). Но, несмотря на снижение в рационе предпочитаемых зоопланктонных объектов, в большинстве случаев интенсивность питания оставалась на высоком либо среднем уровнях, например у молоди горбуши в 2007 и 2009 гг. (см. рис. 5.48). Следует отметить, что осенью сеголетки горбуши в глубоководных котловинах питаются главным образом предпочитаемыми объектами — гипериидами, но интенсивность питания при этом может быть разной.

В отдельные годы снижение интенсивности питания лососей происходило при их высокой численности. Однако коэффициент корреляции между этими параметрами, в частности у молоди горбуши в Командорской котловине, составил $-0,32$ (критерий значимости $p < 0,05$), т.е. зависимость была достоверной и слабоотрицательной (Найденко, Сомов, 2022).

По мнению ряда исследователей (Карпенко, 1998; Коваль, 2009; Карпенко и др., 2013; Бугаев и др., 2020), при одновременном нагуле молоди лососей (осо-

бенно высокоурожайных поколений горбуши) и других рыб обостряются конкурентные отношения за пищу и пищевая обеспеченность nekтона ухудшается. Это в итоге сказывается на продукционных показателях, а также выживаемости и численности отдельных поколений лососей. Такие выводы базируются в основном на косвенных показателях. Однако система косвенных показателей (численность, темп роста, изменчивость длины и массы тела) дает представление об условиях нагула на протяжении всего жизненного цикла лососей, включая пресноводный, прибрежный, ранний морской, морской и океанический этапы. Поэтому достоверной связи между кормовыми условиями только в осенний период в глубоководных котловинах и численностью возвратов производителей горбуши на следующий год не обнаруживается.

Самую высокую учтенную по траловым уловам численность молодежи горбуши в пределах Командорской и западной части Алеутской котловин отмечали в 2008, 2010, 2018 и 2020 гг. (0,96–1,26 млрд экз.) и несколько меньшую в 2006 и 2014 гг. (0,64 и 0,62 млрд экз.) (см. табл. 5.2) (Найденко и др., 2020, 2021). Эти высокочисленные поколения горбуши нагуливались осенью в глубоководной части моря при разных кормовых условиях и, как уже отмечалось выше, имели разную накормленность, в том числе и низкую. Однако высокие возвраты (99–310 млн экз., рис. 6.14) производителей горбуши (от поколений указанных лет ската) свидетельствуют о том, что пониженные показатели пищевой обеспеченности во время осеннего нагула молодежи в беринговоморских котловинах не повлияли на численность данных поколений.

В то же время, несмотря на хорошую выживаемость в осенний и зимне-весенний периоды и высокую численность возвратившихся рыб, масса производителей восточнокамчатской горбуши в 2009, 2011 и 2019 гг. была ниже среднеголетнего показателя (рис. 6.14).

Снижение размеров горбуши в высокоурожайных поколениях связывают с нехваткой основного корма и переходом на низкокалорийную пищу в местах скопления и совместного нагула рыб (Андриевская, 1975, 1998; Коваль, 2009; Карпенко и др., 2013). Следует отметить, что изменение продукционных показателей

горбуши урожайных поколений отмечалось и ранее, в период невысокой численности лососей, когда потребление кормовых организмов всей массой нагуливающих рыб было заметно ниже, чем в последние два десятилетия, а соотношение пищи и ее потребителей выше и кормовые условия, соответственно, лучше.

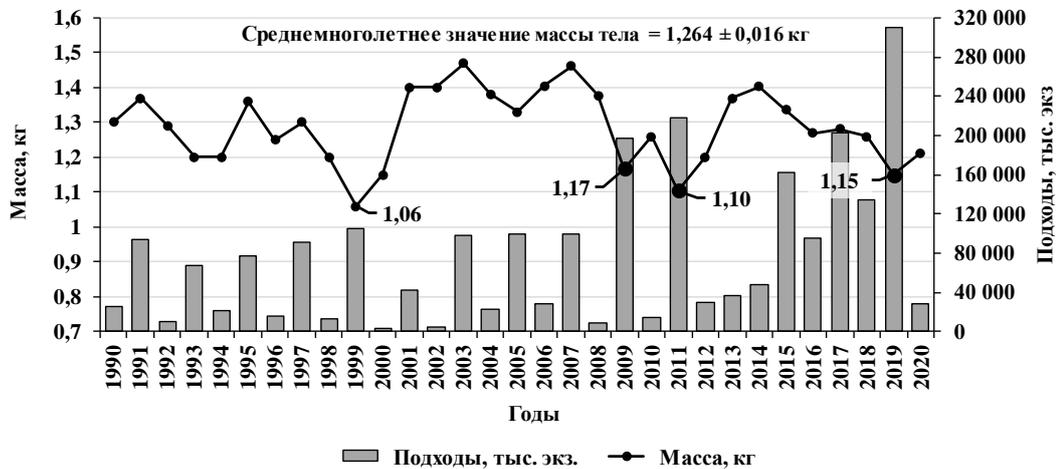


Рис. 6.14. Межгодовая изменчивость подходов и массы тела производителей горбуши

В 2008, 2010 и 2018 гг. условия нагула и интенсивность питания многочисленной молодежи горбуши в беринговоморских котловинах различались, а в 2008 г. в западной части Алеутской и в 2018 г. в обеих котловинах накормленность молодежи была даже высокой. Условия обитания горбуши в зимний период в эти годы также сложились вполне благоприятными (Найденко и др., 2020, 2021). Но масса тела вернувшихся на следующий год производителей оказалась ниже среднемноголетнего значения. Вероятно, в годы нагула высокочисленных поколений горбуши не кормовые условия осеннего и зимне-весеннего периодов являются определяющими при формировании ее продукционных показателей, тем более что скатившаяся молодежь на начальных этапах морского нагула уже имеет размеры меньше среднемноголетних.

Среди консументов верхних трофических уровней эпипелагической зоны беринговоморских районов лосося являются важными, но не единственными потребителями ресурсов. Летом их среднемноголетняя доля в общем потреблении nekтоном пищи составляет 44 и 69 %, а осенью — 39 и 45 % соответственно в Командорской и западной части Алеутской котловины. Доля скатившейся молодежи лососей в использовании кормовой базы еще ниже. Например, осенью 2008 г., ко-

гда в глубоководных котловинах нагуливалась молодь суперурожайного поколения горбуши и других лососей, их доля в общем потреблении пищи составила 19 %, а в другие годы была ниже.

В глубоководных районах заметную долю в нектонном сообществе имеют кальмары, в некоторые годы молодь северного терпуга, минтая, седьди, трехиглой колюшки, а также мезопелагические и другие рыбы. Как было показано в главе 5, пищевая активность вышеуказанных видов и групп нектона даже при значительной их численности оставалась на уровне среднемноголетних значений, а в составе рациона замены главных кормовых объектов второстепенными не наблюдалось.

Таким образом, степень использования общих запасов зоопланктона и особенно разных его групп неодинакова в Командорской и западной части Алеутской котловины и наваринском районе, меняется в течение летне-осеннего сезона и может довольно значительно различаться в межгодовом плане. Кроме эвфаузиид, гипериид или птеропод, которые более всего потребляются рыбами и кальмарами, две другие многочисленные группы зоопланктона — копеподы и сагитты — также используются в пищу и являются значительным «резервным фондом» пищевых ресурсов для эпипелагического нектона. Следует также учитывать, что многочисленная молодь кальмаров и рыб, потребляя зоопланктон, сама является пищей для крупных консументов. Невысокое в целом суточное и сезонное выедание зоопланктона от его биомассы (или продукции) свидетельствует в пользу того, что в эпипелагиали беринговоморских районов сосредоточены значительные запасы планктонных ресурсов. В то же время в некоторые годы при низком обилии важных кормовых групп планктона или/и высоком обилии их потребителей наблюдалось повышение нагрузки на кормовую базу рассматриваемых районов. Однако снижение показателей пищевой обеспеченности не во всех случаях отражалось на характере питания нектона, а корреляция между биомассой кормовых ресурсов и накормленностью рыб и кальмаров была слабой. Достоверной связи между обилием пищи в летне-осенний период и численностью возвратов горбуши не обнаружено.

Сравнение показателей пищевой обеспеченности в рассматриваемых районах.

Как уже отмечалось в главах 3–5, функционирование эпипелагических сообществ определяется объемом органического вещества, которое создается планктоном на низших трофических уровнях и является пищей для представителей верхних трофических уровней. По показателю продуцирования пищи на единицу площади во всем слое эпипелагиали на первом месте находятся глубоководные берингоморские районы (3650 т/км^2) и тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки (3441 т/км^2) летом, на втором — зона САФ с прилегающими водами (2343 т/км^2) в зимне-весенний период и берингоморские районы (2281 т/км^2) осенью (рис. 6.15).

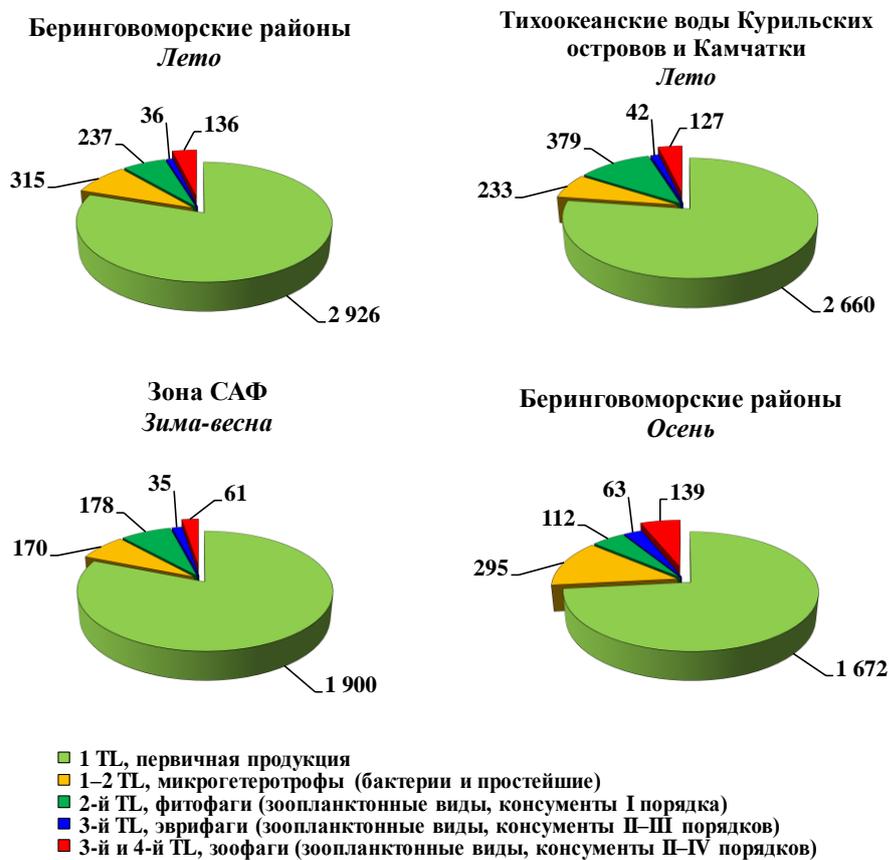


Рис. 6.15. Продукция (т/км²) органического вещества на 1–3 трофических уровнях в эпипелагиали (0–200 м) различных районов северо-западной части Тихого океана

Наиболее высокие показатели продукции 2-го TL, основными элементами которого являются растительноядные копеподы, получены летом в тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов (в слоях 0–50 и 0–200 м — 211 и 379 т/км²) (рис. 6.16). Высокое обилие копепод (в среднем для всей акватории в слоях 0–50 и 0–200 м — 959 и 463 мг/м³) (рис. 6.17) является характерной чертой данного региона (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Волков, 2016а, б).

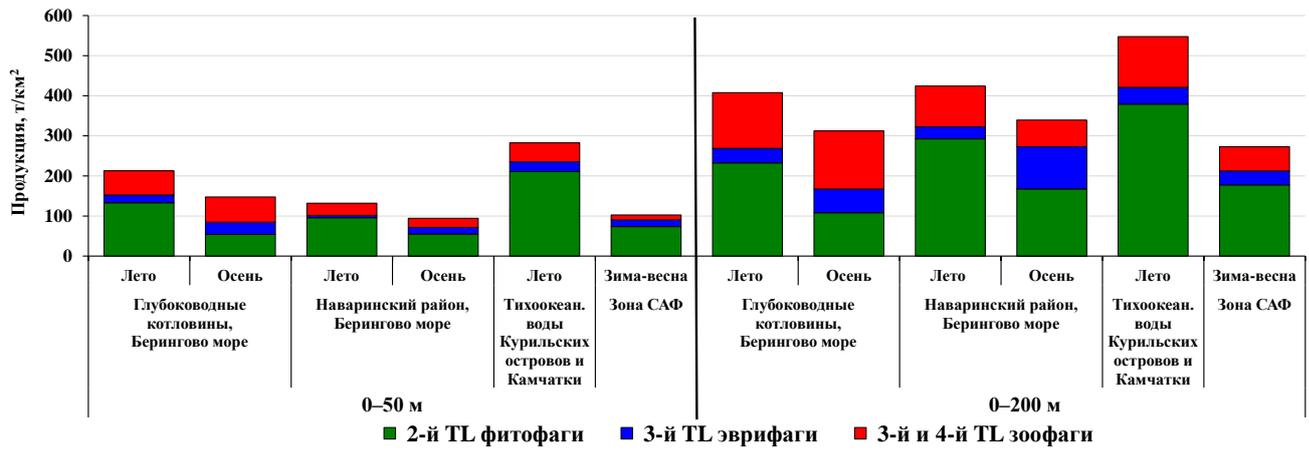


Рис. 6.16. Продукция (т/км^2) разных трофических группировок зоопланктона в эпипелагиали (0–200 м) различных районов северо-западной части Тихого океана

В берингоморских глубоководных районах летом и в водах САФ в зимне-весенний период пищи на 2-м ТЛ образуется в 1,6–2,9 меньше, чем в тихоокеанских районах. Среднемноголетнее значение биомассы крупноразмерных копепоид составляет в этих районах соответственно 707 и 351 мг/м^3 в слое 0–50 м и 342 и 203 мг/м^3 — в слое 0–200 м (рис. 6.17).

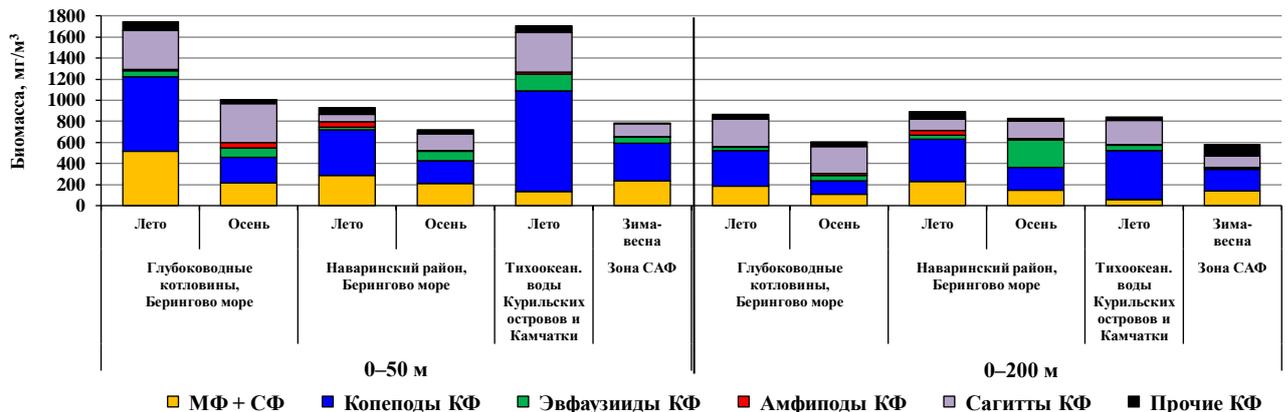


Рис. 6.17. Биомасса (мг/м^3) зоопланктона в эпипелагиали (0–50 и 0–200 м) в различных районах северо-западной части Тихого океана

За счет осеннего перераспределения по вертикали, выедания и элиминации копепоид продукция 2-го трофического уровня в берингоморских глубоководных районах осенью оценивается всего в 54 т/км^2 в слое 0–50 м и 108 т/км^2 в слое 0–200 м, а в наваринском районе — соответственно в 55 и 168 т/км^2 (см. рис. 6.15).

Продукции эврифагов (среди которых доминируют эвфаузииды и копепоиды-эврифаги) во всем слое эпипелагиали более всего образуется в наваринском и глубоководных берингоморских районах осенью, и несколько меньше в зоне

САФ в зимне-весенний период и в тихоокеанских районах Курильских островов и Камчатки летом (рис. 6.15). В наваринском районе большое значение также имеет транспорт течениями и накопление эвфаузиид. Что касается хищного планктона, его продукция в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в берингоморских районах в среднем в 1,3 и 1,1 раза выше, чем в этих же слоях в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки.

Если сравнить районы по продукции в верхнем слое эпипелагиали отдельных видов зоопланктона, которые формируют основу планктонных сообществ и являются важными компонентами питания nekтона, то в этом отношении тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки летом (с продукцией 209 т/км²) превосходят другие районы главным образом за счет обилия копепод *N. cristatus* и *N. plumchrus* (табл. 6.12). Берингоморские котловины с продукцией массовых видов, оцененной летом в 164 т/км², находятся на втором месте. Глубоководная часть Берингова моря осенью и наваринский район летом имеют одинаковый уровень продукции данных видов зоопланктона, хотя и различаются по их количественному соотношению. В наваринском районе осенью продукция этих видов составляет всего 61 т/км² (табл. 6.12). В целом в глубоководных котловинах и наваринском районе (в пределах ИЭЗ РФ) доля всей гетеротрофной (включая микрогетеротрофов, а также фито-, эври- и зоофагов) части составляет 20 и 27 % продукции планктона. По данным А.К. Горбатенко с соавторами (2022) на долю гетеротрофной части биоценоза в эпипелагиали Берингова моря приходится около 27 % продукции планктона.

Для тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки характерно и более высокое обилие потребителей планктонных ресурсов, благодаря значительной численности мезопелагических рыб (мигрирующих к поверхности в темное время суток), а также НБ-СТ-Т мигрирующих рыб (сардины, двух видов скумбрий, сайры, японского анчоуса и кальмаров, мигрирующих сюда в теплое время года) (рис. 6.18). Как уже подчеркивалось выше, в верхней эпипелагиали данного региона плотность nekтона (консументов верхних трофических уровней) в начале лета (июнь-июль) оценена в 2,6 т/км² в 2004–2013 гг. и в 5,8 т/км² в годы роста

численности субтропических видов (а в августе 2015–2018 гг. в 9,7 т/км²). В наваринском беринговоморском районе при высокой биомассе минтая обилие потребителей на единицу площади, например осенью 2003 г. и летом 2015 г., также может быть значительным. Но в целом в беринговоморских районах, несмотря на рост численности лососей и появление урожайных поколений минтая, общее обилие рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали не достигло уровня 1980–1990-х гг., составляя в последние два десятилетия летом 1,5–2,0 т/км², а осенью 1,6 т/км², что почти в 2,6–3,3 раза ниже современного уровня обилия nekтона в тихоокеанских районах (табл. 6.13). Наименее заселенным районом является зона САФ (ее центральная и западная части с субарктическими на севере и трансформированными субтропическими водами на юге) в зимне-весенний период, где средний для 2009–2011 гг. показатель обилия составил 0,6 т/км².

Таблица 6.12

Сезонная продукция (т/км²) наиболее массовых видов зоопланктона в слое эпипелагиали 0–50 м в разных районах

Вид	Тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки	Глубоководные котловины, Берингово море		Наваринский район, Берингово море	
	Лето	Лето	Осень	Лето	Осень
<i>Neocalanus cristatus</i>	88,77	35,81	12,33	19,39	7,57
<i>N. plumchrus</i>	77,78	47,56	30,87	36,35	10,89
<i>Eucalanus bungii</i>	10,66	42,32	5,70	18,00	9,61
<i>Metridia pacifica</i>	5,73	10,23	16,91	3,13	7,99
<i>Oithona similis</i>	4,25	13,22	3,97	6,86	2,47
<i>Pseudocalanus newmani</i>	2,18	2,29	2,71	8,02	4,18
<i>Euphausia pacifica</i>	7,22	0,09	0,70	0,05	0,12
<i>Thysanoessa longipes</i>	6,25	7,15	9,70	1,47	2,66
<i>Th. raschii</i>	+	0,23	0,74	2,12	10,27
<i>Th. inermis</i>	0,85	+	+	+	+
<i>Th. inspinata</i>	0,65	0,14	0,14	0,00	0,00
<i>Limacina helicina</i>	0,36	0,27	0,42	0,73	2,02
<i>Clione limacina</i>	0,22	0,19	0,19	0,10	0,46
<i>Themisto pacifica</i>	3,72	4,89	18,65	1,81	2,84
<i>T. libellula</i>	–	0,09	0,05	9,35*	0,06
ВСЕГО	208,64	164,48	103,08	107,38	61,14

*Высокий среднемноголетний показатель этой гипериды получен за счет высокого обилия в 2009 и 2013 гг.

В соответствии с ранжированием районов по плотности nekтона, наиболее значительные изменения в структуре сообществ верхней эпипелагиали отмечали в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в связи с увеличением численности НБ-СТ-Т мигрирующих рыб (начиная с 2014 г.). За счет этих видов произошло усложнение трофических сетей тихоокеанских районов, что выразилось в

повышении общего числа связей и появлении новых (в том числе за счет каннибализма), а также в изменении величины потоков вещества по трофическим цепям.

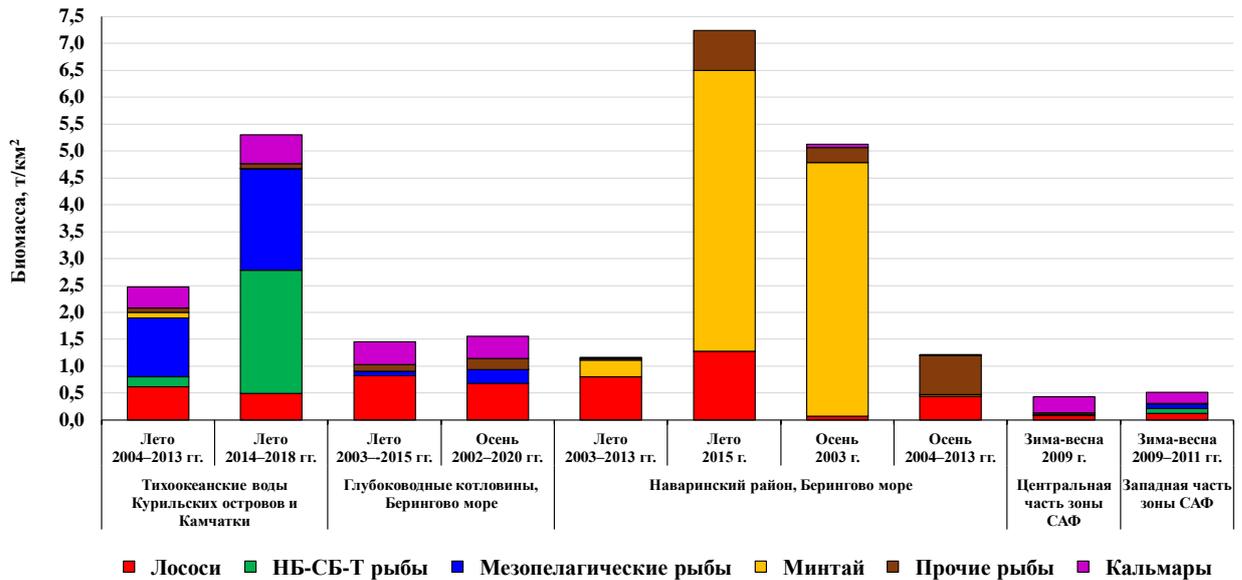


Рис. 6.18. Биомасса (т/км²) нектона в различных районах северо-западной части Тихого океана

Таблица 6.13
Среднемноголетние показатели обилия нектона, зоопланктона и его суточного потребления в верхнем слое эпипелагиали в разных районах северо-западной части Тихого океана

Показатель	Тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки		Западная часть зоны САФ	Глубоководные котловины, Берингово море		Наваринский район, Берингово море	
	Лето	Лето	Зима-весна	Лето	Осень	Лето	Осень
	2004–2013 гг.	2014–2018 гг.	2009–2011 гг.	2003–2015 гг.	2002–2020 гг.	2003–2015 гг.	2002–2013 гг.
Биомасса нектона, т/км ²	2,6	5,8	0,6	1,5	1,6	2,0	1,6
Биомасса зоопланктона, т/км ²	89,7	84,4	46,0	85,8	51,7	46,6	36,1
Потребление зоопланктона, т/км ²	0,06	0,19	0,02	0,05	0,06	0,09	0,15
Потребление зоопланктона от его запаса, %	0,08	0,26	0,02	0,06	0,11	0,20	0,32
Индекс $Z_{общ}/H$	45	21	72	79	34	37	52

Индекс $Z_{общ}/H$ в этом регионе снизился в среднем в 2 раза (с 45 до 21), а потребление зоопланктонных ресурсов возросло в 3 раза (рис. 6.19). При этом перенос вещества через путь амфиподы→нектон увеличился в 5,6 раза, а через копепод, эвфаузиид и рыб — соответственно в 4,1, 2,6 и 2,5 раза. При низкой численности субтропических мигрантов потребление эвфаузиид превышало выедание копепод в 1,3

раза, а при высокой, наоборот, копепод выедалось в 1,2 раза больше, чем эвфаузиид, т.е. величина потоков вещества по трофическим цепям возросла в несколько раз, а соотношение изменилось незначительно. В целом для данного региона характерно более высокое, чем в других районах, потребление зоопланктона нектоном.

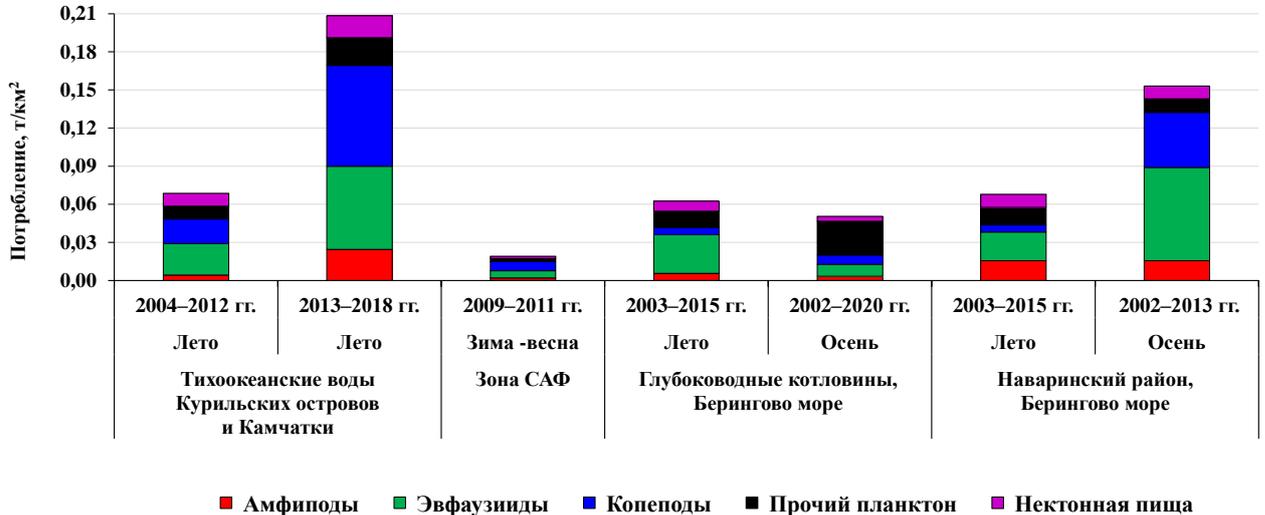


Рис. 6.19. Суточное потребление (t/km^2) пищи нектоном в различных районах северо-западной части Тихого океана

В берингоморских районах структура эпипелагических сообществ в 2002–2020 гг. изменялась не столь существенно, как в тихоокеанских. Наблюдаемые изменения касались снижения роли минтая и увеличения значения лососей в трофических цепях. Но в большей мере это было заметно при сравнении с периодом 1980–1990-х гг., когда доля минтая осенью в общем объеме потребляемых нектоном в эпипелагиали зоопланктонных ресурсов оценивалась в среднем в 84–88 %, а лососей — в 5–8 % (Темных и др., 2004; Найденко, 2007; Шунтов, 2016а). В последние два десятилетия в глубоководных котловинах вклад минтая в использование кормовых ресурсов верхнего слоя эпипелагиали по многолетним данным не превышал 1 % летом и осенью. Даже в 2002–2003 гг. при относительно высокой численности минтая в эпипелагиали глубоководных котловин его биомасса и роль в трофических отношениях были низкими. На фоне этих изменений в глубоководных районах постоянным и существенным компонентом эпипелагических сообществ в последние годы остаются лососи и кальмары. Что касается мезопелагических рыб, то их значение в трофической сети верхней эпипелагиали берингоморских районов ниже, чем в тихоокеанских.

В отличие от тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки в глубоководных берингоморских котловинах летом основной поток вещества от зоопланктона к nekтону проходил через путь эвфаузииды → кальмары и лососи и в 5 раз меньше через копеподы → кальмары и лососи. Осенью соотношение потребляемых эвфаузиид и копепод выравнивалось (рис. 6.19). При современном уровне обилия рыб и кальмаров в глубоководной части моря летний индекс $Z_{общ}/H$ был самым высоким (79) среди рассматриваемых районов, а осенью снижался (до 34) (табл. 6.13) за счет сезонного уменьшения биомассы планктона, его естественной элиминации, а также выедания nekтоном.

В наваринском районе в использовании кормовой базы уменьшается вклад кальмаров и мезопелагических рыб, но трофические сети усложняются за счет надшельфовых видов, у которых биомасса значительно варьирует. Поэтому состояние nekтонного сообщества и использование кормовой базы в данном районе весьма нестабильны. При этом индекс $Z_{общ}/H$ летом ниже, чем осенью (37 и 52) (табл. 6.13). Для данного района как летом, так и осенью характерно повышенное по сравнению с глубоководными котловинами потребление гипериид, а также увеличение от лета к осени объемов выедания эвфаузиид и копепод — соответственно в 3 и 8 раз (рис. 6.19). Заметный вклад в формирование кормовой базы nekтона наваринского района вносят мелкие виды и молодь рыб. При высокой численности мигрируя транспорт вещества на верхние трофические уровни осуществляется также через его молодь (за счет каннибализма). Потребление nekтонной пищи в наваринском районе летом по многолетним данным оценивается в 0,2 т/км², а осенью возрастает до 2,4 т/км².

В океанических районах (зона САФ с прилегающими субарктическими на севере и тропико-субтропическими водами на юге), в которых основными потребителями ресурсов верхней эпипелагиали являются лососи, кальмары и мезопелагические рыбы (совершающие суточные вертикальные миграции), а в трансформированных субтропических водах виды южного комплекса, плотность nekтона на столь обширной акватории по данным 2009–2011 гг. была почти в 9 раз ниже, чем летом в тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов (см. рис.

6.18). Здесь следует напомнить, что районы летних и зимних исследований частично перекрываются, поскольку океанические открытые воды на восток от Курильских островов являются одним из секторов западной части САФ. Это позволяет провести сравнение летнего и зимне-весеннего обилия планктона практически в одном географическом районе. Зимне-весенние биомассы зоопланктона в океанических районах САФ в 2009–2011 гг. были ниже летней в глубоководных тихоокеанских районах. Зимне-весенние показатели были также ниже летних в беринговоморских районах и почти на одном уровне с осенними (см. табл. 6.13). Но индекс $Z_{обц}/H$ в зимне-весеннее время в океанических районах за счет низкого обилия нектона составил в среднем 72, т.е. был в 3,4 раза выше, чем в тихоокеанских районах летом при высоком обилии южных мигрантов. Почти в 10 раз ниже зимой было и использование рыбами и кальмарами ресурсов верхней эпипелагиали. Это определило число связей по типу «пищевой ресурс → потребитель», составляющих в количественном выражении $\leq 0,01 \geq 0,001$ т/км². В зимне-весенний период в океане таких связей было почти в 5 раз меньше, чем летом в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки. Поступление органического вещества между трофическими уровнями от планктона к нектону осуществлялось главным образом через эвфаузиид и копепод.

Опубликованные материалы о питании и величине суточных рационов различных видов зоопланктона (Меншуткин и др., 1974; Косихина, 1982; Слабинский, 1982; Terazaki, 1998; Дулепова, 2002; Максименков, 2003; Горбатенко, 2018; и др.) и полученные данные о потреблении за сезон зоопланктона рыбами и кальмарами позволили оценить количество зоопланктонной продукции, используемой за сезон консументами различных порядков. Часть продукции, создаваемой за сезон в эпипелагиали, сосредоточена в ее верхнем слое. Из продукции верхнего слоя наибольшее количество используется самим зоопланктоном и гораздо меньшее — нектоном. В беринговоморских глубоководных котловинах и наваринском районе зоопланктонными и нектонными организмами (консументами верхних трофических уровней) за осень потребляется в среднем 68 и 65 % зоопланктонной продукции, а за лето — соответственно 58 и 48 %. В исследованиях А.К Горба-

тенко с соавторами (2022), проведенных для эпипелагиали всей акватории Берингова моря, также указывается, что уровень пресса со стороны планктонных и нектонных хищников может быть выше современного. В зоне САФ в зимне-весенний период и в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом использование продукции оценивается соответственно в 46 и 41 %.

Полученные оценки показали, что сосредоточенное в верхнем слое эпипелагиали обилие зоопланктонных ресурсов используется консументами верхних трофических уровней (хищный зоопланктон, рыбы и кальмары, TL 3–5) неполностью, что свидетельствует о высоком потенциале кормовой базы для рыб и кальмаров.

Заключение к главе 6

Таким образом, на основе данных об экологии, видовом составе и количественном соотношении зоопланктонных видов и их общих запасах, о питании и объемах потребления пищи рыбами и кальмарами, а также о степени использования ими кормовой базы сделаны следующие выводы.

В тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки, где биомасса рыб изменяется от 1 до 12 т/км² (в среднем 4 т/км²), а обилие зоопланктона варьирует от 50 до 141 т/км² (в среднем 87 т/км²), показатели пищевой обеспеченности рыб и кальмаров в некоторые годы снижаются. Так, годы 2004, 2015, 2018 и в меньшей степени 2007 и 2013 характеризуются как годы с пониженной пищевой обеспеченностью, а 2008, 2010, 2012 и 2016 — с высокой или выше среднемноголетнего уровня. В отдельных случаях на фоне изменения обеспеченности пищей происходило снижение интенсивности питания лососей. Однако следует отметить, что рассматриваемый район для данной группы рыб является транзитным, через который проходят миграции половозрелых лососей к местам нереста и неполовозрелых в районы основного летнего нагула. Соответственно, изменение в этот период обилия кормовой базы вряд ли сказывается на их численности и размерно-весовых показателях. Активно мигрирующие НБ-СБ-Т-рыбы, биомасса которых в последние годы находится на высоком уровне, распределяются летом по акватории данного района довольно широко, что позволяет им наиболее полно использовать кормовую базу и обеспечивать успешность своего нагула.

В зимне-весенний период в пределах зоны САФ заселенность верхнего слоя эпипелагиали рыбами и кальмарами имеет низкие показатели (в среднем $0,6 \text{ т/км}^2$), а запасы зоопланктона на единицу нектона здесь вполне высокие (индекс $Z_{общ}/N$ равен 72). На некоторых участках данной акватории наблюдаются значительные концентрации зоопланктона, а растянутость и несовпадение сроков развития и обилия в верхнем слое эпипелагиали разных видов копепод и эвфаузиид создает в феврале удовлетворительные, а в марте-апреле благоприятные кормовые условия для рыб и кальмаров. Об этом свидетельствуют, в частности у лососей, высокая накормленность и доминирование в рационе нектона предпочитаемых кормовых групп. Факт, что лососи разных популяций и стад, нагуливаясь в одних и тех местах в океане при одинаковой обеспеченности пищей, имеют разную выживаемость и возвраты производителей, указывает на то, что пищевой фактор вряд ли лимитирует выживание и численность тихоокеанских лососей. Вероятно, только в начале зимы он может оказывать влияние на их производственные показатели.

В глубоководной части Берингова моря при биомассе нектона летом и осенью более $1,4$ и $2,0 \text{ т/км}^2$ и биомассе зоопланктона менее 70 и 50 т/км^2 обилие пищи на единицу массы потребителей уменьшается, использование зоопланктонных ресурсов, в частности эвфаузиид, гипериид и птеропод, увеличивается, соответственно, снижаются показатели обеспеченности нектона пищей. В глубоководных котловинах такие ситуации наблюдались летом в 2003, 2007 и 2009 гг. и осенью в 2002, 2004, 2006, 2008 и 2014 гг. В наваринском районе при высоком обилии рыб (более $5-7 \text{ т/км}^2$), например летом 2003, 2011 и 2015 гг. и осенью 2003 г., потребление зоопланктонной продукции возрастает многократно. Однако уменьшение обилия кормовой базы (в глубоководных котловинах в среднем в 2–3 раза, а в наваринском районе до 8–10 раз) не во всех случаях отражалось на питании рыб и кальмаров, степени их накормленности и составе рациона. В частности, у лососей лишь в отдельные годы при пониженных показателях пищевой обеспеченности, а также при высокой их биомассе снижалась интенсивность питания и в составе рациона повышалась доля нектонной и/или второстепенной пищи (например, са-

гитт). Но коэффициенты корреляции между накормленностью лососей, обилием пищи и их численностью показали слабую зависимость между этими параметрами. Достоверной связи между условиями нагула осенью в глубоководных котловинах и численностью возвратов производителей на следующий год, в частности горбуши, также не установлено. Хорошие возвраты производителей горбуши от высокоурожайных поколений, нагуливающих осенью при разной обеспеченности пищей, свидетельствуют о том, что кормовые условия осеннего нагула не являются фактором, определяющим численность рыб, вернувшихся на нерест.

Несмотря на межрегиональные различия в уровне продуцирования органического вещества нехищным и хищным планктоном и объемах его потребления консументами различных порядков (в том числе рыбами и кальмарами), в верхнем слое эпипелагиали используется только его часть, составляющая по среднимноголетним оценкам от 35 до 65 % в разных районах. Полученные величины являются вполне убедительным доказательством того, что величина продуцирования планктонных ресурсов в эпипелагиали находится на уровне, полностью покрывающем пищевые потребности самого планктона, а также рыб и кальмаров, обитающих и питающихся в данном биотопе. В целом современный уровень пищевой обеспеченности рыб и кальмаров является стабильным и достаточным, чтобы обеспечивать нормальное функционирование нектонных сообществ верхней эпипелагиали рассматриваемых районов. Полученные выводы могут служить обоснованием развития и расширения пастбищной аквакультуры промысловых видов рыб, в том числе лососей.

Выводы

1. В рассматриваемых районах летом до 50 % биомассы зоопланктона, учтенной в слое 0–200 м, сосредоточено в верхнем 50-метровом слое воды, осенью она снижается до 45 и 26 % соответственно в беринговоморских котловинах и наваринском районе и зимой – до 35 % в зоне САФ. По количеству зоопланктона в верхней эпипелагиали выделяются тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки летом (с запасом и продукцией 92 и 298 млн т), на втором месте находятся западная часть зоны САФ в зимне-весенний период (44 и 139 млн т) и беринговоморские районы летом (41 и 101 млн т), на третьем — беринговоморские районы осенью (24 и 71 млн т). На единицу площади больше всего зоопланктона продуцируется в тихоокеанских (282 т/км^2) и беринговоморских районах (207 т/км^2) летом. Зимой-весной в зоне САФ и осенью в беринговоморских районах продукция снижается соответственно до 146 и 143 т/км^2 .

2. Межгодовые изменения обилия зоопланктона в разных районах составляют в среднем 2–3-кратные колебания в слое 0–50 м и 4–5-кратные – в слое 0–200 м. В беринговоморских районах отмечена тенденция повышения общей биомассы планктона в теплые по гидрологическим условиям годы. В сезонной динамике максимальная биомасса копепод и сагитт в 50-метровом слое наблюдается в июне, снижаясь к октябрю-ноябрю, а биомасса гипериид и эвфаузиид, наоборот, увеличивается в августе-сентябре. В зимне-весенний период биомасса этих групп повышается с февраля по апрель. За счет несовпадения и растянутости сроков нереста, развития и повышенных концентраций массовых видов зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали в течение весны и лета для рыб и кальмаров создаются благоприятные кормовые условия, а осенью и зимой не происходит снижения запасов зоопланктона до критически низких значений.

3. В размерной структуре зоопланктона во всех районах доминировала крупная фракция, достигавшая 70–91 % общей биомассы планктона. Трофическая структура планктона определялась сезонными сукцессионными процессами. Летом и зимой-весной в верхнем слое эпипелагиали преобладали фитофаги, состав-

лявшие 59–67 % биомассы планктона. Для осени характерно снижение доли фитофагов и увеличение доли зоо- и эврифагов. В межгодовой динамике лишь в некоторых случаях летом доля зоофагов превысила долю фитофагов за счет увеличения биомассы сагитт и гипериид в холодные по гидрологическим условиям годы. Устойчивых и значительных изменений в составе и количестве зоопланктона и соотношении его функциональных группировок, указывающих на масштабные экосистемные перестройки в планктонных сообществах рассматриваемых районов, в период с 2002 по 2020 г. не выявлено.

4. Биомасса мелкоразмерного нектона в разных районах изменялась от 0,1 до 1,9 млн т, но в составе общей кормовой базы его среднемноголетняя доля не превышала 1 %. Полученные оценки биомассы и продукции зоопланктона, обилия мелкоразмерного нектона и анализ их многолетней динамики свидетельствуют о стабильно высоком уровне запасов кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали рассматриваемых районов.

5. Пищевая сеть сообществ верхней эпипелагиали районов исследований образована большим числом планктонных и нектонных видов и многочисленными связями (по типу «потребитель – кормовой объект») между ними. Общее число пищевых связей массовых видов нектона в пищевой сети составляет от 200 до 300, что определяет её связность на уровне 0,3–0,4. Отмечены избирательность и высокая пластичность питания нектона, которые позволяют ему использовать широкий спектр кормовых ресурсов, имеющихся в местах его обитания или нагула. В годы значительного изменения обилия консументов разных трофических уровней (TL) благодаря многообразию пищевых связей и связности пищевой сети наблюдалось перераспределение потоков вещества между ее элементами и не случалось необратимых структурных перестроек в сообществах.

6. Районы исследований характеризуются неравномерным распределением нектона. Наиболее высокая его плотность в верхней эпипелагиали отмечена в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки (среднемноголетняя — 3,8 т/км², максимальная — 7,9–11,8 т/км²). В беринговоморских районах биомасса нектона ниже: летом и осенью среднемноголетнее обилие находится в пределах 1,5–

2,1 т/км², а максимальное — в пределах 4,7–7,3 т/км². Наименее заселенной (0,6 т/км²) является зона САФ в зимне-весенний период. В рассматриваемых районах выявлена размерно-возрастная пространственная и временная разобщенность массовых видов рыб и кальмаров. Динамичность обилия и распределения nekтона обуславливала высокую изменчивость нагрузки на кормовую базу рассматриваемых районов.

7. Наиболее высокий пресс на кормовую базу верхней эпипелагиали наблюдался в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в годы высокой численности сардины и скумбрии при выедании 1,06 т/км² кормовых ресурсов в сутки в отдельных районах. Среднемноголетнее потребление пищи в данном регионе оценено в 0,14 т/км²/сут. В беринговоморских районах кормовых ресурсов потреблялось меньше: в среднем 0,08 и 0,09 т/км²/сут летом и осенью. При высокой численности минтая в этих районах осенью 2003 г. и летом 2015 г. объемы потребления достигали соответственно 0,53 и 0,49 т/км²/сут. Самое низкое потребление nekтоном пищи (0,02 т/км²/сут) отмечалось в водах САФ в зимне-весенний период.

8. В годы значительной биомассы потребителей (более 1,5–2,0 т/км²) и низкой биомассы зоопланктона (менее 40–50 т/км²) индекс $Z_{общ}/N$ (количество единиц зоопланктона на единицу nekтона) снижался, а коэффициент использования ресурсов повышался. В некоторых случаях изменение показателей пищевой обеспеченности (ПО) совпадало со снижением интенсивности питания лососей, но корреляция между показателями ПО и накормленностью рыб, а также численностью молоди горбуши и её накормленностью была слабой. Достоверной связи между обилием пищи в летне-осенний период и численностью вернувшихся на нерест рыб не обнаружено. Хорошие возвраты производителей горбуши от высокоурожайных поколений, нагуливавшихся летом-осенью в морях и зимой-весной в океане при разном уровне ПО, указывают на то, что условия нагула в это время не являются основным фактором, определяющим численность лососей, вернувшихся на нерест. При различном уровне ПО изменения других косвенных показателей, характеризующих питание nekтона, не выходили за пределы многолетней динамики.

9. В верхнем слое эпипелагиали зоопланктонными и нектонными консументами используется в разных районах от 35 до 65 % продукции зоопланктона, из которых нектоном выедается только от 1 до 15 %. Порядок величин свидетельствует о том, что общие объемы зоопланктонных ресурсов многократно превышают потребности нектона. Полученные данные о запасах кормовых ресурсов и степени их использования, а также различные косвенные показатели позволяют оценить современный уровень пищевой обеспеченности рыб и кальмаров как относительно стабильный и достаточный для обеспечения нормального функционирования нектонных сообществ верхней эпипелагиали рассматриваемых районов. Приведенные в настоящем исследовании данные могут рассматриваться в пользу выводов о перспективности развития пастбищной аквакультуры в Дальневосточном регионе.

Заключение

Рациональное использование, сохранение и охрана водных биологических ресурсов — это задачи, которые ставят перед собой современные ихтиология и гидробиология. Одним из важнейших направлений гидробиологии является трофологическое, которое включает обширный перечень изучаемых вопросов — от особенностей питания гидробионтов до оценки кормности водоемов. Мониторинг и научный анализ данных о трофических связях гидробионтов, запасах кормовых ресурсов и степени их использования дают возможность понимать и предсказывать процессы, происходящие в популяциях и сообществах при изменениях в их составе и обилии, в том числе под влиянием климато-океанологических факторов. С этой точки зрения трофологию можно рассматривать как одно из прикладных направлений гидробиологии, которое разрабатывает теоретические положения и решает вопросы, связанные с промыслом, культивированием и восстановлением запасов морских гидробионтов. В связи с этим данное направление в рыбохозяйственной науке является важным звеном комплексных экосистемных исследований. В ТИНРО широкомасштабные трофологические исследования были начаты в 1980-е гг. в рамках мониторинга состояния биологических ресурсов дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана, продолжены в начале 1990-х гг. и активно проводятся в настоящее время. Предлагаемая работа является продолжением исследований по изучению трофических отношений nekтона в верхней эпипелагиали с выходом на оценку пищевой обеспеченности промысловых видов рыб и кальмаров и их влияния на кормовую базу в местах обитания и нагула.

Результаты комплексных экспедиций ТИНРО, проведенных в 2002–2020 гг., с учетом ретроспективных, в том числе опубликованных, данных позволили оценить современное состояние и многолетнюю динамику запасов кормовой базы верхней эпипелагиали обширной акватории — от тихоокеанских вод южных Курильских островов до северного наваринского района Берингова моря. Установлено, что по уровню запасов зоопланктонных ресурсов выделяются тихоокеанские

воды Курильских островов и Камчатки летом (92 и 177 млн т в слоях эпипелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м), на втором месте находятся западная часть зоны САФ в зимне-весенний период (44 и 127 млн т) и берингоморские районы летом (41 и 83 млн т), на третьем — берингоморские районы осенью (24 и 57 млн т). Из этих оценок следует, что в рассматриваемых районах летом до 50 % биомассы зоопланктона, учтенной в слое 0–200 м, сосредоточено в верхнем 50-метровом слое воды. Осенью в связи с сукцессионными процессами (а также выеданием хищниками и элиминацией) обилие зоопланктонных ресурсов в данном биотопе в берингоморских котловинах и наваринском районе снижается до 45 и 26 %, а зимой в зоне САФ — до 35 %. Продукция (P) зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали оценивается в тихоокеанских районах летом в 298 млн т, в западной части зоны САФ в 139 млн т и в берингоморских районах в 101 и 71 млн т соответственно летом и осенью. Но на единицу площади более всего зоопланктона продуцируется летом в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки (P 282 т/км²) и берингоморских районах (P 207 т/км²). Осенью в берингоморских районах и зимой-весной в зоне САФ продукция ниже и оценивается соответственно в 143 и 146 т/км².

За исследуемый период межгодовые изменения количества зоопланктона в разных районах достигали в среднем 2–3-кратных колебаний в слое 0–50 м и 4–5-кратных — в слое 0–200 м. В берингоморских районах отмечена тенденция повышения общей биомассы планктона в теплые по гидрологическим условиям годы. В размерной структуре зоопланктона повсеместно доминировала крупная (более 3,2 мм) фракция, достигающая 91 % общей биомассы летом в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки и 70 и 76 % соответственно летом и осенью в берингоморских районах. В зоне САФ в зимне-весенний период количество крупного планктона изменялось от 66 до 72 % за счет нереста и присутствия младших размерных групп многих видов планктона в верхних слоях эпипелагиали.

В составе зоопланктона наиболее массовыми группами во всех районах являются копеподы и сагитты. Анализ подекадных данных обилия планктона пока-

зал, что максимальная биомасса копепод и сагитт в верхней эпипелагиали отмечалась в июне и уменьшалась к октябрю-ноябрю. Биомасса двух других важных кормовых групп — гипериид и эвфаузиид, — наоборот, повышалась в августе-сентябре. В зоне САФ их обилие увеличивалось с февраля по апрель, при этом наблюдалась асинхронность максимального обилия массовых видов эвфаузиид (*Th. longipes* и *E. pacifica*) в эпипелагиали. Различия в сроках и продолжительности нереста, развития и высоких концентраций массовых видов зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали обеспечивают благоприятные кормовые условия в течение весны и лета, а осенью и зимой благодаря этому не происходит снижения запасов зоопланктона до критически низких значений. Это является важным фактором пищевой обеспеченности nekтона.

В настоящем исследовании было проведено обобщение большого количества опубликованных материалов по питанию планктона, которое позволило выделить основные трофические группировки зоопланктона и, с учетом данных о его биомассе, описать и проанализировать динамику его трофической структуры. В летний и зимне-весенний периоды в планктонных сообществах рассматриваемых районов доминировала функциональная группировка «преимущественно фитофаги», представленная главным образом растительноядными копеподами. Доля фитофагов в эти сезоны в верхнем слое эпипелагиали составляла 59–67 % общей биомассы планктона, что отражало сезонные сукцессионные процессы, происходящие в планктонных сообществах. Для осеннего периода характерно снижение доли фитофагов и увеличение доли зоопланктонных видов, являющихся «преимущественно зоо- и эврифагами». В межгодовой динамике в отдельные годы, в частности летом 2011 г. в тихоокеанских водах и летом 2009 и 2013 гг. в беринговоморских районах, доля хищного планктона превысила долю нехищного. Однако это не было результатом структурных перестроек, которые, например, наблюдали в пелагических сообществах рассматриваемых районов в начале 1990-х гг., а связано с межгодовой динамикой биомассы и увеличением обилия сагитт и гипериид в холодный (и переходный) тип лет. В целом значительных и устойчивых изменений в многолетней динамике состава и количества зоопланктона и соотношении

его функциональных группировок, указывающих на масштабные экосистемные перестройки в планктонных сообществах рассматриваемых районов, в период с 2002 по 2020 г. выявлено не было.

Часть пищевых ресурсов рыб и кальмаров составляет мелкоразмерный нектон, биомасса которого в верхней эпипелагиали в разных районах оценивается от 0,1 до 1,9 млн т, но в составе общей кормовой базы его среднемноголетняя доля не превышает 1 %. Полученные оценки обилия и продукции зоопланктона, биомассы мелкоразмерного нектона и анализ их многолетней динамики позволяют сделать вывод о стабильно высоком уровне запасов кормовых ресурсов в рассматриваемых районах.

По количеству потребителей кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали районы исследований ранжированы в следующем порядке. Наиболее высокой плотностью (до 7,9–11,8 т/км²) нектона характеризуются тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки в годы высокой численности сардины и скумбрии. Среднемноголетнее обилие рыб и кальмаров в этом районе составляет 3,8 т/км². В берингоморских районах среднемноголетняя биомасса нектона находится летом и осенью в пределах 1,5–2,1 т/км², а максимальная биомасса изменяется от 4,7 до 7,3 т/км². Наименее заселенной (0,6 т/км²) является зона САФ в зимне-весенний период. Массовые виды нектона — японская и пятнистая скумбрии, сардина, минтай, горбуша, кета, нерка, сельдь, трехиглая колюшка, северный терпуг, северный и тихоокеанский кальмары и некоторые мезопелагические рыбы — являются главными потребителями кормовых ресурсов изучаемого биотопа. Отмечена размерно-возрастная пространственная и временная разобщенность этих видов, за счет которой происходит распределение нагрузки на кормовую базу в местах их совместного обитания или нагула.

На основе анализа большого массива трофологического материала в работе показано, что в рассматриваемых районах всем видам нектона свойственны как избирательность, так и широкая пластичность питания. Избирательность и размерная селективность питания определяют существенное расхождение пищевых спектров массовых видов нектона, что имеет большое значение при использовании кормовой базы в местах их совместного обитания. Это, в частности, хорошо

иллюстрируют данные о различиях в питании молоди горбуши, молоди северного одноперого терпуга и трехиглой колюшки в период их совместного осеннего нагула в беринговоморских районах, а также расхождение состава рациона средне- и крупноразмерных кеты, нерки и горбуши. В то же время большое число пищевых связей нектона свидетельствует о его высокой пищевой пластичности. Данная особенность питания позволяет рыбам и кальмарам в условиях сезонной и межгодовой динамики обилия пищевых ресурсов использовать широкий набор кормовых организмов. Например, во всех районах при увеличении в верхней эпипелагиали обилия молоди рыб и кальмаров, а также сагитт, молоди декапод и прочих второстепенных пищевых объектов их доля в рационе нектона повышалась. В беринговоморских районах у большинства массовых видов нектона от раннего лета к осени в рационе снижалась доля копепод и увеличивалась доля гипериид в связи с сезонным изменением обилия этих видов.

На основе данных по составу рационов планктона и нектона были определены трофические уровни (TL) консументов и их количественные связи (по типу «потребитель — кормовой объект»). В исследовании показано, что в нектонных сообществах за счет большого числа видов, избирательности и пластичности их питания, а также большого числа кормовых объектов между консументами различных трофических уровней образуется множество разнообразных пищевых связей и формируются разветвленные пищевые сети. В рассматриваемых районах общее число пищевых связей массовых видов нектона составляет в среднем от 200 до 300, что определяет связность пищевых сетей на уровне 0,3–0,4. В районах исследований в годы значительного изменения обилия консументов разных TL многообразие пищевых связей и связность пищевой сети обеспечивали перераспределение потоков вещества между ее элементами, поэтому обрыва пищевых цепей, ведущих к серьезным и необратимым перестройкам в сообществах, не происходило, т.е. устойчивость сообществ к различным видам воздействий на них повышалась.

Степень нагрузки на кормовые ресурсы районов исследований определялась составом и обилием потребителей. Согласно выполненным расчетам, наиболее

высокий пресс на кормовую базу верхней эпипелагиали наблюдался в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в годы высокой численности сардины и скумбрии при выедании в отдельных районах до $1,06 \text{ т/км}^2/\text{сут}$ кормовых ресурсов. Среднемноголетнее потребление пищи в данном регионе оценено в $0,14 \text{ т/км}^2/\text{сут}$. Степень использования зоопланктонных запасов в 2004–2013 и 2014–2018 гг. составила соответственно 0,08 и 0,26 % в сутки. В берингоморских районах пищевых ресурсов потреблялось меньше: летом и осенью в среднем $0,08$ и $0,09 \text{ т/км}^2/\text{сут}$. Но при высокой численности минтая в этих районах осенью 2003 г. и летом 2015 г. объемы потребления достигали соответственно $0,53$ и $0,49 \text{ т/км}^2/\text{сут}$. В берингоморских районах в разные периоды суточное использование nekтоном зоопланктона варьировало от 0,06 до 0,32 % его запасов. Самые низкие показатели потребления nekтоном пищи ($0,02 \text{ т/км}^2/\text{сут}$) и степени использования зоопланктонных ресурсов (0,02 %/сут) отмечались в водах САФ в зимне-весенний период.

Наиболее высокий индекс $Z_{\text{общ}}/H$, показывающий, сколько единиц зоопланктонных ресурсов приходится на единицу их потребителей, отмечался в зимне-весенний период в западной части зоны САФ (72) и летом 2013–2015 гг. в глубоководных котловинах (79), а низкий — летом в 2014–2018 гг. в тихоокеанских районах (21), осенью в берингоморских котловинах (34) и летом в наваринском районе (37).

В годы значительного увеличения биомассы потребителей (более $1,5\text{--}2,0 \text{ т/км}^2$) и/или снижения биомассы зоопланктона (менее $40\text{--}50 \text{ т/км}^2$) индекс $Z_{\text{общ}}/H$ снижался, а коэффициент использования зоопланктона повышался. В некоторых случаях изменение показателей пищевой обеспеченности (ПО) совпадало со снижением интенсивности питания одновременно у горбуши, кеты и нерки. Однако зависимость между показателями ПО и накормленностью рыб оказалась слабой. В тихоокеанских районах рассчитанный коэффициент корреляции (r) между обилием пищи и накормленностью горбуши и кеты составил $0,10$ и $0,06$. В берингоморских котловинах корреляционная зависимость между плотностью лососей и их накормленностью была слабоотрицательной (у разных видов r составлял от $-0,1$ до

–0,4). Кардинальных изменений (замены главной пищи на второстепенную) в составе рациона лососей при снижении индекса $Z_{общ}/N$ не выявлено. Например, в тихоокеанских водах Курильских островов при пониженных показателях ПО в годы высокой численности скумбрии, сардины и мезопелагических рыб в питании лососей доминировали излюбленные кормовые объекты.

Также не было установлено достоверной связи между обилием пищи в летне-осенний период и численностью горбуши, вернувшейся на нерест. В большинстве случаев возвраты производителей горбуши от высокоурожайных поколений, нагуливавшихся летом-осенью в морях и зимой-весной в океане при разной обеспеченности пищевыми ресурсами, были хорошими. На примере горбуши показано, что при современном уровне ПО морские и океанические кормовые условия не являются решающим фактором, определяющим численность горбуши, вернувшейся на нерест. У других видов nekтона при различном уровне ПО изменения косвенных показателей не выходили за пределы многолетней динамики.

По расчетам, выполненным для верхней эпипелагиали, зоопланктонными и nekтонными консументами в разных районах выедается от 35 до 65 % продукции зоопланктона. Рыбы и кальмары в этом потреблении имеют гораздо меньшую долю (от 1 до 15 %). Это свидетельствует о том, что общие объемы зоопланктонных ресурсов многократно превышают потребности nekтона. Полученный порядок величин запасов и продукции кормовых ресурсов и степени их использования, а также различные косвенные показатели позволяют оценить современный уровень пищевой обеспеченности рыб и кальмаров как относительно стабильный и достаточный для обеспечения нормального функционирования nekтонных сообществ верхней эпипелагиали рассматриваемых районов.

Представленные результаты исследований трофодинамики nekтонных сообществ касаются только верхнего слоя эпипелагиали, для которого в районах исследований собран наиболее полный объем данных. Однако при построении трофодинамических и продукционных моделей пелагических сообществ необходимо иметь количественные данные для всего слоя пелагиали и, возможно, в будущем такие исследования будут проведены. Тем не менее полученные результаты уже

сегодня дают представление о процессах, происходящих в эпипелагических сообществах, в том числе в условиях изменения климата. Выявленные закономерности распределения вещества по трофическим уровням в зависимости от состава и количественного соотношения видов, их слагающих, могут учитываться при разработке рекомендаций для равномерной промысловой нагрузки, особенно в районах активного изъятия водных биологических ресурсов. Приведенные в настоящем исследовании данные о состоянии кормовых ресурсов и пищевой обеспеченности промысловых видов nekтона являются основанием перспективности развития пастбищной аквакультуры в Дальневосточном регионе.

Список литературы

- Аксютин З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.
- Андриевская Л.Д. Питание молоди тихоокеанских лососей в море // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 64. — С. 73–80.
- Андриевская Л.Д. Питание молоди тихоокеанских лососей в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 78. — С. 105–115.
- Андриевская Л.Д. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — 28 с.
- Андриевская Л.Д. Условия формирования продукции поколений горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) (Salmonidae) в юго-западной части Берингова моря // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — 1998. — Вып. 4. — С. 94–97.
- Антонов Н.П. Биология и динамика численности восточнокамчатского минтая : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО АН СССР, 1991. — 23 с.
- Антонов Н.П. Промысловые рыбы Камчатского края: биология, запасы, промысел : моногр. — М. : ВНИРО, 2011. — 244 с.
- Арашкевич Е.Г. Некоторые характеристики питания копепод // Тр. ИОАН СССР. — 1978. — Т. 112. — С. 117–121.
- Арашкевич Е.Г. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // Океанол. — 1969. — Т. 9, вып. 5. — С. 857–873.
- Арсеньев В.С. Течения и водные массы Берингова моря : моногр. — М. : Наука, 1967. — 135 с.
- Атлас количественного распределения nekтона в западной части Берингова моря / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2006. — 1072 с.
- Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2003. — 1040 с.
- Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2005. — 1082 с.
- Афанасьев Н.Н. Макропланктон северной части Охотского моря : дис. ... канд. биол. наук. — М. : ИОАН СССР, 1985. — 216 с.
- Баланов А.А. Питание доминирующих видов мезопелагиали Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, вып. 2. — С. 252–259.
- Баланов А.А., Горбатенко К.М. Питание массовых мезопелагических рыб в Беринговом море в осенний период // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 344–349.
- Баланов А.А., Горбатенко К.М., Горелова Т.А. Суточная динамика питания мезопелагических рыб Берингова моря в летний период // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, вып. 4. — С. 534–541.
- Баланов А.А., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я. Суточная динамика питания мезопелагических рыб Берингова моря в осенний период // Биол. моря. — 1995. — Т. 21, № 2. — С. 125–131.
- Баланов А.А., Ильинский Е.Н. Видовой состав и биомасса мезопелагических рыб Охотского и Берингова морей // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, № 1. — С. 56–63.
- Баланов А.А., Радченко В.И. Новые данные о питании и пищевом поведении кинжалозуба *Anotopterus pharao* // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 4. — С. 492–498.
- Балыкин П.А. Биология и состояние запасов минтая западной части Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 1990. — 23 с.

Балыкин П.А. Ихтиоцены западной части Берингова моря: состав, промысловая значимость и состояние запасов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2006. — 48 с.

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

Бархатов В.А. Внутрисезонные и межгодовые изменения количества планктона в осенне-зимний период в районе Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 307–324.

Басюк Е.О., Дудков С.П. Особенности гидрологических условий Берингова моря в 2008 г. и последние тенденции // Вопр. промысл. океанол. — 2008. — Вып. 5, № 2. — С. 68–79.

Басюк Е.О., Зуенко Ю.И. Берингово море 2018 — экстремально малоледовитый и теплый год // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 119–142. DOI: 10.26428/1606–9919–2019–198–119–142.

Басюк Е.О., Хен Г.В., Ванин Н.С. Изменчивость океанологических условий Берингова моря в 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 290–311.

Беккер В.Э. Миктофовые рыбы Мирового океана : моногр. — М. : Наука, 1983. — 248 с.

Беккер В.Э. Об умеренно холодноводном комплексе миктофид (Mystophidae, Pisces) // Океанол. — 1964. — Т. 4, № 3, — С. 469–476.

Беккер В. Э. Светящиеся анчоусы (сем. Mystophidae) // Биология Тихого океана. — М. : Наука, 1967. — Кн. 3: Рыбы открытых вод, ч. 2, гл. 2. — С. 145–181.

Беклемишев К.В. О пространственных взаимоотношениях морского зоо- и фитопланктона // Тр. ИОАН СССР. — 1957. — Т. 20. — С. 253–278.

Беклемишев К.В. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях // Зоол. журн. — 1954. — Т. 33, № 6. — С. 1210–1230.

Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали : моногр. — М. : Наука, 1969. — 292 с.

Беклемишев К.В., Парин Н.В., Семина Г.В. Пелагиаль. Биология океана // Биологическая структура океана. — М. : Наука, 1977. — С. 219–261.

Беляев В.А. Экосистема зоны течения Куроисио и ее динамика : моногр. — Хабаровск : Хабаровск. кн. изд-во, 2003. — 382 с.

Беляев В.А., Иванов А.Н., Жигалин А.Ю. Изменения в сообществе рыб зоны течения Куроисио // Рыб. хоз-во. — 1998. — № 5–6. — С. 36–38.

Беляев В.А., Новиков Ю.В., Свирский В.Г. Запасы дальневосточной сардины и изменения в ихтиоценозе СЗТО // Рыб. хоз-во. — 1991. — № 8. — С. 24–27.

Билева О.К. Основные черты сукцессии зоопланктонного сообщества по мере «старения» вод прибрежного апвеллинга в юго-восточной Атлантике : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь : ИНБИОМ АН УССР, 1979. — 21 с.

Биоэнергетика и рост рыб / под ред. У. Хоара, Д. Рендолл, Дж. Бретта. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — 408 с.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 208 с.

Богоров В.Г. Инструкция для проведения гидробиологических работ в море (планктон, бентос). — М. ; Л. : Изд-во Главсевморпути, 1947. — 126 с.

Богоров В.Г. Инструкция по сбору и обработке материалов по исследованию питания планктоноядных рыб. — М. : ВНИРО, 1934. — 30 с.

Богоров В.Г. Планктон Мирового океана : моногр. — М. : Наука, 1974. — 320 с.

Борисов Б.М., Волков А.Ф., Горбатенко К.М. и др. Стандартные таблицы сырых весов и некоторых энергетических характеристик (калорийность, жиры, белки, углеводы, минеральный остаток) зоопланктона дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 355–367.

Боровиков В.П. Statistica: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. — СПб. : Питер, 2001. — 656 с.

- Боруцкий Е.В. О кормовой базе и обеспеченности рыб пищей // Тр. совещания по динамике численности рыб. — 1961. — Вып. 13. — С. 67–77.
- Бочаров Л.Н., Шунтов В.П. Состояние и задачи современного этапа экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей России // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 3–15.
- Бродский К.А. Веслоногие ракообразные (Copepoda, Calanoida) морей СССР и сопредельных вод : моногр. — Л. : Наука, 1983. — Т. 1. — 356 с.
- Бродский К.А., Вышкварцева Н.В., Кос М.С., Мархасева Е.Л. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод : моногр. — Л. : Наука, 1983. — Т. 1. — 356 с.
- Бугаев А.В. Биология и функциональная структура ареалов тихоокеанских лососей в период преднерестовых миграций в исключительной экономической зоне Российской Федерации : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ВНИРО, 2015а. — 48 с.
- Бугаев А.В. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне Российской Федерации : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2015б. — 416 с.
- Бугаев А.В., Лепская Е.В., Коваль М.В. и др. Обзор итогов лососевой путины-2020 в Камчатском крае (сообщение 2): анализ оправдываемости прогнозов и возможных причин их несоответствия // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2020. — С. 141–170.
- Бугаев А.В., Тепнин О.Б., Радченко В.И. Климатическая изменчивость и продуктивность тихоокеанских лососей Дальнего Востока России // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2018. — Вып. 49. — С. 5–50. DOI: 10.15853/2072-8212.2018.49.5-50.
- Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности) : моногр. — М. : Колос, 1995. — 464 с.
- Бугаев В.Ф., Введенская Т.Л. Многолетний мониторинг размеров и характера питания годовиков жилой формы трехиглой колюшки (морфы *Leturus*) в литорали оз. Азабачье (бассейн р. Камчатки) // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 194. — С. 99–112. DOI: 10.26428/1606–9919–2018–194–99–112.
- Бугаев В.Ф., Вронский Б.Б., Заварина Л.О. и др. Рыбы реки Камчатка : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 459 с.
- Булатов Н.В. Структура и изменчивость зоны взаимодействия Куроисио и Ойяисио по результатам анализа спутниковых изображений : дис. ... канд. геогр. наук в форме науч. докл. — Владивосток : ТИНРО, 1994. — 35 с.
- Булатов Н.В., Лобанов В.Б. Исследование мезомасштабных вихрей восточнее Курильских островов по данным метеорологических спутников Земли // Исслед. Земли из космоса. — 1983. — № 3. — С. 40–47.
- Булатов Н.В., Самко Е.В. Основные черты структуры фронтальных зон северо-западной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 12–23.
- Булгаков Н.П., Глушук Б.А., Козлов В.Ф. и др. Субарктический фронт северо-западной части Тихого океана : моногр. — Владивосток : ТОИ ДВНЦ АН СССР, 1972. — 132 с.
- Буллард Э. Происхождение океанов // Наука об океане : пер. с англ. — М. : Прогресс, 1981. — С. 63–81.
- Бурков В.А. Общая циркуляция Мирового океана : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1980. — 254 с.
- Буслов А.В. Минтай восточного побережья Камчатки: современное состояние запасов и рекомендации по рациональной эксплуатации // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 3–17.
- Ванин Н.С., Хен Г.В. Вертикальная структура водных масс и кремний-фосфорные соотношения в западной части Берингова моря и в Охотском море // Океанол. — 2009. — Т. 49, № 3. — С. 381–392.
- Василенко А.В. Внутривидовая структура и промысловое значение популяций японской скумбрии : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1990. — 24 с.

Василенко А.В., Павлычев В.П., Иванов А.Н. Тенденции динамики численности и распределения рыб в эпипелагиали тихоокеанского субарктического фронта в летний период // Биол. моря. — 1997. — Т. 23, № 4. — С. 215–226.

Великанов А.Я., Буслов А.В., Никитин В.Д. и др. Очередное появление дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* (Clupeidae) у западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171 — С. 62–68.

Веригина И.А., Савваитова К.А. Строение пищеварительного тракта симпатрических популяций гольцов (род *Salvelinus*) из озера Азабачье (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1974. — Т. 14, вып. 3. — С. 467–476.

Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона : моногр. — М. : Наука, 1968. — 320 с.

Виноградов М.Е. Распределение зоопланктона в западных районах Берингова моря // Тр. ВГБО. — 1956. — Т. 7. — С. 173–203.

Виноградов М.Е., Парин Н.В., Тимонин А.Г. Трофические отношения в пелагиали // Океанол. Биология океана. — М. : Наука, 1977. — Т. 2. — С. 34–43.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Сбор мезопланктона батометрами большого объема // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. — М. : Наука, 1983. — С. 154–158.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали : моногр. — М. : Наука, 1987. — 240 с.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Копелевич О.В. и др. Фотосинтетическая продукция Мирового океана по спутниковым и экспедиционным данным // Океанол. — 1996. — Т. 36, № 4. — С. 566–575.

Виноградова К.Г., Монин А.С. О водных массах субарктического фронта // ДАН СССР. — 1990. — Т. 310, № 1. — С. 200–203.

Волвенко И.В. Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоценологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем востоке // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 27–42.

Волвенко И.В. Некоторые алгоритмы обработки данных по обилию и размерно-весовому составу уловов // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 177–195.

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

Волвенко И.В. Сравнение дальневосточных морей и северной части Тихого океана по интегральным характеристикам сетного зоопланктона эпипелагиали // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 188. — С. 37–53. DOI: [10.26428/1606-9919-2017-188-37-53](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-188-37-53).

Волков А.Ф. Введение в трофологию минтая // Изв. ТИНРО. — 2015а. — Т. 183. — С. 166–185. DOI: [10.26428/1606-9919-2015-183-166-185](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-183-166-185).

Волков А.Ф. Пространственно-временные элементы экологии эвфаузиид Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2015б. — Т. 180. — С. 128–139. DOI: [10.26428/1606-9919-2015-180-128-139](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-180-128-139).

Волков А.Ф. Крылоногие моллюски (Pteropoda) Охотского моря: биомасса, численность, запас // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 314–330.

Волков А.Ф. Массовое появление *Themisto libellula* в северной части Берингова моря: «вторжение» или «вспышка»? // Изв. ТИНРО. — 2012а. — Т. 168. — С. 142–151.

Волков А.Ф. Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе НРАФС (экспедиция «BASIS»). Часть 1. Восточные районы // Изв. ТИНРО. — 2012б. — Т. 169. — С. 45–66

Волков А.Ф. Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «НРАФС» (экспедиция BASIS). Часть 2. Западные районы // Изв. ТИНРО. — 2012в. — Т. 170. — С. 151–171.

Волков А.Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 154. — С. 405–416.

Волков А.Ф. Среднегодовое распределение зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 152. — С. 253–270.

Волков А.Ф. Интегральные схемы количественного распределения массовых видов зоопланктона дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана по среднегодовым данным (1984–2006 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2008в. — Т. 154. — С. 135–143.

Волков А.Ф. О методике взятия проб зоопланктона // Изв. ТИНРО. — 1996а. — Т. 119. — С. 306–311.

Волков А.Ф. Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996б. — 24 с.

Волков А.Ф. Особенности питания горбуши, кеты и нерки во время анадромных миграций // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 128–136.

Волков А.Ф. Питание минтая в эпипелагиали Охотского моря и состояние его кормовой базы в весенне-летний период 1998 г. // Океанол. — 2000. — Т. 40, вып. 5. — С. 742–755.

Волков А.Ф. Планктон и питание лососей в северной части Тихого океана в зимний период 2006 г. (рейс НИС "Кайо-мару", Япония) // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 147. — С. 265–275.

Волков А.Ф. Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 31 с.

Волков А.Ф. Состояние кормовой базы основных промысловых объектов Охотского моря в осенний период // Тресковые дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — С. 122–133.

Волков А.Ф. Состояние кормовой базы тихоокеанских лососей в Беринговом море в 2003–2012 гг. (по результатам работ международных экспедиций BASIS-1 и 2) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 250–271. DOI: [10.26428/1606-9919-2014-179-250-271](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-179-250-271).

Волков А.Ф. Численность, биомасса и запас *Sagitta elegans* в Охотском море в весенний период // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 136. — С. 205–214.

Волков А.Ф. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды. // Изв. ТИНРО. — 2016а. — Т. 187. — С. 162–186. DOI: [10.26428/1606-9919-2016-187-162-186](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-187-162-186).

Волков А.Ф. Таблицы и графики по трофологии минтая западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2016б. — Т. 185 — С. 175–184. DOI: [10.26428/1606-9919-2016-185-175-184](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-175-184).

Волков А.Ф., Farley E.V., Murphy J.M. Возможна ли стабилизация в планктонном сообществе восточной части Берингова моря? // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 159–166.

Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. Результаты исследований питания тихоокеанских лососей в 2002(2003)–2006 гг. по программе «BASIS» // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 365–402.

Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А., Слабинский А.М. Характеристика планктонного сообщества Берингова моря в осенний период 2003 г. (результаты работы российско-японско-американской экспедиции по программе «BASIS») // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 139. — С. 282–307.

Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Чучукало В.И. Региональные особенности питания азиатских лососей в летний период // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 324–341.

Волков А.Ф., Косенок Н.С. Единообразие суточной ритмики питания у лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 2 (22). — С. 200–210.

Волков А.Ф., Косенок Н.С. Суточная ритмика питания горбуши, кеты и кижуча в северо-западной части Тихого океана (3-суточная станция, 21.07–24.07.2006 г., 48°28' с.ш., 159°01' в.д.) // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 151–154.

Волков А.Ф., Чучукало В.И., Ефимкин А.Я., Глебов И.И. Характеристика распределения и питания кижуча (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) в Охотском море и северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, № 6. — С. 840–843.

Волобуев В.В., Волобуев М.В. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 4. — С. 516–529.

Воронина Е.П. Анатомо-гистологические особенности пищеварительного тракта лососевидных рыб (Salmonoidei) // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, № 5. — С. 676–687.

Вышкварцева А.В. Функциональная морфология ротовых конечностей *Calanus S.L.* (Copepoda, Calanoidea) II. Функционирование ротового комплекса и питание каланусов // Экология морского планктона : Исслед. фауны морей СССР. — Л. : Наука, 1977. — Вып. 19 (27). — С. 5–28.

Гаврилов Г.М., Глебов И.И. Состав донного ихтиоценоза в западной части Берингова моря в ноябре 2000 г. // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1027–1037.

Гайл Г.И. Фитопланктон — пища иваси // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. — 1934. — № 1–2. — С. 52–54.

Галеркин Л.И. Климатические и гидрологические характеристики Тихого океана // Тихий океан. — М. : Мысль, 1982. — С. 15–93.

Гейнрих А.К. Жизненные циклы массовых копепод *Neocalanus flemingeri* и *Neocalanus plumchrus* в западной части Берингова моря // Океанол. — 2002. — Т. 42, № 1. — С. 85–90.

Гейнрих А.К. О фильтрующей способности копепод boreальной и тропической областей Тихого океана // Тр. ИОАН СССР. — 1963. — Т. 71. — С. 60–71.

Гейнрих А.К. Сезонные явления в планктоне Мирового океана // Сезонные явления в планктоне средних и высоких широт : Тр. ИОАН СССР. — 1961. — Т. 51. — С. 57–81.

Гейнрих А.К. Сравнительная экология планктонных океанических сообществ : моногр. — М. : Наука, 1993. — 160 с.

Гелетин Ю.В. Летнее распределение поверхностных Calanoidea на северо-западе Тихого океана в связи с температурой воды : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л. : ЗИН АН СССР, 1975. — 20 с.

Гершанович Д.Е. Рельеф основных рыбопромысловых районов (шельф, материковый склон) и некоторые черты геоморфологии Берингова моря // Тр. ВНИРО. — 1963. — Т. 48, вып. 1. — С. 13–76.

Гершанович Д.Е., Елизаров А.А., Сапожников В.В. Биопродуктивность океана : моногр. — М. : ВО «Агропромиздат», 1990. — 438 с.

Гершанович Д.Е., Муромцев А.М. Океанологические основы биологической продуктивности Мирового океана : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1982. — 320 с.

Гидрометеорология и гидрохимия морей : монографический справочник / под ред. Ф.С. Терзиева. — СПб. : Гидрометеиздат, 1999. — Т. 10 : Берингово море, вып. 1 : Гидрометеорологические условия. — 300 с.

Гидрометеорология и гидрохимия морей : монографический справочник / под ред. Ф.С. Терзиева. — СПб. : Гидрометеиздат, 2001. — Т. 10: Берингово море, вып. 2: Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. — 235 с.

Гиляров А.М. Факторы, определяющие выбор жертвы при питании пресноводных рыб зоопланктоном // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 3. — С. 446–457.

Глебов И.И. Распределение и миграции нерки (*Oncorhynchus nerka*) в летне-осенний период 2002–2006 гг. в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2007а. — Т. 151 — С. 61–74.

Глебов И.И. Распределение и миграции чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) в летне-осенний период 2002–2006 гг. в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2007б. — Т. 151. — С. 83–95.

Глебов И.И. Распределение и миграции кижуча (*Oncorhynchus kisutch*) в летне-осенний период 2002–2006 гг. в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2007в. — Т. 151 — С. 75–82.

Глебов И.И. Экология чавычи и кижуча азиатских стад в морской период жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2000. — 240 с.

Глебов И.И., Лобода С.В., Ванин Н.С. Результаты исследований nektonного сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в сентябре-октябре 2007 г. // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 243–251.

Глебов И.И., Лобода С.В., Заволокин А.В., Заволокина Е.А. Лососи в составе nektonного сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в августе-октябре 2006 г. // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 34–41.

Глебов И.И., Свиридов В.В., Очеретяный М.А. и др. Характеристика nektonных и планктонных сообществ верхней эпипелагиали западной части Берингова моря и океанических вод Камчатки летом 2003 г. // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 43–60.

Глебов И.И., Стрженева Е.В., **Найденко С.В.** и др. Тихоокеанские лососи в западной части зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2011. — С. 77–87.

Глебов И.И., Хоружий А. А., Матвеев В.И. Особенности состава nektonного сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в раннелетний период // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 61–75.

Глебова С.Ю., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д. Долгопериодные тенденции в ходе атмосферных процессов и термического режима дальневосточных морей за последний 30-летний период // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 285–298.

Глубоков А.И. Биология и популяционная структура минтая *Theragra chalcogramma* северной части Берингова моря : дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ВНИРО, 2005. — 311 с.

Глубоков А.И. Новые данные о тихоокеанской полярной акуле *Somniosus pacificus* (Squalidae) из северо-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 2004. — Т. 44, № 3. — С. 357–364.

Глубоков А.И., Алексеев Д.О., Бизиков В.А. О каннибализме минтая в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопр. рыб-ва. — 2000. — Т. 1, вып. 4. — С. 91–97.

Голубь Е.В., Голубь А.П. Исследования и промысел тихоокеанских лососей на Чукотке в 2016 г. // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — С. 30–36.

Голубь Е.В., Голубь А.П. Исследования и промысел тихоокеанских лососей на Чукотке в 2017 г. // Бюл. № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2017. — С. 39–45.

Голубь Е.В., Голубь А.П. Исследования и промысел тихоокеанских лососей на Чукотке в 2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2020. — С. 84–89.

Голубь Е.В., Голубь А.П., Чакилев М.В. Исследования и промысел тихоокеанских лососей на Чукотке в 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 119–125.

Голубь Е.В., Голубь А.П., Чакилев М.В. Исследования и промысел тихоокеанских лососей на Чукотке в 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2019. — С. 80–85.

Горбанев В.А., Добровольский А.Д. Некоторые особенности горизонтальной структуры вод западной части субарктического района Тихого океана // Вестн. МГУ. — Сер. 5, география. — 1972. — № 6. — С. 53–61.

Горбатенко К.М. Биомасса и продукция сетного зоопланктона Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2021а. — Т. 201, вып. 1. — С. 191–205. DOI: [10.26428/1606-9919-2021-201-191-205](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-191-205).

Горбатенко К.М. Основные характеристики щетинкочелюстных Берингова моря (видовой состав, распределение, биомасса, продукция) // Изв. ТИНРО. — 2021б. — Т. 201, вып. 2. — С. 416–424. DOI: [10.26428/1606-9919-2021-201-416-424](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-416-424).

Горбатенко К.М. Размерно-весовые характеристики планктона Охотского моря в весенний и летне-осенний периоды // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 276–281.

Горбатенко К.М. Сезонные аспекты вертикального распределения зоопланктона в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 88–119.

Горбатенко К.М. Сезонные изменения размерного состава массовых видов зоопланктона (эвфаузиид, гипериид, сагитт и крылоногих) Охотского моря и прилегающих вод) // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 174–191.

Горбатенко К.М. Состав, структура и динамика планктона Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 1997. — 24 с.

Горбатенко К.М. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 47 с.

Горбатенко К.М., Долганова Н.Т. Сравнительная уловистость различных типов планктонных сетей высокопродуктивных зонах Тихого океана. // Океанол. — 2007. — Т. 47, № 2. — С. 225–232.

Горбатенко К.М., Долганова Н.Т. Сравнительная уловистость различных типов планктонных сетей в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 146. — С. 213–225.

Горбатенко К.М., Ильинский Е.Н. Питание массовых мезопелагических рыб в Беринговом море // Вопр. ихтиол. — 1991. — Т. 31, № 5. — С. 816–821.

Горбатенко К.М., Кадникова И.А., Лаженцев А.Е. и др. Калорийность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) Охотского моря и прилегающих вод СЗТО на разных этапах онтогенеза // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 182–192.

Горбатенко К.М., Кияшко С.И. Состав кормового зоопланктона эпипелагиали северо-восточной части Охотского моря и трофический статус доминирующих видов по данным анализа соотношений стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 253–258

Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Лобода С.В. Распределение, питание и некоторые физиологические показатели гижигинского и охотского стада сельди северной части Охотского моря в весенний период 2003 г. // Биол. моря. — 2004. — Т. 30, № 5. — С. 352–358.

Горбатенко К.М., Мельников И.В., Байталюк А.А. Пелагическая пастбищная цепь Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 2022. — Т. 62, вып. 4. — С. 465. DOI: [10.31857/S0042875222040117](https://doi.org/10.31857/S0042875222040117)

Горбатенко К.М., Чучукало В.И. Питание и суточные рационы тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море в летне-осенний период // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 3. — С. 456–464.

Горбатенко К.М., Чучукало В.И., Шевцов Г.А. Суточный рацион двух массовых видов кальмара в Беринговом и Охотском морях в осенне-зимний период // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 349–357.

Горелова Т.А. О питании рыб сем. Mucrophidae // Вопр. ихтиол. — 1975. — Т. 15, вып. 2. — С. 233–244.

Горелова Т.А. Об оценке суточных рационов мезо- и батипелагических рыб семейства Bathylagidae // Вопр. ихтиол. — 1985. — Т. 25, вып. 5. — С. 859–862.

Горохов М.Н., Волобуев В.В., Голованов И.С. и др. Лососевая путина — 2020 в Магаданской области // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2020. — С. 61–66.

Грачев Л.Е. Темп роста камчатской чавычи // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 89–97.

Грезе В.Н., Баландина Э.П., Билева О.К., Макарова Н.П. Эффективность работы орудий лова планктона и оценка реальной численности элементов пелагического биоценоза // Гидробиол. журн. — 1975. — Т. 11, № 4. — С. 108–111.

Грезе И.И. Амфиподы Черного моря и их биология : моногр. — Киев : Наук. думка, 1977. — 154 с.

Грицай Е.В., Степаненко М.А. Межгодовая изменчивость пространственной дифференциации и функционирование восточноберинговоморской популяции минтая // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 133. — С. 80–93.

Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путивкин С.В. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 241–246.

Гриценко О.Ф., Кловач Н.В., Богданов М.А. Новая эпоха существования тихоокеанских лососей // Мировой океан: использование биол. ресурсов. Инф.-аналитич. сб. — М., 2001. — Вып. 2. — С. 168–174.

Дашко Н.А. Курс лекций по синоптической метеорологии : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 2005. — 523 с.

Добровольский А.Д., Арсеньев В.С. К вопросу о течениях Берингова моря // Изв. АН СССР. — 1959. — № 3. — С. 3–9.

Добровольский А.Д., Залогин Б.С. Моря СССР : учеб. — М. : МГУ, 1982. — 192 с.

Долганова Н.Т. Состав, сезонная и межгодовая динамика планктона северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 810–889.

Дриц А.В., Пастернак А.Ф. Питание массовых видов антарктического зоопланктона в летний период // Пелагические экосистемы Южного океана. — М. : Наука, 1993. — С. 250–259.

Дриц А.В., Уткина С.В. Питание *Sagitta setosa* в слоях дневного скопления планктона в Черном море // Океанол. — 1988. — Т. 28, № 6. — С. 1014–1019.

Дробышева С.С. Эвфаузииды: значение в планктонном сообществе, зоогеография, популяционная структура, жизненные циклы и динамика численности массовых видов // Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. — Апатиты, 1985. — С. 162–173.

Дулупова Е.П. Динамика продукционных показателей зоопланктона в северо-западной части Берингова моря в современный период // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 187–196. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-187-196.

Дулупова Е.П. Динамика продукционных показателей зоопланктона как основы кормовой базы нектона в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 236–249. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-179-236-249.

Дулупова Е.П. Динамика структурных характеристик зоопланктонных сообществ Сахалино-Курильского района // Биол. моря. — 1996. — Т. 22, №5. — С. 295–299.

Дулупова Е.П. Особенности структурно-функциональных характеристик зоопланктона северной части Охотского моря в «теплые» и «холодные» годы // Океанол. — 2008. — Т. 48, № 3. — С. 411–416.

Дулупова Е.П. Роль *Sagitta elegans* (Chaetognatha) в сообществах зоопланктона западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 425–439. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-425-439.

Дулупова Е.П. Состояние планктонных сообществ и кормовая обеспеченность минтая в северо-западной части Берингова моря в современный период // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 174. — С. 91–104.

Дулупова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.

Дулупова Е.П. Трофические связи массовых видов лососей в Беринговом море в летний период // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 614–623.

Дулупова Е.П., Дулепов В.И., Ефимкин А.Я. Сравнительный анализ питания кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) в Беринговом море в летний период // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 118–129.

Дулупова Е.П., Лапшина В.И., Благодеров А.И. Элементы функционирования пелагической экосистемы Японского моря // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 146–152.

Ерохин В.Г., Климов А.В. О зависимости миграций молоди горбуши и кеты от их физиологического состояния // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 271–274.

Ефимкин А.Я. Питание и пищевые отношения массовых видов рыб эпипелагиали Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2006. — 24 с.

Ефимкин А.Я. Питание лососей западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002 г. // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 134. — С. 120–134.

Ефимкин А.Я. Сезонные и межгодовые изменения биомассы зоопланктона в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 825–832.

Ефимкин А.Я., Волков А.Ф., Кузнецова Н.А. Питание тихоокеанских лососей в Беринговом море в осенний период 2003 и летом 2004 гг. // Изв. ТИНРО. — Т. 139. — С. 370–387.

Ефимкин А.Я., Радченко В.И. Состояние кормовой базы и распределение эпипелагических рыб в западной части Берингова моря в осенний период // Биол. моря. — 1991. — Т. 1. — С. 28–39.

Желтенкова М.В. Критическая оценка современных методов изучения питания рыб в естественных условиях // Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. — М. : АН СССР, 1955а. — С. 22–39.

Желтенкова М.В. Питание и использование кормовой базы донными рыбами Азовского моря // Тр. ВНИРО. — 1955б. — Т. 31. — С. 306–336.

Желтенкова М.В. О некоторых элементах структуры пищевых цепей, определяющих рыбную продуктивность Каспийского моря // Тр. ВНИРО. — 1973. — Т. 80. — С. 182–183.

Заволокин А.В. Избирательность питания и обеспеченность пищей тихоокеанских лососей в российских водах Берингова моря : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2008а. — 247 с.

Заволокин А.В. Размерная селективность питания лососей в связи с морфологическими особенностями их жаберного аппарата // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008б. — С. 83–85.

Заволокин А.В. Размерная избирательность питания тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008в. — С. 86–89.

Заволокин А.В. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 48 с.

Заволокин А.В., Глебов И.И. Обилие мелкоразмерного нектона в западной части Берингова моря по данным траловых учетов и по модельным оценкам // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 95–116.

Заволокин А.В., Радченко В.И., Кулик В.В. Динамика трофической структуры эпипелагического сообщества западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 204–219. DOI: [10.26428/1606-9919-2014-179-204-219](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-179-204-219).

Заволокина Е.А. Пространственная дифференциация азиатских стад кеты в западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2007. — 179 с.

Зенкевич Л.А. Биология морей СССР : моногр. — М. : АН СССР, 1963. — 739 с.

Зикунова О.В. Биологическая характеристика производителей чавычи *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) бассейна р. Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2014. — Вып. 32. — С. 48–58.

Зикунова О.В. Динамика состояния запасов чавычи р. Камчатки в связи с динамикой её промысла // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2016. — Вып. 42. — С. 58–70.

Золотов А.О., Золотов О.Г., Спирин И.Ю. Многолетняя динамика биомассы и современный промысел северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в тихоокеанских

водах Камчатки и Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 181. — С. 3–22. DOI: [10.26428/1606-9919-2015-181-3-22](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-181-3-22).

Золотов О.Г. Биология северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* (Pallas) в водах Камчатки и Курильских островов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1984. — 24 с.

Золотов О.Г. О распространении и структуре ареала северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 11-й междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2010. — С. 92–95.

Зуев М.А., Катугин О.Н., Шевцов Г.А., Дакус А.В. Распределение и дифференциация северного кальмара *Boreoteuthis borealis* (Sasaki, 1923) (Cephalopoda: Gonatidae) в Охотском море и северо-западной части Тихого океана // Тр. ВНИРО. — 2007. — Т. 147. — С. 266–283.

Зуенко Ю.И., Басюк Е.О. Влияние изменений океанологических условий на состав и обилие зоопланктона в наваринском промысловом районе Берингова моря и их значение для российского минтаевого промысла // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. — С. 103–120. DOI: [10.26428/1606-9919-2017-189-103-120](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-189-103-120).

Иваненков В.Н. Гидрохимия Берингова моря : моногр. — М. : Наука, 1964. — 138 с.

Иваненков В.Н. Первичная продукция Берингова моря // Тр. ИОАН СССР. — 1961. — Т. 51. — С. 35–46.

Иванов А.Н. Состав и структура нектонного сообщества эпипелагиали Субарктического фронта северо-западной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 24 с.

Иванов О.А. Смена парадигм управления рыболовством: от концепции к реализации? // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 190. — С. 3–17. DOI: [10.26428/1606-9919-2017-190-3-17](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-190-3-17).

Иванов О.А. Эпипелагическое сообщество рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана в 1986–1995 гг. // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 3–54.

Иванов О.А., Суханов В.В. Видовая структура нектона прикурильских и прикамчатских вод Тихого океана // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2013. — № 3. — С. 48–71.

Иванов О.А., Суханов В.В. Структура нектонных сообществ прикурильских вод : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 154 с.

Иванов П.П. Особенности долгопериодных изменений численности сайры (*Cololabis saira* Brevoort) // Итоги изучения ресурсов северо-западной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО, 1989. — С. 35–43.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб : моногр. — Киев : Наук. думка, 1977. — 272 с.

Ильинский Е.Н. Состав и структура нектонного сообщества мезопелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 55–107.

Ильинский Е.Н., Горбатенко К.М. Основные трофические связи нектона мезопелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 91–104.

Инструкция по сбору и первичной обработке планктона в море. — Владивосток : ТИНРО, 1974. — 50 с.

Ионин А.С. Восточная Камчатка // Тихий океан. Берега Тихого океана. — М. : Наука, 1967 — С. 34–39.

Истоки Ойясио : моногр. / под ред. В.Р. Фукса, А.Н. Мичурина. — СПб. : СПбГУ, 1997. — 248 с.

Кальченко Е.И., Климов А.В., Ерохин В.Г. и др. Динамика состава жирных кислот молодежи кеты и горбуши в процессе осенне-зимних и океанических миграций // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 30. — С. 89–99.

Камшилов М.М. Питание гребневика *Beroe cucumis* Fab. // ДАН СССР. — 1955. — Т. 102, № 2. — С. 399–402.

- Карзинкин Г.С. Основы биологической продуктивности водоемов : моногр. — М. : Пищепромиздат, 1952. — 340 с.
- Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей : моногр. — М. : ВНИРО, 1998. — 165 с.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — 304 с.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. Роль трофического фактора в формировании продукции тихоокеанских лососей Камчатки в морских водах // Мат-лы Всерос. науч. конф. «Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление», посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. — С. 165–175.
- Качина Т.Ф. Сельдь западной части Берингова моря : моногр. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 121 с.
- Качина Т.Ф., Савичева Э.А. Динамика питания минтая в западной части Берингова моря // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. — Владивосток : ТИНРО, 1987. — С. 174–188.
- Кеня В.С. Новые данные о миграциях и распределении дальневосточной сардины в северо-западной части Тихого океана // Биол. моря. — 1982. — № 1. — С. 44–51.
- Киселев И.А. Качественный и количественный состав фитопланктона и его распределение в водах у Южного Сахалина и южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. — 1959. — Вып. 6. — С. 58–77.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. — Т. 1 : Вводные и общие вопросы планктонологии : моногр. — Л. : Наука, 1969. — 658 с.
- Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты : моногр. — М. : ВНИРО, 2003. — 164 с.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.
- Ковалев А.В. Орудия и метод суммарного учета морского микро- и мезопланктона // Экология моря. — 1980. — Вып. 3. — С. 61–64.
- Коваль М.В. Кормовая база и особенности питания тихоокеанских лососей в прикурильских водах Охотского и Берингова морей и северной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 24 с.
- Коваль М.В. Особенности нагула и преднерестовых миграций тихоокеанских лососей в прикамчатских водах летом 2009 г. // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 150–158.
- Коваль М.В., Ерохин В.Г., Тепнин О.Б. Особенности формирования кормовой базы, питание и биологические показатели молоди тихоокеанских лососей в водах восточной Камчатки в осенний период 1998–2005 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 423–449.
- Коваль М.В., Морозова А.В. Питание тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в период преданадромных миграций и летнего нагула в водах, прилегающих к Камчатке // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2008. — Вып. 10. — С. 72–89.
- Коваль М.В., Морозова А.В. Состав ихтиофауны, распределение и пищевые отношения массовых видов рыб в эпипелагиали Камчатского залива в период нагула молоди тихоокеанских лососей // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 31. — С. 106–121.
- Коган А.В. О суточном рационе и ритме питания чехони Цимлянского водохранилища // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, вып. 4. — С. 596–601.
- Кондратьева Т.А. Морфо-экологические группы морских планктонных каляноид (Crustacea, Copepoda, Calanoida) и основные направления их эволюции : автореф. дис. ... канд. биол. наук — Казань : Казан. гос. ун-т, 2003. — 24 с.

- Коновалова Г.В. Динофлагелляты (Dinophyta) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1998. — 300 с.
- Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А. Влияние колебаний рН на энергетику и биологическое состояние рыб // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 4. — С. 530–536.
- Концепция Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей на период 2006–2010 гг. / автор д-р биол. наук, проф. В.П. Шунтов. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 62 с.
- Кончина Ю.В., Павлов Ю.П. О методах определения трофического статуса видов в ихтиоценозах // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, вып. 4. — С. 504–514.
- Корсунская Г.В. Курильская островная дуга : моногр. — М. : Гос. изд-во геогр. лит-ры, 1958. — 224 с.
- Косенок Н.С., **Найденко С.В.** Особенности питания и суточные рационы кеты (*Oncorhynchus keta*, Walbaum) в западной части Берингова моря в летне-осенний период // Биол. моря. — 2008. — Т. 34, № 1. — С. 20–29.
- Косенок Н.С., Свиридов В.В. Питание и вертикальные миграции некоторых массовых видов мезопелагических рыб в Беринговом море осенью 2004 г. // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 146. — С. 67–79.
- Косенок Н.С., Чучукало В.И., Савиных В.Ф. Характеристика питания *Diaphus theta* (Mystophidae) в северо-западной части Тихого океана в летне-осенний период // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, № 5. — С. 636–642.
- Косихина О.В. Исследование питания Chaetognatha // Экол. моря. — 1982. — Т. 11. — С. 79–83.
- Котенев Б.Н. Динамика вод как важнейший фактор долгопериодной изменчивости биопродуктивности вод и воспроизводства рыбных запасов Берингова моря // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 7–39.
- Котенев Б.Н. Экосистемная стратегия оценки биоресурсов Мирового океана: мировой вылов и резервы сырьевой базы // Мировой океан. — М. : ВИНТИ, 2001. — Вып. 2. — С. 69–88.
- Кузнецова Н.А. Некоторые черты биологии *Euphausia pacifica* в субарктических водах северо-западной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 244–255.
- Кузнецова Н.А. Некоторые черты биологии *Thysanoessa inspinata* (Nemoto, 1963) в субарктических водах северо-западной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 199–206.
- Кузнецова Н.А. Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 235 с.
- Кузнецова Н.А. Питание кальмаров в летне-осенний период в эпипелагиали Охотского моря и в сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 624–634.
- Кузнецова Н.А. Питание некоторых планктоноядных рыб в Охотском море в летний период // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 255–275.
- Кузнецова Н.А. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 146–152.
- Кузнецова Н.А., Ефимкин А.Я. Характеристика планктонных сообществ в западной части Субарктического фронта Северной Пацифики в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 164–177.
- Кузнецова Н.А., Радченко К.В., Овсянников Р.Г. Состояние планктонных сообществ в районе зимовок тихоокеанских лососей в СЗТО в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей да Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011а. — С. 148–158.

Кузнецова Н.А., Овсянников Р.Г., Радченко К.В. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток, 2011б. — С. 159–169.

Кузнецова Н.А., Слабинский А.М. Гидробиологические исследования в западной части Берингова и Чукотского морей и тихоокеанских водах Командорских островов в 2007 г. по программе «BASIS» // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 282–293.

Кузнецова Н.А., Чучукало В.И., Соколовская Т.П. Питание личинок сайры и других видов личинок и мальков рыб в северо-западной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 115. — С. 158–166.

Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Состояние планктонного сообщества в прикурильских водах при современном возобновлении массовых нагульных северных миграций субтропических рыб // Изв. ТИНРО. — 2017а. — Т. 190. — С. 119–131. [DOI: 10.26428/1606-9919-2017-190-119-131](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-190-119-131).

Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Питание и трофические отношения массовых видов рыб в прикурильских водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2017б. — Т. 190. — С. 132–145. [DOI: 10.26428/1606-9919-2017-190-132-145](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-190-132-145).

Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Состояние планктонного сообщества и трофические отношения рыб в северо-западной части Тихого океана и южной части Охотского моря в июле-августе 2015 г. // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — С. 163–182.

Куликов А.С. Зоопланктон Берингова моря и его роль в функционировании планктонного сообщества : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1993. — 24 с.

Куликова Е.Б. Сравнительная уловистость нескольких типов планктонных сетей // Тр. ИОАН СССР. — 1954. — Т. 11. — С. 233–237

Кун М.С. Зоопланктон дальневосточных морей : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1975. — 152 с.

Кусакин О.Г., Лукин В.И. Подводный мир Курил : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1995. — 180 с.

Лаженцев А.Е. Физиологические аспекты питания минтая и тихоокеанской сельди в северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 24 с.

Лаженцев А.Е., Мазникова О.А. Сеголетки горбуши и кеты южной части Охотского моря в преданадромный период (август-октябрь 2012 г.). Распределение, питание, закономерности роста // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 51–61. [DOI: 10.26428/1606-9919-2014-176-51-61](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-176-51-61).

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1973. — 343 с.

Лапко В.В. Роль мезопелагических рыб в ихтиоценое эпипелагиали Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, вып. 6. — С. 782–787.

Лапшин О.М. Подходы к определению коэффициента уловистости учетных тралов // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 157. — С. 247–260.

Лапшина В.И. Внутрисезонная и межгодовая динамика в количественном распределении сетного фитопланктона в Охотском море и прикурильских водах океана // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 120–148.

Лапшина В.И. К вопросу о питании сайры северо-восточной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1974. — Т. 92. — С. 50–67.

Лапшина В.И., Муравьева О.Е., Степаненко И.Г. Питание япономорской сардины и некоторые аспекты ее трофических связей / ТИНРО. — Владивосток, 1990. — Деп. во ВНИЭРХ № 114-рх 90. — 54 с.

Ларина Н.И. Расчет площадей Тихого океана, его морей и ряда котловин // Океанол. — 1968. — Т. 8, вып. 4. — С. 646–658.

Леонов А.К. Региональная океанография. Ч. 1 : Берингово, Охотское, Японское, Каспийское, Черное моря : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1960. — 766 с.

Леонтьев О.К. Морская геология (основы геологии и геоморфологии дна Мирового океана) : моногр. — М. : Высш. шк., 1982. — 344 с.

Лепская Е.В., Бонк Т.В., Дубынин В.А. К вопросу об оптимуме нерестового пропуска в озеро Курильское в связи с направленностью экосистемных процессов в нем в последнее десятилетие // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 44. — С. 16–30.

Лепская Е.В., Коломейцев В.В., Тепнин О.Б., Шагинян А.Э. Сравнительная характеристика фитопланктона эпипелагиали тихоокеанских вод Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2011. — Вып. 22. — С. 5–22.

Лубны-Герцык Л.А. Весовая характеристика основных представителей планктона Охотского и Берингова морей // ДАН СССР. — 1953. — Т. 91, № 4. — С. 949–951.

Лучин В.А., Меновщиков В.А., Хен Г.В. Циркуляция вод Берингова моря // Тр. ДВНИГМИ. — 1989. — Вып. 39. — С. 97–103.

Лучин В.А., Моторыкина Т.С., Матвеев В.И. Режим биогенных веществ // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 10 : Берингово море, вып. 2: Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. — СПб. : Гидрометеиздат, 2001. — С. 82–121.

Лучин В.А., Соколов О.В. Межгодовая изменчивость и возможность прогноза термического состояния деятельного слоя вод Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 312–337.

Мазарович А.О. Строение дна Мирового океана и окраинных морей России : учеб. пособие. — М. : ГЕОС, 2006 — 192 с.

Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009 / 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. — 480 с.

Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009 / 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. — 616 с.

Максименков В.В. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 278 с.

Максименков В.В. Питание щетинкочелюстных *Parasagitta elegans* в заливе Корфа Берингова моря // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. — 2003. — Вып. 4. — С. 60–68.

Максименков В.В., Максименкова Т.В. Пищевые взаимоотношения молоди лососей и других рыб в восточной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 340–348.

Максименков В.В., Смородин В.П. Питание и пищевые отношения молоди тихоокеанских лососей (*Salmonidae*) в юго-западной части Берингова моря в осенний период // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2004. — Вып. 7.— С. 233–245

Максименков В.В., Токранов А.М. Питание трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (*Gasterosteidae*) в эстуарии реки Большая (Западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, № 2. — С. 247–252.

Маркина Н.П. Роль минтая в трофической структуре дальневосточных морей // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. — Владивосток : ТИНРО, 1987. — С. 144–157.

Маркина Н.П., Чернявский В.И. Количественное распределение планктона и бентоса в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 1984. — Т. 109. — С. 109–119.

Марковцев В.Г. Питание и пищевые отношения молоди красной и трехиглой колюшки оз. Дальнего // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 82. — С. 227–233.

Медведев В.С. Курильские острова // Тихий океан. Берега Тихого океана. — М. : Наука, 1967. — С. 138–145.

Мельников И.В. Пелагические хищные рыбы — потребители тихоокеанских лососей: распределение в экономической зоне России и прилегающих водах, численность и некоторые черты биологии // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 213–228.

Мельников И.В., Ефимкин А.Я. Молодь северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* в эпипелагиали глубоководных районов северной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 4. — С. 469–482.

Мельников И.В., Кузнецова Н.А. Особенности формирования скопления охотской сельди в притауйском районе в сентябре 1998 и 1999 гг. // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1159–1170.

Меншуткин В.В., Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Математическая модель экосистемы пелагиали Японского моря // Океанол. — 1974. — Т. 14, № 5. — С. 880–887.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / отв. ред. Е.В. Боруцкий. — М. : Наука, 1974. — 254 с.

Микодина Е.В., Минькова Н.О., Кловач Н.В. и др. Биохимический состав органов и тканей кеты Охотского моря в связи с явлением дряблости ее мышц // Тр. ВНИРО. — 2002. — Т. 141. — С. 94–103.

Микулич Л.В., Родионов Н.А. Весовая характеристика некоторых зоопланктёров Японского моря // Тр. ТОИ ДВНЦ АН СССР. — 1975. — № 9. — С. 75–83.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Экология : моногр. — М. : Устойчивый мир, 2001. — 323 с.

Мионов Г.Н. Питание планктонных хищников // Биология и распределение планктона южных морей. — Киев : Наук. думка, 1967. — С. 124–137.

Михеев В.Н. Возрастная структура популяций массовых видов копепод в Перуанском апвеллинге. Сравнение орудий лова // Океанол. — 1977. — Т. 17, № 3. — С. 511–516.

Михеева Т.М. Видовой состав пико- и наннофитопланктона в пресноводных и морских экосистемах // Гидробиол. журн. — 1996. — Т. 32, № 3. — С. 3–15.

Мичурин А.Н., Фукс В.Р. Исследование изменчивости океанологических параметров как условие прогноза промысловой обстановки // География и практика. — Л. : Наука, 1988. — С. 209–226.

Моисеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1969. — 337 с.

Мокиевская В.В. Биогенные элементы в верхних водных слоях Берингова моря // Тр. ИОАН СССР. — 1959. — Т. 33. — С. 87–113.

Моллюски Белого моря : моногр. / под ред. О.А. Скарлато. — Л. : Наука, 1987. — 328 с.

Мордасова Н.В. Косвенная оценка продуктивности вод по содержанию хлорофилла // Тр. ВНИРО. — 2014. — Т. 152. — С. 41–56.

Мордасова Н.В., Метревелли М.П. Фитопигменты в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 199–205.

Мороз В.В., Новожилов В.Н. О температурных экстремумах промежуточных слоев в северо-западной части Тихого океана // Океанологические исследования в Тихом океане : сб. науч. тр. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 12–19

Морошкин К.В. Водные массы Охотского моря : моногр. — М. : Наука, 1966. — 67 с.

Морошкин К.В. Водные массы северо-западной части Тихого океана в районе Курило-Камчатской впадины // Тр. ИОАН СССР. — 1955. — Т. 12. — С. 155–160.

Морошкин К.В., Сабинин К.Д. К смешению вод Ойясио и Куроисио на полярном фронте // Океанол. — 1984. — Т. 24, № 3. — С. 421–426.

Муромцев А.М., Гершанович Д.Е. Естественные районы Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов. — М. : Наука, 1986. — С. 90–108.

Мусаева Э.И., Незлин Н.П. Сравнение различных орудий лова зоопланктона по материалам из Берингова моря // Океанол. — 1995. — Т. 35, № 6. — С. 942–946.

Найденко С.В. Межгодовая динамика трофической структуры зоопланктона Южно-Курильского района // Биол. моря. — 2001а. — Т. 27, № 5. — С. 327–333.

Найденко С.В. Роль миктофид в трофической структуре нектона эпипелагиали Южно-Курильского района // Тез. докл. междунар. конф. «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем». — М. : Апатиты, 2001б. — С. 161–162.

Найденко С.В. Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали прикурильских вод северо-западной части Тихого океана в летний период // Тез. докл. науч. конф., посвященной 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2008. — С. 393–395.

Найденко С.В. Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре нектонных сообществ в эпипелагиали северо-западной части Тихого океана // Тез. докл. междунар. конф. «Лососевые рыбы: биология, охрана и воспроизводство». — Петрозаводск (Республика Карелия), 2017. — С. 106–107.

Найденко С.В. Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 214–239.

Найденко С.В. Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали южной части Охотского моря // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2009. — С. 167–171.

Найденко С.В. Современный статус и будущее тихоокеанских лососей Северной Пацифики // Материалы II Междунар. рыбопромышленного форума и выставки рыбной индустрии, морепродуктов и технологий. — М. : ВНИРО, 2019. — С. 54–60.

Найденко С.В. Трофическая структура зоопланктона Южно-Курильского района // Сб. докл. XI Всерос. конф. по промысл. океаногр. — М. : ВНИРО, 1999. — С. 126.

Найденко С.В. Трофическая структура нектона эпипелагиали Южно-Курильского района в летний период в первой половине 1990-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2002а. — Т. 130. — С. 618–652.

Найденко С.В. Роль субтропических видов рыб в трофической структуре эпипелагиали Южно-Курильского района // Сб. докл. XII Междунар. конф. по промысл. океанол. — Калининград : АтлантНИРО, 2002б. — С. 172–173.

Найденко С.В. Состав, динамика биомассы и потребление зоопланктона в эпипелагиали Южно-Курильского района в 1990-е гг. // Биол. моря. — 2002в. — Т. 28, № 4. — С. 272–278.

Найденко С.В. Трофическая структура пелагических сообществ южнокурильского района : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2003. — 24 с.

Найденко С.В., Долганова Н.Т. Оценка потребления кормовых объектов массовыми видами нектона в пелагиали российских вод Японского моря // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 2 (22). — С. 226–252.

Найденко С.В., Ефимкин А.Я., Карякин А.К. и др. Результаты нектонных исследований в верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 165. — С. 15–32.

Найденко С.В., Ефимкин А.Я., Лаженцев А.Е. и др. Избирательность питания молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 18–36.

Найденко С.В., Косенок Н.С. Питание японского анчоуса *Engraulis japonicus* (Engraulidae) и дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* (Clupeidae) в эпипелагиали открытых вод северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 2. — С. 212–217.

Найденко С.В., Кузнецова Н.А. Трофические отношения и пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенние периоды 2009–2011 гг. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 210–215.

Найденко С.В., Кузнецова Н.А. Трофические связи тихоокеанских лососей в эпипелагиали южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 570–594.

Найденко С.В., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. и др. Условия нагула молоди горбуши в осенний и зимне-весенний периоды 2019/2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — 2020. — С. 171–195.

Найденко С.В., Надточий В.В., Бохан Л.Н. Динамика структурных характеристик зоопланктона Южно-Курильского района // Сб. докл. XI Всерос. конф. по промысл. океаногр. — М. : ВНИРО, 1999. — С. 127.

Найденко С.В., Сомов А.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 2. Пищевая обеспеченность нектона // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 34–60. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60.

Найденко С.В., Сомов А.А. Сезонная трофодинамика нектонного сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 5. — С. 600. DOI: [10.1134/S0042875219050126](https://doi.org/10.1134/S0042875219050126). [Naydenko S.V., Somov A.A. Seasonal trophodynamics of the upper epipelagic nekton community in the western Bering Sea // J. Ichthyol. — 2019. — Vol. 59, № 5. — P. 786–804. DOI: 10.1134/S0032945219050096.]

Найденко С.В., Сомов А.А., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 1. Состав и обилие зоопланктона и мелкоразмерного нектона // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 3–33. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-3-33.

Найденко С.В., Старовойтов А.Н., Куренкова Е.В. и др. Питание тихоокеанских лососей в зимне-весенний период в водах зоны Субарктического фронта // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 91–96.

Найденко С.В., Старовойтов А.Н., Куренкова Е.В. и др. Питание тихоокеанских лососей в зоне субарктического фронта в зимне-весенний период 2009 г. // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 161. — С. 142–161.

Найденко С.В., Ефимкин А.Я., Карякин А.К. и др. Некоторые результаты исследований тихоокеанских лососей в верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2010б. — С. 97–104.

Найденко С.В., Фигуркин А.Л., Кулик В.В. Условия формирования скоплений тихоокеанских лососей в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2010в. — С. 243–249.

Найденко С.В., Темных О.С. Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 67–94. DOI: [10.26428/1606-9919-2016-185-67-94](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-67-94).

Найденко С.В., Темных О.С. Современное состояние лососевых стад Дальнего Востока // Сфера: Рыба № 1. — 2019. — № 1 (22). — С. 48–52.

Найденко С.В., Хен Г.В., Фигуркин А.Л. и др. Условия нагула молоди горбуши в осенне-зимний период на примере сезона 2019/2020 // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 96–115.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Пищевая обеспеченность нектона эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 16–36. DOI: [10.26428/1606-9919-2014-176-16-36](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-176-16-36).

Найденко С.В., Хоружий А.А. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — С. 152–158.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Состояние кормовой базы и трофическая структура нектонных сообществ верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды

начала 2000-х гг. // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 119–126.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Трофодинамика нектонных сообществ эпипелагиали северо-западной части Тихого океана в летний и зимний периоды // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 188. — С. 181–203. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-188-181-203.

Натаров В.В. О водных массах и течениях Берингова моря // Тр. ВНИРО. — 1963. — Т. 48 : Изв. ТИНРО. — Т. 50. — С. 111–133.

Науменко Е.А. Биология, состояние запасов и перспектива промысла мойвы Берингова моря : дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 1986. — 149 с.

Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 2001. — 330 с.

Нектон западной части Берингова моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 416 с.

Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 544 с.

Нектон северо-западной части Японского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 225 с.

Несис К.Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1982. — 358 с.

Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция : моногр. — М. : Наука, 1985. — 286 с.

Николаев А.В., Степаненко М.А. Состояние ресурсов, особенности распределения восточноберингоморской популяции минтая (*Theragra chalcogramma*) по результатам тралово-акустической съемки летом 1999 г. // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 188–206.

Никольский Г.В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М. : Изд-во АН СССР, 1953. — С. 261–281.

Никольский Г.В. Экология рыб : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1974. — 367 с.

Новиков Ю.В. Некоторые закономерности распределения и миграций массовых пелагических рыб северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, вып. 2. — С. 196–207.

Новиков Ю.В. Некоторые закономерности формирования пелагического ихтиоценоза зоны течения Куроисио // Итоги изучения ресурсов северо-западной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО, 1989. — С. 5–19.

Новиков Ю.В. Основные черты биологии и состояние запасов тихоокеанской сайры // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 56. — С. 3–50.

Новиков Ю.В., Свирский В.Г. Долгопериодные изменения численности основных промысловых рыб северо-западной части Тихого океана // Биологические ресурсы открытого океана. — М. : Наука, 1987. — С. 189–215.

Новикова Н.С. О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях // Вестн. МГУ. Сер. Биология. — 1949. — № 9. — С. 107–111.

Одум Ю. Экология : моногр. — М. : Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.;

Омельчук А.В. Основные черты геологического развития Северо-Западного хребта Тихого океана // Геолог Украины. — 2009. — № 1–2. — С. 83–87.

Павлов В.Я. Питание криля и некоторые особенности его поведения // Тр. ВНИРО. — 1969. — Т. 66. — С. 207–222.

Парин Н.В. Рыбы открытого океана : моногр. — М. : Наука, 1988. — 272 с.

Парин Н.В., Несис К.Н. Биогеография Тихого океана // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : Наука, 1986. — С. 61–165.

Пастернак А.Ф. Эколого-физиологические основы формирования жизненных циклов планктонных копепод высоких широт : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ИО РАН им. П.П. Ширшова, 2009. — 50 с.

Петипа Т.С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. — Киев : Наук. думка, 1981. — 41 с.

Плотников В.В., Вакульская Н.М., Дубина В.А. Изменчивость ледовых условий Берингова моря и оценка возможности их моделирования // *Океанол.* — 2019. — Т. 59, № 6. — С. 920–927

Погодин А.Г. Нерест эвфаузиид (Euphausiacea, Crustacea) в водах северной части Татарского пролива // *Генетика и размножение морских животных.* — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 196–203.

Погодин А.Г. О развитии личинок эвфаузиид из вод северной части Татарского залива в аквариальных условиях // *Изв. ТИНРО.* — 1980. — Т. 104. — С. 70–76.

Пономарева Л.А. Биология эвфаузиид Мирового океана : моногр. — М. : Наука, 1990. — 212 с.

Пономарева Л.А. К вопросу о доступности кормовых организмов для рыб // *Тр. ИОАН СССР.* — 1963. — Т. 71. — С. 72–80.

Пономарева Л.А. Отчет планктонного отряда // *Отчеты комплексной океанографической экспедиции на э/с «Витязь» VI.* — М. : Изд-во АН СССР, 1956. — С. 33–39.

Попков Г.В. Исследование структуры скоплений светящихся анчоусов с помощью подводной фотографии // *Подводные рыбохозяйственные исследования.* — Мурманск : ПИНРО, 1986. — С. 54–59.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. — Л. : ЛГУ, 1939. — 245 с.

Радченко В.И. Модель Экопас — перспективный инструмент для сравнительного исследования функционирования экосистем Охотского и Берингова морей // *Перспективные методы оценки изменений геофизических явлений, экосистем и технологических процессов при изучении и освоении природных ресурсов субарктического Охотоморья : мат-лы первой откр. междунар. конф.* — Южно-Сахалинск, 2011. — С. 70–81.

Радченко В.И. Роль кальмаров в экосистеме пелагиали Берингова моря // *Океанол.* — 1992. — Т. 32, № 6. — С. 1093–1101.

Радченко В.И. Состав, структура и динамика нектонных сообществ эпипелагиали Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1994. — 24 с.

Радченко В.И. Характеристика экосистемы Охотского моря по результатам моделирования // *Тр. ВНИРО.* — 2015. — Т. 155. — С. 79–111.

Радченко В.И., Волков А.Ф., Фигуркин А.Я. и др. Особенности сезонного состояния планктонных и рыбных сообществ // *Количественные исследования экосистемы Берингова моря.* — М. : ВНИРО, 1995. — С. 329–335.

Радченко В.И., Лобода С.В., Фигуркин А.Л. и др. Условия среды, состав планктона и нектона эпипелагиали северо-западной части Тихого океана летом 2009 г. — года рекордных подходов горбуши и кеты // *Изв. ТИНРО.* — 2010. — Т. 160. — С. 3–23

Раймонт Д. Планктон и продуктивность океана. Т. 2 : Зоопланктон : в 2-х частях. Ч. 1 : моногр. : пер. с англ. — М. : Агропромиздат, 1988а. — 544 с.

Раймонт Д. Планктон и продуктивность океана. Т. 2 : Зоопланктон : в 2-х частях. Ч. 2 : моногр. : пер. с англ. — М. : Агропромиздат, 1988б. — 356 с.

Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. Т. 1: Фитопланктон : моногр. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — 568 с

Рогачев К.А., Соломатин А.С., Юсупов В.И., Кармак Э.К. Внутренняя структура антициклонических вихрей Курильского течения // *Океанол.* — 1996. — Т. 36, № 3. — С. 347–354.

Рогачёв К.А., Шлык Н.В. Многолетние изменения вихря ветра и уровень моря в Камчатском течении // *Океанол.* — 2005. — Т. 45, вып. 3. — С. 339–348.

Рудяков Ю.А., Цейтлин В.Б. Размерное распределение пелагических организмов по объединенным сетным и батометрическим данным // *Океанол.* — 1988. — Т. 28, № 1. — С. 171–174.

Руководство по изучению питания рыб / сост. А.Ф. Волков, В.И. Чучукало. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 32 с.

Савиных В.Ф. Состав nekтона приповерхностных вод зоны субарктического фронта северо-западной части Тихого океана по данным уловов дрейфтерных сетей // *Вопр. ихтиол.* — 1998. — Т. 38, № 1. — С. 22–32.

Савиных В.Ф., Чучукало В.И. Суточный рацион японского морского леща *Brama japonica* северо-западной части Тихого океана в нагульный период // *Биол. моря.* — 1996. — Т. 22, № 6. — С. 359–364.

Самко Е.В. Фронтальные зоны течения Ойясио и их промыслово-экологическое значение : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. — СПб. : СПбГУ, 1992. — 24 с.

Самко Е.В. Характеристика основных термических зон южно-курильского промыслового района // *География Мирового океана на службе рационального использования морских ресурсов* : тез. докл. 6-й Всесоюз. конф. по географии Мирового океана. — Л. : ГО СССР, 1989. — С. 91–92.

Самко Е.В., Глебова С.Ю., Новиков Ю.В. Особенности динамики и термики поверхностных вод сахалино-курильского района в 90-е годы // *Изв. ТИНРО.* — 1998. — Т. 124. — С. 658–666.

Самко Е.В., Новиков Ю.В. Сезонная изменчивость термохалинных характеристик вод деятельного слоя Прикурильского района Тихого океана // *Метеорол. и гидрол.* — 2001. — № 5. — С. 87–93.

Самко Е.В., Новиков Ю.В. Среднеголетняя геострофическая циркуляция вод прикурильского района Тихого океана // *Океанол.* — 2004. — Т. 44, № 1. — С. 5–10.

Сапожников В.В. Влияние мезомасштабных антициклонических вихрей на формирование гидрохимической структуры Берингова моря // *Океанол.* — 1993. — Т. 33, № 3. — С. 347–353.

Сапожников В.В. Мезомасштабные антициклонические вихри над материковым склоном и их влияние на формирование гидрохимической структуры Берингова моря // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря.* — М. : ВНИРО, 1995а. — С. 149–155.

Сапожников В.В. Современные представления о функционировании экосистемы Берингова моря // *Комплексн. исследов. экосистемы Берингова моря.* — М.: Изд-во ВНИРО, 1995б. — С. 387–392.

Сапожников В.В., Аржанова Н.В., Грузевич А.К. и др. Гидрохимия вод западной части Берингова моря // *Комплексные исследования экосистемы Берингова моря.* — М. : ВНИРО, 1995. — С. 967–134.

Сапожников В.В., Налетова И.А. Исследование биогидрохимической структуры эвфотического слоя и первичная продукция в Беринговом море // *Океанол.* — 1995. — Т. 35, № 2. — С. 206–214.

Свирский В.Г., Иванов П.П. Выедание личинок сайры дальневосточной сардиной // *Биол. моря.* — 1984. — № 4. — С. 67–69.

Семина Г.И. Фитопланктон Тихого океана : моногр. — М. : Наука, 1974. — 240 с.

Семина Г.И., Микаэлян А.С. Фитопланктон разных размерных групп северо-западной части Тихого океана в летнее время // *Океанол.* — 1993. — Т. 33, № 5. — С. 703–710.

Сетной зоопланктон северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1985–2013 / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016а. — 857 с.

Сетной зоопланктон западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1986–2013 / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016б. — 1153 с.

Слабинский А.М. О питании массовых видов сагитт в заливе Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 80–83.

Смирнова Л.И., Семина Г.И., Лубны-Герцык Е.А. Работы планктонного отряда // Отчеты комплексной океанографической экспедиции на э/с «Витязь» VI. — М. : Изд-во АН СССР, 1956. — С. 256–263.

Современные методы количественной оценки распределения морского планктона / под ред. М.Е. Виноградова. — М. : Наука, 1983. — 279 с.

Соколовский А.С., Глебова С.Ю. Структура популяции и продуктивность восточноберинговоморского минтая // Изв. ТИНРО. — 1985а. — Т. 110. — С. 29–37.

Соколовский А.С., Глебова С.Ю. Долгопериодные флюктуации численности минтая в Беринговом море // Изв. ТИНРО. — 1985б. — Т. 110. — С. 38–42.

Сомов А.А. Сезонная динамика обилия и видового состава нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. — С. 3–24. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-189-3-24.

Сорокин Ю.И. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. — М. : Наука, 1971. — С. 92–122.

Сорокин Ю.И. Продукция бактерий и микрозоопланктона // Биологические ресурсы океана. — М. : Агропромиздат, 1985. — С. 71–86.

Сорокин Ю.И. Продукция микрофлоры // Биологическая продуктивность океана. — М. : Наука, 1977. — Т. 2. — С. 209–233.

Сорокин Ю.И., Сорокин П.Ю., Мамаева Т.И., Сорокина О.В. Бактериопланктон и планктонные инфузории в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 210–216.

Сорокин Ю.И., Сорокин П.Ю., Сорокина О.В., Мамаева Т.И. Первичная продукция и гетеротрофный микропланктон в Охотском море // Журн. общ. биол. — 1995а. — Т. 56, № 5. — С. 603–628.

Сорокин Ю.И., Мамаева Т.И., Сорокин П.Ю. К характеристике бактериопланктона в Беринговом море и в прилегающей северной части Тихого океана // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995б. — С. 280–286.

Старицин Д.К., Фукс В.Р. Синоптическая изменчивость фронтальных зон и разделов в системе вод Ойясио // Вестн. ЛГУ. Сер. 7. — 1986. — Вып. 4. — С. 71–81.

Старовойтов А.Н. Биология азиатской кеты в морской период жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2002. — 24 с.

Старовойтов А.Н. Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях – биологическая характеристика вида. 1. Сезонное распределение и миграции кеты в дальневосточных морях и открытых водах северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2003а. — Т. 132. — С. 43–81.

Старовойтов А.Н. Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях – биологическая характеристика вида. 2. Питание и трофические связи кеты в эпипелагиали дальневосточных морей и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2003б. — Т. 133. — С. 3–34.

Старовойтов А.Н. Траловые оценки численности посткатадромной горбуши в западной части Берингова моря в 2017 г. // Бюл. № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке — Владивосток : ТИНРО-центр, 2017. — С. 136–138.

Старовойтов А.Н., **Найденко С.В.**, Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в центральной части Северной Пацифики в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 160. — С. 89–104.

Старовойтов А.Н., **Найденко С.В.**, Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в северо-западной части Северной Пацифики в ранне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 160. — С. 105–117.

Старовойтов А.Н., **Найденко С.В.**, Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2009. С. 213–221.

Старовойтов А.Н., **Найденко С.В.**, Хоружий А.А. и др. Состав и структура сообществ нектона и макропланктона верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана в мае-июле 2013 г. // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2013. С. 187–193.

Старовойтов А.Н., Сомов А.А., Емелин П.О. и др. Состав сообществ нектона и макропланктона и результаты тралового учета посткатадромной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Беринговом и Охотском морях осенью 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 163–167.

Старовойтов А.Н., Сомов А.А., Емелин П.О., Мазникова О.А. Тихоокеанские лососи в составе нектона верхней эпипелагиали юго-западной части Берингова моря в октябре 2014 г. // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — С. 173–184.

Старовойтов А.Н., Шейбак А.Ю., Дудков С.П. и др. Новые данные о составе сообществ нектона и макропланктона и результаты тралового учета посткатадромной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Беринговом и Охотском морях осенью 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — С. 146–154.

Старовойтов А.Н., Шейбак А.Ю., Канзепарова А.Н. и др. Состав сообществ нектона и макропланктона и результаты тралового учета посткатадромной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Беринговом и Охотском морях осенью 2020 // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — С. 196–208.

Старцев А.В., Рассадников О.А. Особенности зимнего распределения охо-томорской горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в водах северной Пацифики // Вопр. ихтиол. 1997. — Т. 37, № 3. — С. 323–328.

Степаненко М.А. Анчоусы // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : Наука, 1986. — С. 167–175.

Степаненко М.А. Нерестовые группировки минтая в восточной части Берингова моря и их функционирование // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 133. — С. 67–79.

Степаненко М.А. Состояние запасов, межгодовая изменчивость численности пополнения и промысловое использование минтая восточноберингоморской популяции в 80–90-е годы // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 145–152.

Степаненко М.А., Грицай Е.В. Межгодовая изменчивость экологических условий и пространственная дифференциация минтая в Беринговом море // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 174. — С. 6–20.

Степаненко М.А., Грицай Е.В. Состояние ресурсов, пространственная дифференциация и воспроизводство минтая в северной и восточной частях Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 16–30. DOI: [10.26428/1606-9919-2016-185-16-30](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-16-30).

Степаненко М.А., Грицай Е.В. Состояние ресурсов, условия обитания и промысел минтая в восточной и северо-западной частях Берингова моря в начале 2010-х годов // Вопр. рыба. — 2013. — Т. 14, № 2(54). — С. 219–241.

Степаненко М.А., Николаев А.В. Основные закономерности пространственной дифференциации минтая (*Theragra chalcogramma*) в северной и восточной частях Берингова моря, численность и условия его обитания в летний период 1999–2003 гг. // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 136. — С. 148–161.

Стоббун Г.Г. Питание сардины в различных частях нагульного ареала и в совместных скоплениях со скумбрией // Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО, 1982. — С. 92–103.

- Стовбун Г.Г. Питание тихоокеанской популяции японской скумбрии в период нагула и зимовки // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : ВНИРО, 1992. — С. 67–77.
- Стовбун Г.Г. Питание тихоокеанской сардины-иваси // Гидробиол. журн. — 1983. — Т. 19, вып. 2. — С.108–110.
- Строение дна северо-запада Тихого океана (геофизика, магматизм, тектоника) : моногр. / под ред. Ю.М. Пушаровского, Ю.П. Непрочнова. — М. : Наука, 1984. — 226 с.
- Суханов В.В., Иванов О.А. Об одном из подходов к биогеографическому районированию // Биол. моря. — 2009. — Т. 35, № 1. — С. 62–69.
- Суховой В.Ф. Моря Мирового океана : моногр. — Л. : Гидрометеиздат, 1986. — 288 с.
- Тектоника Курило-Камчатского глубоководного желоба / Гнибиденко Г.С., Быкова Т.Г., Веселов О.В. и др. ; отв. ред. П.М. Сычев. — М. : Наука, 1980. — 179 с.
- Темных О.С. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах : дис. д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 466 с.
- Темных О.С. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических экосистемах субарктической Пацифики // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 235–241.
- Темных О.С., Глебов И.И., **Найденко С.В.** и др. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 28–44.
- Темных О.С., Глебов И.И., **Найденко С.В.** и др. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Тез. докл. междунар. конф. «Рациональное природоиспользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход». — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2003. — С. 38–40.
- Темных О.С., Заволокин А.В., **Найденко С.В.** К итогам познания морской экологии тихоокеанских лососей: прошлое, настоящее, будущее // ТИНРО-85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2010. — С. 72–102.
- Темных О.С., **Найденко С.В.** Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей в связи с состоянием кормовой базы // Тез. докл. междунар. науч. конф. «Динамика численности тихоокеанских лососей и прогнозирование их подходов». — Южно-Сахалинск, 2007. — С. 39–40.
- Темных О.С., Канзепарова А.Н., Емелин П.О. Межгодовая динамика численности и средних размеров сеголеток горбуши и кеты в Охотском море в 2000-е гг. // Бюл. № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке — Владивосток : ТИНРО-центр, 2017. — С. 159–168.
- Тимонин А.Г. Замыкающие планктонные сети для вертикальных ловов мезопланктона // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. — М. : Наука, 1983. — С. 158–172.
- Тихий океан. Метеорологические условия над Тихим океаном. — М. : Наука. 1966. — 396 с.
- Трошков В.А. Зоопланктон вершины Двинского залива Белого моря // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки : мат-лы 2-й междунар. конф. — М. : ВНИРО, 2005. — С. 94–97.
- Тутубалин Б.Г., Чучукало В.И. Питание тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северной части Тихого океана в зимне-весенний период // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : ВНИРО, 1992. — С. 77–85.
- Удинцев Г.Б. Рельеф Курило-Камчатской впадины // Тр. ИОАН СССР. — 1955. — Т. 12. — С. 16–61.
- Удинцев Г.Б. Тихий океан. Геоморфология и тектоника дна Тихого океана : моногр. — М. : Наука, 1972. — 396 с.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климат Земли : моногр. — М. : Мысль, 1984. — 206 с.

Фадеев Н.С. Промысловые рыбы северной части Тихого океана : моногр. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1984. — 272 с.

Федорец Ю.А. Командорский кальмар *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) Берингова и Охотского морей (распределение, биология и промысел) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 24 с.

Федорец Ю.А., Кун М.С. Состав пищи и питание командорского кальмара (*Berryteuthis magister*) у Курильских островов в 1987 г. // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных : тез. докл. Всесоюз. совещ. — Владивосток : ТИНРО, 1988. — С. 70–72.

Федоров В.В., Парин Н.В. Пелагические и бентопелагические рыбы тихоокеанских вод России (в пределах 200-мильной экономической зоны) : моногр. — М. : ВНИРО, 1998. — 154 с.

Федосова Р.А. Питание тихоокеанской скумбрии в северо-западной части Тихого океана : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 112 с.

Фигуркин А.Л. Некоторые особенности формирования и распределение вод ХПС в западной части Берингова моря // Океанологические основы биологической продуктивности северо-западной части Тихого океана. — Владивосток : ТИНРО, 1992. — С. 20–29.

Фигуркин А.Л., Жигалов И.А., Лобода С.В. Особенности гидрологических условий Охотского моря в 2004 г // Вопр. промысл. океанол. — 2005. — Вып. 2. — С. 90–100.

Фигуркин А.Л., **Найденко С.В.** Пространственное распределение горбуши в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 69–84.

Филиппова Ю.А., Алексеев Д.О., Бизиков В.А., Хромов Д.Н. Справочник-определитель промысловых и массовых головоногих моллюсков Мирового океана. — М. : ВНИРО, 1997. — 272 с.

Фортунатова К.Р. Доступность колюшки для питания хищных рыб дельты Волги // Зоол. журн. — 1959. — Т. 38, вып. 11. — С. 1689–1701.

Хен Г.В. Гидрометеорологическая характеристика западной части Берингова моря / В. кн. Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря. Отв. ред. П.Р. Макаревич. — Ростов-на-Дону, 2010. — С. 14–36

Хен Г.В. Об аномальном потеплении Берингова и Охотского морей в восьмидесятые годы // Мониторинг условий среды в районах морского рыбного промысла в 1989–1990 гг. Под ред. Профессора Д.Е. Гершановича. — М. 1991. — С. 65–73.

Хен Г.В. Сезонная и межгодовая изменчивость вод Берингова моря и ее влияние на распределение и численность гидробионтов : дис. ... канд. геогр. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1988. — 160 с.

Хен Г.В., Басюк Е.О., Жигалов И.А. и др. Особенности гидрологических условий в дальневосточных морях и СЗТО в 2006–2007 гг. // Вопр. промысл. океанол. — 2007. — Вып. 4, № 2. — С. 12–31.

Хен Г.В., Басюк Е.О., Зуенко Ю.И. и др. Особенности гидрологических условий в дальневосточных морях в 2008–2009 гг. // Вопр. промысл. океанол. — 2009. — Вып. 6, № 2. — С. 22–47.

Хен Г.В., Зуенко Ю.И., Сорокин Ю.Д. и др. Особенности гидрологических условий в дальневосточных морях и СЗТО в 2003–2005 гг. // Вопр. промысл. океанол. — 2006. — Вып. 2. — С. 92–112.

Хен Г.В., Басюк Е.О., Сорокин Ю.Д. и др. Термические условия на поверхности Берингова и Охотского морей в начале 21-го века на фоне полувековой изменчивости // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 153. — С. 254–263.

Хен Г.В., Сорокин Ю.Д. Сезонные особенности многолетних изменений ТПО в северной части Тихого океана и в отдельных его областях // Вопр. промысл. океанол. — 2008. — Вып. 5, № 1. — С. 164–183.

Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д. Изменчивость и взаимосвязь основных климатических индексов для северной части Тихого океана: тренды, климатические сдвиги, спектры,

корреляции // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 199. — С. 163–178. DOI: [10.26428/1606-9919-2019-199-163-178](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-199-163-178).

Хен Г.В., Устинова Е.И., Фигуркин А.Л. и др. Гидрологические условия северо-западной части Тихого океана и дальневосточных морей в начале 21 века и ожидаемые тенденции // Вопр. промысл. океанол. — 2004. — Вып. 1. — С. 40–58.

Хирамото Кикую. Я — прогнозист сардины. — Токио : Изд-во Сосися, 1991. — 90 с. (пер. с яп. яз.)

Хоружий А.А. Особенности видового и количественного состава нектонного сообщества верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана в раннелетний период // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 164. — С. 93–113.

Хоружий А.А., **Найденко С.В.** Видовая структура и межгодовая динамика биомассы нектона в верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды начала 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 16–36. DOI: [10.26428/1606-9919-2014-176-16-36](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-176-16-36).

Хоружий А.А., Сомов А.А., Емелин П.О., Старовойтов А.Н. Появление высокоурожайных поколений японской скумбрии и дальневосточной сардины в прикурильских водах северо-западной части Тихого океана // Рыб. хоз-во. — 2015. — № 6. — С. 74–77.

Хоружий А.А., Заволокин А.В., Старовойтов А.Н., **Найденко С.В.** и др. Лососи в составе нектонного сообщества верхней эпипелагиали в прикурильских водах СЗТО в раннелетний период 2012 г. // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 65–82.

Чебанов С.М. Распределение гипериид в приповерхностном слое южной части Берингова моря и прилежащих районах Тихого океана // Тр. ВНИРО. — Т. 58 : Изв. ТИНРО. — Т. 53. — 1965. — С. 85–90.

Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.

Чернышева Э.Р. Материалы по сырому весу массовых форм зоопланктона прибрежных вод Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 91. — С. 106–109.

Чучукало В.И. К методике расчетов суточных пищевых рационов рыб // Изв. ТИНРО. — 1996 — Т. 119. — С. 289–305.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Чучукало В.И. Трофологические предпосылки к усовершенствованию подходов рационального ведения промысла в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 562–569.

Чучукало В.И., Волков А.Ф. Распределение биомассы сестона в северной части Тихого океана в верхнем 100-метровом слое весной и летом // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — С. 28–34.

Чучукало В.И., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. Питание и суточные рационы нерки (*Oncorhynchus nerka*) в летний период // Изв. ТИНРО. — 1994а. — Т. 116. — С. 122–127.

Чучукало В.И., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Благодеров А.И. Распределение и питание чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) в северо-западной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1994б. — Т. 116. — С. 137–141.

Чучукало В.И., Дулепова Е.П. Методы оценки пищевой обеспеченности промысловых объектов и ее роль в рыбохозяйственных исследованиях дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 465–473.

Чучукало В.И., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. Распределение мезопланктона и питание рыб верхнего слоя эпипелагиали в Курило-Сахалинском районе летом 1991 г. / ТИНРО. — Владивосток, 1992. — Деп. во ВНИЭРХ, № 1203-РХ 92. — 22 с.

Чучукало В.И., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. Распределение мезопланктона и питание рыб верхнего слоя эпипелагиали Берингова моря и восточной Камчатки летом 1991 г. / ТИНРО. — Владивосток, 1992б. — Деп. во ВНИЭРХ, № 1205 - РХ 92. — 21 с.

Чучукало В.И., Ефимкин А.Я., Лапко В.В. Питание некоторых планктоноядных рыб в Охотском море в летний период // Биол. моря. — 1995. — Т. 21, № 2. — С. 132–136.

Чучукало В.И., Кодолов Л.С., Тупоногов В.Н. Предварительная оценка питания малоглазого, пепельного, черного макруросов и лемонемы в северной части Тихого океана / ТИНРО. — Владивосток, 1989. — 28 с. — Деп. во ВНИЭРХ, № 1064.

Чучукало В.И., Кузнецова Н.А. Пищевые отношения рыб в эпипелагиали западной части Берингова моря в осенние периоды 2003 и 2004 гг. // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 144 — С. 180–197.

Чучукало В.И., Кузнецова Н.А., Напазаков В.В. Сезонное распределение эвфаузиид в Беринговом и Охотском морях и прилегающих водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 256–281.

Чучукало В.И., Напазаков В.В. Оценка трофического статуса тихоокеанских лососей в морской период жизни // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 167. — С. 77–90.

Чучукало В.И., Напазаков В.В. Распределение и некоторые черты биологии крылоногих моллюсков в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 584–601.

Чучукало В.И., Напазаков В.В. Распределение и некоторые черты биологии *Oikopleura labradoriensis* в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 552–563.

Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М. Распределение и некоторые черты биологии массовых видов щетинкочелюстных в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 238–254.

Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М., Самко Е.В. Сезонное распределение и некоторые черты биологии массовых видов гипериид пелагиали Охотского моря и прилежащих вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 529–551.

Чучукало В.И., Шебанова М.А., Дулепова Е.П. Трофический статус и степень изученности жизненного цикла наиболее массовых видов гидроидных и сцифоидных медуз дальневосточных морей. // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 65–81.

Чучукало В.И., Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М. Жизненные циклы, соматическая продукция эвфаузиид в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 164–183.

Швыдкий Г.В. Эколого-физиологические особенности дальневосточной сардины (*Sardinops sagax melanosticta*): автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ТИНРО, 1988. — 21 с.

Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиол. — 1999. — № 2. — С. 269–272.

Шебанова М.А. Биология *Calanus glacialis* в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 203–210.

Шебанова М.А. Биология некоторых массовых видов копепод (Copepoda: Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2006. — 24 с.

Шебанова М.А. Закономерности сезонного распределения *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* (Copepoda: Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 342–360.

Шебанова М.А. Продукция основных групп планктона Охотского и Берингова морей в летне-осенний период // Мат-лы 3-й Нац. науч.-техн. конф. «Инновационное развитие рыбной отрасли в контексте обеспечения продовольственной безопасности Российской Федерации» [электронный ресурс]. — Владивосток: Дальрыбвтуз, 2020. — С. 87–94.

Шебанова М.А. Продукция копепод в западной части Берингова моря в летне-осенний период // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: сб. мат-лов Все-

рос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016а. — Т. 2. — С. 477–480.

Шебанова М.А. Соматическая продукция и жизненные циклы сагитты *Parasagitta elegans* в Охотском и Беринговом морях // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана : мат-лы 4-й междунар. науч.-техн. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2016б. — Ч. 1. — С. 218–222.

Шебанова М.А. Распределение и возрастной состав *Neocalanus plumchrus* и *Neocalanus flemingeri* в весенне-летний период в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 135. — С. 178–189.

Шебанова М.А. Продукция некоторых массовых видов копепод в Охотском море в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 221–237.

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Дулепова Е.П. Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Oithona similis* (Copepoda) в Охотском и западной части Берингова морей // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 231–243.

Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Чучукало В.И. Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Eucalanus bungii* в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 281–293.

Шебанова М.А., Чучукало В.И. Биология *Calanus glacialis* в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 203–217.

Шебанова М.А., Чучукало В.И. Продукция нескольких массовых видов копепод в Охотском море в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 221–237.

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Горбатенко К.М. Жизненные циклы, соматическая продукция гипериид в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 155–176. DOI: [10.26428/1606-9919-2014-176-155-176](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-176-155-176).

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Дулепова Е.П. Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Pseudocalanus newmani* (Copepoda) в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 172–183.

Шевляков Е.А., Дубынин В.А., Бугаев В.Ф. и др. Характеристика прибрежного промысла тихоокеанских лососей в Камчатском крае в 2016 г. // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — С. 14–24.

Шевляков Е.А., Канзепарова А.Н., Шевляков В.А. и др. Итоги лососевой путины в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2020 г., перспективы вылова горбуши в 2021 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке — Владивосток : ТИНРО-центр, 2020. — С. 3–16.

Шевцов Г.А. Тихоокеанский кальмар *Todarodes pacificus* Steenstrup, 1880 (Cephalopoda, Ommastrephidae) северо-западной части Тихого океана (биология, распределение, состояние запасов) : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : БПИ ДВНЦ АН СССР, 1978. — 191 с.

Шевцов Г.А., Жигалин А.Ю., Уэно Я. Распределение головоногих моллюсков в зоне субарктического фронта северо-западной части Тихого океана в июле 2000 г. // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 136. — С. 181–196.

Шевцов Г.А., Катугин О.Н., Зуев М.А. Распределение головоногих моллюсков в зоне субарктического фронта северо-западной части Тихого океана // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 30. — С. 64–81.

Шорыгин А.А. Количественный способ изучения пищевой конкуренции у рыб // Зоол. журн. — 1946. — Т. 25, вып. 5. — С. 45–60.

Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых, бычковых, окуневых и хищных сельдей) : моногр. — М. : Пищепромиздат, 1952. — 268 с.

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

Шунтов В.П. Почему изменяется численность минтая *Theragra chalcogramma* // Изв. ТИНРО. — 2016б. — Т. 185. — С. 31–48. DOI: [10.26428/1606-9919-2016-185-31-48](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-31-48).

- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.
- Шунтов В.П. История одного анкетирования на тему «неверной рыбы иваси» // ТИНРО-80. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — С. 191–194.
- Шунтов В.П. Некоторые результаты экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей в связи с задачами дальнейших исследований // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 186–195
- Шунтов В.П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 3–41.
- Шунтов В.П. Об упрощенных трактовках лимитирующих факторов и динамики численности некоторых промысловых рыб дальневосточных вод // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. — С. 35–51. DOI: [10.26428/1606-9919-2017-189-35-51](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-189-35-51).
- Шунтов В.П. Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: задачи, итоги, сомнения // Вестн. ДВО РАН. — 2000. — № 1. — С. 19–29.
- Шунтов В.П. Состояние биоты и биоресурсов морских макроэкосистем дальневосточной экономической зоны России // Вестн. ДВО РАН. — 2009. — № 3. — С. 15–22.
- Шунтов В.П. Состояние изученности многолетних циклических изменений численности рыб дальневосточных морей // Биол. моря. — 1986. — № 3. — С. 3–14.
- Шунтов В.П. Управление морскими биологическими ресурсами — это пока все еще мечта, а не реальность // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 232–240.
- Шунтов В.П. Численность и распределение морских птиц в восточной части дальневосточной экономической зоны СССР в осенний период. 1. Морские птицы западной части Берингова моря // Зоол. журн. — 1988а. — Т. 67, вып. 10. — С. 1538–1548.
- Шунтов В.П. Численность и распределение морских птиц в восточной части Дальневосточной экономической зоны СССР в осенний период. 2. Птицы тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов // Зоол. журн. — 1988б. — Т. 67, вып. 11. — С. 1680–1688.
- Шунтов В.П. Экосистемные исследования биологических ресурсов дальневосточных морей // Вестн. ДВО РАН. — 1995. — № 3. — С. 3–12.
- Шунтов В.П., Борец Л.А., Дулепова Е.П. Некоторые результаты экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 3–26.
- Шунтов В.П., Васильков В.П. Долгопериодные флюктуации численности северотихоокеанских сардин. Сообщение 1. Динамика численности дальневосточной *Sardinops sagax melanosticta* (Schlegel) и калифорнийской *Sardinops sagax caerulea* (Girard) сардин в XX веке // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 6. — С. 963–975.
- 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. DOI: [10.26428/1606-9919-2017-191-130-146](https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-191-130-146).
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Долганова Н.Т. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого нектона — кормовой базы тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 160. — С. 185–221.
- Шунтов В.П., **Найденко С.В.**, Заволокин А.В. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 3. Суточная ритмика питания, состав рационов и избирательность питания тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 161. — С. 3–24.
- Шунтов В.П., Темных О.С., **Найденко С.В.** и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы нектона // Изв. ТИНРО. — 2010в. — Т. 161. — С. 25–52.

Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С., ... **Найденко С.В.**, Долганова Н.Т. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010г. — Т. 160. — С. 149–184.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообщества рыб пелагиали западной части Берингова моря // Биол. моря. — 1988а. — № 2. — С. 56–65.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообщества рыб пелагиали тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов // Биол. моря. — 1988б. — № 4. — С. 54–62.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993а. — 426 с.

Шунтов В.П., Радченко В.И., Лапко В.В., Полтев Ю.Н. Распределение лососей в водах Сахалино-Курильского региона в период анадромных миграций // Вопр. ихтиол. — 1993б. — Т. 33, № 3. — С. 348–358.

Шунтов В.П., Радченко В.И. Чучукало В.И. и др. Состав планктонных и нектонных сообществ верхней эпипелагиали сахалино-курильского региона в период анадромных миграций // Биол. моря. — 1993в. — № 4. — С. 32–43.

Шунтов В.П., Горбатенко К.М., Надточий В.В. и др. Современное состояние эпипелагических сообществ сахалино-курильского региона // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 3. — С. 161–168.

Шунтов В.П., Дулепова Е.П. Биологический баланс, современное состояние био- и рыбопродуктивности экосистемы Охотского моря и элементы ее функционирования // Гидрометеорология и гидрохимия морей. — Т. 9 : Охотское море, вып. 2 : Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. — СПб. : Гидрометеоиздат, 1993. — С. 81–93.

Шунтов В.П., Дулепова Е.П. Современное состояние, био- и рыбопродуктивность экосистемы Берингова моря // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 358–388.

Шунтов В.П., Дулепова Е.П. Современный статус, био- и рыбопродуктивность экосистемы Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 248–261.

Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М. и др. Питание минтая (*Theragra chalcogramma*) в анадырско-наваринском районе Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 3. — С. 362–369.

Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. ... **Найденко С.В.** и др. Глава 2. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в экономической зоне дальневосточных морей России // Динамика экосистем и современные проблемы сохранения биоресурсного потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.

Шунтов В.П., Иванов О.А. Климатические изменения и современное состояние биоты российских вод дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 197. — С. 83–107. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-83-107.

Шунтов В.П., Лапко В.В., Баланов А.А., Старцев А.В. Межгодовые изменения в анадромных миграциях лососей в водах Сахалино-Курильского региона // Биол. моря. — 1995. — Т. 21, № 2. — С. 116–124.

Шунтов В.П., Лапко В.В., Надточий В.В., Самко Е.В. Межгодовые изменения в ихтиоценах верхней эпипелагиали сахалино-курильского региона // Вопр. ихтиол. — 1994а. — Т. 34, № 5. — С. 649–656.

Шунтов В.П., Лапко В.В., Надточий В.В., Самко Е.В. Межгодовые изменения в ихтиоценах верхней эпипелагиали западной части Берингова моря и тихоокеанских вод Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1994б. — Т. 34, № 5. — С. 642–648.

Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С. Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ,

современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 3–15.

Шунтов В.П., Свиридов В.В. Экосистемы Берингова моря на рубеже 20 и 21-го веков // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 142. — С. 3–29.

Шунтов В.П., Темных О.С. Дальневосточная лососевая путина–2018: абсолютный исторический рекорд, обеспеченный камчатской горбушей // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 3–13.

Шунтов В.П., Темных О.С. Иллюзии и реалии экосистемного подхода к изучению и управлению морскими и океаническими биологическими ресурсами // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 3–29.

Шунтов В.П., Темных О.С. Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 19–36.

Шунтов В.П., Темных О.С. Пространственная дифференциация азиатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* во время анадромных миграций в 1995 г. 1. Численность, распределение в море и миграции // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 6. — С. 808–816.

Шунтов В.П., Темных О.С. Рекордная лососевая путина — 2009 // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 3–11.

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

Шунтов В.П., Темных О.С. Современные перестройки в морских экосистемах в связи с климатическими изменениями: приоритетность глобальных или региональных факторов? // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011б. — С. 49–64.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008а. — 481 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщение 2. Современный статус пелагических и донных сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 155. — С. 33–65.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тотальная оценка кормовой базы (макропланктон и мелкий нектон) тихоокеанских лососей в дальневосточных морях и сопредельных океанских водах // Бюл. № 2 «Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей»». — Владивосток: ТИНРО-центр, 2007. — С. 260–266.

Шунтов В.П., Темных О.С., **Найденко С.В.** Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 3–22. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-3-22.

Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. Количественная характеристика населения пелагиали Тихого океана. Биомасса планктона и продукционно-деструкционные процессы // Океанол. — 1988. — Т. 28, вып. 6. — С. 992–1000.

Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. Сравнение концентрации зоопланктона, определяемой по данным различных сетей, батометров и по наблюдениям из подводных аппаратов, использовавшихся в черноморских экспедициях Института океанологии РАН // Комплексные исследования северо-восточной части Черного моря. — М. : Наука, 2002. — С. 459–468.

Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана : моногр. — М. : Наука, 1987. — 480 с.

Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Анюхина Л.Л. Продукционные характеристики эпипелагических сообществ Мирового океана // Океанол. — 1997. — Т. 37, № 3. — С. 381–389.

Экологический энциклопедический словарь / Дедю И.И. — Кишинев : Гл. ред. Молд. сов. энцикл., 1989. — 406 с.

Юровицкий Ю.Г. О питании синца *Abramus ballerus* (L) Рыбинского водохранилища // Вopr. ихтиол. — 1962. — Т. 2, вып. 2. — С. 350–360.

Allhoff K.T., Ritterskamp D., Rall B.C. Evolutionary food web model based on body masses gives realistic network with permanent species turnover // Scientific reports. — 2015. — Vol. 5. P. 10955.

Andersen V. Effects of temperature on the filtration rate and percentage of assimilation rate of *Salpa fusiformis* Cuvier (Tunicata: Thaliacea) // Hydrobiologia. — 1986. — Vol. 137. — P. 135–140.

Andersen V. Salp and pyrosomid blooms and their importance in biogeochemical cycles // The biology of pelagic tunicates / Bone Q. (ed.). — Oxford University Press, Oxford, 1998. — P. 125–137.

Auel H., Harjes M., da Rocha R. et al. Lipid biomarkers indicate different ecological niches and trophic relationships of the Arctic hyperiid amphipods *Themisto abyssorum* and *T. libellula* // Polar Biol. — 2002. — № 25. — P. 374–383.

Aydin K.Y., Lapko V.V., Radchenko V.I., Livingston P.A. A comparison of the eastern and western Bering Sea shelf/slope ecosystems through the use of mass-balance food web models : U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-130. — 2002. — 78 p.

Batten S.D., Ruggerone G.T., Ortiz I. Pink Salmon induce a trophic cascade in plankton populations in the southern Bering Sea and around the Aleutian Islands // Fish. Oceanogr. — 2017. — Vol. 27, Iss. 6. — P. 548–559. DOI: 10.1111/fog.12276.

Beamish, R. J., Leask, K. D., Ivanov, O.A., Balanov, A. A., Orlov, A. M., Sinclair B. The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres // Progress In. Oceanography. — 1999. — Vol. 43, Is. 2–4. — P. 399–442.

Beaugrand, G. Spatial, seasonal and long-term fluctuations of plankton in relation to hydroclimatic features in the English Channel, Celtic Sea and Bay of Biscay G. Beaugrand, F. Ibañez, P.C.Reid // Marine Ecology Progress Series. — 2000. — Vol. 200. — Pp. 93–102.

Bedo A.W., Acuna J.L., Robins D., Harris R.P. Grazing in the micron and the sub-micron particle size range: the case of *Oikopleura dioica* (Appendicularia) // [Pap.] Zooplankton Ecol. Symp., Appleton, Wisc., Aug. 21–25 // Bull. Mar. Sci. — 1993. — Vol. 53, № 1. — P. 2–14.

Benassi G., Haldi M., McKenzie K.G. Preliminary research on species distribution of planktonic ostracods (Halocyprididae) in the Rossa Sea, Antarctica // J. Crustac. Biol. — 1992. — Vol. 12, № 1. — P. 68–78.

Bernard M. Recent advances in research on the zooplankton of the Mediterranean Sea // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. — 1967. — Vol. 5. — P. 231–255.

Bond N.A., Cronin M.F., Freeland H., Mantua N. Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific // Geophys. Res. Lett. — 2015. — Vol. 42, Iss. 9. — P. 3414–3420. DOI: 10.1002/2015GL063306.

Bradstreet, M.S., Cross W.E. Trophic relationships at high Arctic ice edges // Arctic. — 1982. — № 35 (1). — P. 1–12.

Brodeur R., McKinnell S., Nagasava K., et. al. Epipelagic nekton of the North Pacific Subarctic and Transition zones // Progress in Oceanography. — 1999. — Vol. 43, № 2-4. — P. 365–397.

CephBase. 2018. <http://cephbase.eol.org>.

Clarke, T.A., Diel feeding patterns of 16 species of mesopelagic fishes from Hawaiian waters // Fish Bulletin US. — 1978. — Vol. 76. — P. 495–513.

Cole J.J., Findlay S. and Pace M.L. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: Across-system overview // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1988. — Vol. 42. — P. 1–10.

Collard S.B. Forage of some eastern Pacific midwater fishes // Copeia 2, 1970. — P. 348–354.

Coyle K.O., Eisner L.B., Mueter F.J., et al. Climate change in the southeastern Bering Sea: impact on Pollock stocks and implications for the oscillating control hypothesis. // Fisheries oceanography. — 2011. — Vol. 20, Iss. 2. — P. 139–156.

Coyle K.O., Pinchuk A.I. Annual cycle of zooplankton abundance, biomass, and production on the northern Gulf of Alaska shelf, October 1997 through October 2000 // Fish. Oceanogr. — 2003. — Vol. 12, Iss. 4–5. — P. 327–338.

- Crisp D.J. Swarming of planctonic organism // *Natur.* — 1962. — Vol. 85, № 4815. — P. 597–598.
- Dagg M. Grazing by the copepod community does not control phytoplankton production in the Subarctic Pacific Ocean // *Progr. Oceanogr.* — 1993a. — Vol. 32. — P. 163–183.
- Dagg M. Sinking particles as a possible source of nutrition for the large calanoid copepod *Neocalanus cristatus* in the Subarctic Pacific Ocean // *Deep Sea Res.* — 1993b. — Vol. 40. — P. 1431–1445.
- Davis N.D., Fukuwaka M., Armstrong J.L., Myers K. Salmon Food Habits Studies in the Bering Sea, 1960 to Present // *NPAFC Techn. Rep.* — 2005. — № 6. — P. 24–28.
- Debertin A.J., Irvine J.R., Holt C.A. et al. Marine growth patterns of southern British Columbia chum salmon explained by interactions between density-dependent competition and changing climate // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 2017. — Vol. 74, Iss. 7. — P. 1077–1087. DOI: [10.1139/cjfas-2016-0265](https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0265).
- Dodimead A.J., Favorite K, and Hiranon T. Review of oceanography of the subarctic Pacific region // *International North Pacific Fisheries Commission, Bull.* — 1963. — Pt. II, 13. — P. 1–195.
- Dolganova N.T., Kidokoro H. Compared catch efficiency of different plankton nets in the Japan sea // *PICES. XII Annual Meeting. Abstr.* — Seoul, Republic of Korea, 2003. — P. 72.
- Drits A.V., Arashkevich E.G., Semenova T.N. Role of Pyrosoma, salpae and Copepoda in utilization and flux of organic matter off West Africa // *Russ. J. Aquat. Res.* — 1993. — Vol. 2, № 1. — P. 1–12.
- Dunne J.A., Williams, R.J., Martinez N.D. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* — 2002. — Vol. 99. — P. 12917–12922.
- Eisner L. The Bering Sea: Current status and recent trends // *PICES press.* — 2016. — Vol. 24, № 1. — P. 42–45.
- Eisner L., Gann J., Cieciel K. Variations in temperature and salinity during late summer/early fall 2002–2015 in the eastern Bering Sea — *BASIS // Techn. Report NPFMC.* — 2016. — P. 69–72.
- Eschmeyer W.N. *Catalog of fishes* : 3 vols. — San Francisco, 1998. — 2905 p.
- Favorite F., Dodimead A.J., Nasu K. Oceanography of subarctic Pacific region // *Bull. Int. Pacif. Fish. Commis.* — 1976. — № 33. — P. 1–187.
- Feller R.J., Kaczynski V.W. Size selective predation by juvenile chum salmon (*Oncorhynchus*) on epibenthic prey in Puget Sound // *J. Fish. Res. Bd Canada.* — 1975. — Vol. 32, № 8. — P. 1419–1429.
- Fortier M., Fortier L., Hattori H. et al. Visual predators and the diel vertical migration of copepods under Arctic sea ice during the midnight sun // *J. Plank. Res.* — 2001. — Vol. 23. — P. 1263–1278.
- Fraser J.H. Experimental feeding of some medusae and chaetognatha // *J. Fish. Res. Bd Can.* — 1969. — Vol. 26, № 7. — P. 1743–1762.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. (eds.). 2018. *Catalog of fishes: genera, species, references.* (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcat-main.asp>). Electronic version accessed 28.03.2018.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., van der Laan R. (eds.). 2020. *Eschmeyer's catalog of fishes: genera, species, references.* (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Version 01/2020)
- Frost B.W., Landry M.R., Hassett R.P. Feeding behavior of large calanoid copepods *Neocalanus cristatus* and *Neocalanus plumchrus* from the subarctic Pacific Ocean // *Deep Sea Res.* — 1983. — Vol. 30. — P. 1–13.
- Gascuel D., Pauly D. EcoTroph: modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing // *Ecol. Modelling.* — 2009. — Vol. 220. — P. 2885–2898. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.07.031>.

Gibbons M.S. Diet feeding and vertical migration of *Sagitta serratodentata* Krohn tasmania Thomson (Chaetognatha) in the southern Benguela // J. Plankton Res. — 1992. — Vol. 14, № 2. — P. 249–259.

Gifford D.J. Protozoa in the diets of Neocalanus spp. in the oceanic subarctic Pacific Ocean // Progr. Oceanogr. — 1993. — Vol. 32. — P. 161–177.

Gilmer R.W., Harbison G.R. Diet of *Limacina helicina* (Gastropoda: Thecosomata) in Arctic waters in the medsummer // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1991. — Vol. 77, № 2–3. — P. 125–134.

Glebov I.I., **Naydenko S.V.**, Kuznetsova N.A. et al. Composition and structure of epipelagic nekton and plankton communities in the Western parts of Subarctic frontal zone in Winter-Spring 2011 : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. № 1331(1). — 2011. — 28 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2011/>)

Hanawa K. Long-Term Variation in SST Fields of the North Pacific Ocean // Can. Spec. Publ. of Fish. and Aquat. Sci. — 1995. — № 121. — P. 25–36.

Hargreaves B. PICES — Globec International Program on Climate Change and Carrying Capacity // Pices Sci. Rep. — 1995. — № 3. — P. 69–70.

Harris R.P. Feeding ecology of Calanus // Ophelia. — 1996. — Vol. 44. — P. 85–109.

Heard W.R., Shevlyakov E.A., Zikunova O.V., McNicol R.E. Chinook salmon — trends in abundance and biological characteristics // The North Pacific Anadromous Fish Commission. Bulletin. — 2007. — № 4. — P. 77–91.

Hirano T. The oceanographic study on the Subarctic region of the Northwestern Pacific Ocean. On the formation of the Subarctic Water system // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. — 1957. — № 15. — P. 57–69.

Hirche H.-J., Bohrer R.N. Reproduction of the Arctic copepod Calanus glacialis in Fram Strait // Marine Biology. — 1987. — Vol. 94. — P. 11–17. [doi: 10.1007/BF00392894](https://doi.org/10.1007/BF00392894)

Hood D.W. The Bering Sea // Ecosyst. World. «Estuaries and Enclosed Seas». — 1983. — Vol. 26. — P. 337–373.

Irvine J.R., Fukuwaka M., Kaga T. et al. Pacific Salmon Status and Abundance Trends : N. Pac. Anadr. Fish Comm. — Doc. № 1199, ReVol. 1. — 2009. — 153 p. (Available at <http://www.npafc.org>).

Irvine J.R., Tompkins A., Saito T. et al. Pacific Salmon Status and Abundance Trends — 2012 Update : N. Pac. Anadr. Fish Comm. — Doc. № 1422. — 2012. — 89 p. (Available at <http://www.npafc.org>).

Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M. et al. Resent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1993. — Vol. 50. — P. 290–295.

Ishida Y., Ueno Y., Nagasawa K., and Shiimoto A. Review of ocean salmon research by Japan from 1991 to 1998 // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. — 2000. — № 2. — P. 191–201. (Available at <http://www.npafc.org>).

Ito H. Standing crops and productivities of planctonic ciliates in the subarctic and subtropical North Pacific : PhD. Thesis. — Tohoku University (English abstract), 2002. — 145 p.

Ivanov O.A., Khoruzhiy A.A. Interannual Dynamics of the Fish Community's Integral Characteristics in the Upper Epipelagic Layer of the Pacific Ocean's Russian Part in June–September 2004–2018 // J. Ichthyol. — 2019. — Vol. 59, № 5. — P. 727–742. DOI: 10.1134/S0032945219050047. [Иванов О.А. Хоружий А.А. Видовая структура пелагических ихтиоценов в российских водах дальневосточных морей и Тихого океана в 1980–2009 гг. // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 55 (4) — С. 412–412. DOI: 10.1134/S0042875219050059]

Kaeriyama M., Ishida Y., Urawa S. Increase in body size with decrease in population size of chum salmon returning to Hokkaido, Japan, Since the late 1990s // Abstract presented at the Tenth Annual Meeting of the North Pacific Marine Science Organization (PICES). Victoria, Canada, 2001. — P. 133.

Kaeriyama M., Seo H., Kudo H. Trends in run size and carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. — 2009. — № 5. — P. 293–302.

Kaga, T., Sato S., Fukuwaka M. et al. Total lipid contents of winter chum and pink salmon in the North Pacific Ocean and Gulf of Alaska : N. Pac. Anadr. Fish Comm. Doc. — 2006. — № 962. (Rev. 1). — 12 p. (Available at <http://www.npafc.org>).

Karpenko V.I., Volkov A.F., Koval M.V. Diets of Pacific salmon in the Sea of Okhotsk, Bering Sea, and northwest Pacific Ocean // NPAFC Bull. — 2007. — Vol. 4. — P. 105–11.

Katugin O.N., Shevtsov G.A., Zuev M.A., Dakus A.V. Patterns of size structure and ecology in the northern gonate squid (*Boreoteuthis borealis*) in the Okhotsk Sea and northwestern Pacific Ocean // PICES 16th Annual Meeting, Victoria, Canada. — 2007. — P. 152.

Katugin O.N., Shevtsov G.A., Zuev M.A. et al. Spatial and seasonal distribution of the squid *Okutania anonycha* (Percy et Voss, 1963) (Cephalopoda: Gonatidae) in the northwestern Pacific Ocean and adjacent areas // Ruthenica. — 2005. — Vol. 15, № 1. — P. 65–79.

Kawamura K., Fujii F. Forage of the mesopelagic fishes, *Symbolophorus californiensis* (Eigenmann and Eigenmann) and *Tarletonbeania taylori* Mead caught in gill nets in the northwestern North Pacific Ocean // Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo. — 2000. — № 26. — P. 143–159.

Khen G.V. Oceanographic conditions and Bering Sea biological productivity // Proc. Int. Symp. Biol. Walley. Pollock. — Fairbanks, Alaska, 1989. — P. 79–89.

Khen G.V., Basyuk E.O. Oceanographic Conditions of the Bering Sea in BASIS // NPAFC Technical Report. — 2004. — № 6. — P. 21–23

Khoruzhiy A.A., **Naydenko S.V.** Structure of the nekton community of the upper epipelagial in the Northwestern Pacific Ocean in February–April // PICES 24th Annual Meeting. — Qingdao, China, 2015. — P. 141. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/2015-PICES-Book-of-Abstracts.pdf>)

Kitani K. On the polar frontal zone of the northern North Pacific Ocean // Biological oceanogr. of the northern NPO. — Idemitsu Shoten, Tokyo, 1972. — P. 73–82.

Klimov A.V., Lozovoy A.P., Zhiganova I.V. Behavioral and Biochemical Adaptations of Juvenile Pacific Salmon in the Okhotsk Sea and Northwestern Pacific Ocean // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. — 2013. — № 9. — P. 131–135. (Available at <http://www.npafc.org>).

Klimov A.V., Lozovoy A.P., Zhiganova I.V. Relationship of energy metabolism and juvenile Pacific salmon survival of during adaptation at sea // Doc. dep., PICES Intern. Sympos. «Environmental changes in the North Pacific and impacts on biological resources and ecosystem services». — Vladivostok, 2017. — P. 52.

Kobari T., Ikeda T. Life cycle of *Neocalanus flemingeri* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, western subarctic Pacific, with notes on its regional variations // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2001. — Vol. 209. — P. 243–255.

Kobari T., Ikeda T. Life cycle of *Neocalanus* species in the Oyashio region // Bull. Plankton Soc. Japan. — 2000. — Vol. 47(2). — P. 129–135.

Kobari T., Ikeda T. Vertical distribution, population structure and life of *Neocalanus cristatus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on its variations // Mar. Biol. — 1999. — Vol. 134. — P. 683–696.

Kobari T., Ikeda T. Vertical distribution, population structure and life cycle of *Neocalanus cristatus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on its regional variations // Mar. Biol. — 1999. — Vol. 134. — P. 683–696.

Kosaka S. Relation analis of migration and fishing conditions of saury in the North Pacific ocean // Bull. Tohok. Reg. Lab. — 1986. — № 47. — P. 229–247.

Kotory M., Tamura M., Hanamura Y. An incidence of surface swarming of *Euphausia pacifica* off the coast of western Hokkaido, Japan // Bull. Plankton Soc. Jap. — 1995. — Vol. 42, № 1. — P. 80–84.

Kuroda K. Long-term variability of Japanese sardine // Umi-to-sora, 1991. — Vol. 66 (special). — P. 19–36.

LeBrasseur R.J. Stomach contents of juvenile Pacific salmon in Chatham Sound and adjacent waters // J. Fish. Res. Board Can. — 1969. — № 26 — P. 2219–2223.

- Liu H., Dagg M.J., Strom S. Grazing of calanoid copepod *Neocalanus cristatus* on the microbial food web in the coastal Gulf of Alaska // Journ. Planct. Res. — 2005. — Vol. 27, № 7. — P. 647–662.
- Lobanov V.B., Bulatov N.V. Physical structure and behavior of the Kuril eddies // Nemuro Workshop on Western Subarctic Circulation '93 : abstract. — Hokkaido, Japan, 1993. — P. 4.
- Mackas D.L., Frost B. Distributions and seasonal interannual variation in the phytoplankton and zooplankton biomass and species composition // PICES Sci. Rep. — 1993. — № 1. — P. 51–58.
- Madin L.P., Kremer P., Wiebe P.H., Purcell J.E., Horgan E.H., Nemazie D.A. Periodic swarms of the salp *Salpa aspera* in the Slope Water off the NE United States: Biovolume, vertical migration, grazing, and vertical flux // Deep-Sea Research, Part I. — 2006. — Vol. 53, № 5. — P. 804–819.
- Madin, L.P., Purcell, J.E., Miller, C.B., Abundance and grazing effects of *Cyclosalpa bakeri* (Tunicata, Thaliacea) in the subarctic Pacific // Marine Ecology Progress Series. — 1997. — Vol. 157. — P. 175–183.
- Major R.L., Ito J., Ito S. and Godfrey H. Distribution and origin of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in offshore waters of the North Pacific Ocean // Bull. INPFC. — 1978. — Vol. 38. — P. 54.
- Mantua N.J., Hare S.R., Zhang Y. et al. A Pacific Interdecadal Climate Oscillation with Impacts on Salmon Production // Bull. Amer. Meteor. Soc. — 1997. — Vol. 78, № 6. — P. 1070–1079.
- Manzer J.I., Ishida T., Peterson A.E., Hanavan M.G. Salmon of the North Pacific Ocean. Part 5: Offshore distribution of salmon : Int. North Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. — 1965. — № 15. — 452 p.
- Maskas D.L., Tsuda A., Mezoplankton in eastern and western Subarctic Pacific: community structure, seasonal life histories, and interannual variability // Progr. Oceanogr. — 1999. — Vol. 43, № 2–4. — P. 335–363.
- Mauchline J. The biology of *Thysanoessa raschii* (M. sars), with a comparison of its diet with that of *Meganctiphanes norvegica* (M. sars) // Some contemporary studies in marine science / ed. H. Barnes. — N.Y. : Hatnev Pub. Co, 1966. — P. 493–510.
- Miller A.J., Song H., Subramanian A.C. The physical oceanographic environment during the CCE-LTER Years: Changes in climate and concepts // Deep-Sea Research II. — 2015. — Vol. 112. — P.6–17
- Miller C.B., Frost B.W., Batchelder H.P. et al. Life histories of large, grazing copepods in a subarctic ocean gyre: *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, and *Eucalanus bungii* in the Northeast Pacific // Progr. Oceanogr. — 1984. — Vol. 13. — P. 201–243. [doi: 10.1016/0079-6611\(84\)90009-0](https://doi.org/10.1016/0079-6611(84)90009-0)
- Minobe S. Climate variability with periodicity of 50-70 years over the North Pacific and North America // Proceeding of CREAMS'97 (Circulation Research of the East Asian Marginal Seas), Fukuoka, 28–30 January 1997. — 1997. — P. 149–152.
- Mizobata K., Wang J., Saitoh S.-I. Eddy-induced crossslope exchange maintaining summer high productivity of the Bering Sea shelf break // J. of Geophys. Res.: Oceans. — Vol. 111. — 2006. — P. C10017. [doi:10.1029/2005JC003335](https://doi.org/10.1029/2005JC003335)
- Moku M., Kawaguchi K., Watanabe H., Ohno A. Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2000. — Vol. 207. — P. 129–140.
- Moroz V.V. Oceanological zoning of the Kuril islands area in the Spring-Summer period // PICES Sci. Rep. — 1996. — № 6. — P. 117–119.
- Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A., ... **Naydenko S.V.** et al. Pacific salmon and steelhead: Life in a changing winter ocean (Invited) // Abstract NPAFC – PICES Workshop “Linkages between the winter distribution of Pacific salmon and their marine ecosystems and how this might be altered with climate change”, PICES-2014. — Yeosu, Republic Korea, 2014. — P. 209. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2014-Book-of-Abstracts.pdf>)
- Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A., ... **Naydenko S.V.** et al. Pacific salmon and steelhead: Life in a changing winter ocean (Invited) // Abstract International Symposium on Pacific Salmon

and Steelhead Production in a Changing Climate: Past, Present, and Future. — Kobe, Japan, 2015. — P. 7. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/AbstractProgramSymposia2015.pdf>)

Nagasawa K. Is there abundant zooplankton prey for salmon in the subarctic North Pacific in winter? // Nat. Res. Inst. Far Seas Fish. Bull. — 1999. — № 36. — P. 69–75.

Nagasawa K. Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. — 2000. — № 2. — P. 21–32. (Available at <http://www.npafc.org>.)

Nagasawa K., Ishida Y., Ueno Y., and Koval M.V. Data on winter zooplankton biomass in the North Pacific Ocean: trans-Pacific surveys aboard the R/V «Kaiyo maru» in November–December 1992 and January 1996 // Salmon Rep. Ser. — 1997. — № 43. — P. 31–40. (Available from the National Research Institute of Far Seas Fisheries, Shimizu-shi, Shizuoka 424-8633, Japan).

Nagasawa K., Ishida Y., Ueno Y., Koval M.V. Winter zooplankton biomass in the western and central North Pacific Ocean and Bering Sea: survey aboard the R/V «Kaiyo maru» in February 1998 // Salmon Report Ser. — 1999. — № 48. — P. 39–44.

Nagasawa K., Ohtsuka S., Saeki S. et al. Abundance and in-situ feeding habits of *Neocalanus cristatus* (Copepoda: Calanoida) in the Central and Western North Pacific Ocean in summer and winter // Bull. Natl. Res. Inst. Far Seas Fish. — 2001. — Vol. 38. — P. 37–52.

Nakagawa Y., Ota T., Endo Y. et al. Importance of ciliates as prey of the euphausiid *Euphausia pacifica* in the NW North Pacific // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 2004. — Vol. 271. — P. 261–266.

Nakamura Y., Turner J.T. Predation and respiration by the small cyclopoid copepod *Oithona similis*: how important is feeding on the ciliates and neterotrophic flagellates // J. of Plankton Res. — 1997. — Vol. 19. — P. 1275–1288.

Naydenko S.V. Consumption of the food hydrobionts by the Pacific Salmon in the epipelagic in the South Kuril region // PICES 10th Annual Meeting. — Hakodate, Hokkaido, Japan, 2001. — P. 38. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2001%20Abstracts.pdf>)

Naydenko S.V. Food supply for pacific salmon during their marine period of life in the North Pacific in 1980–2011 // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Tech. Report № 8. — 2012. — P. 89–93. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/TechReport8.pdf>)

Naydenko S.V. Food supply of Pacific salmon during the marine period of life in the North Pacific, 1980–2011 // Abstract NPAFC International Workshop on Explanations for the High Abundance of Pink and Chum Salmon and Future Trends. — Nanaimo, BC, Canada, 2011. — P. 47. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2011PinkChumWrkshpProgramAstracts.pdf>)

Naydenko S.V. Food web changes in epipelagic nektonic communities of the Northwest Pacific // Abstract International Symposium “ICES/PICES Symposium on Drivers of dynamics of small pelagic fish resources”. — Victoria, Canada, 2017. — P. 188. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/2017-Pelagics-Book-of-Abstracts.pdf>)

Naydenko S.V. Russian researches of winter dwelling of the pacific salmon in the central and western parts of the Subarctic Front zone // Abstract NPAFC – PICES Workshop “Linkages between the winter distribution of Pacific salmon and their marine ecosystems and how this might be altered with climate change”, PICES-2014. — Yeosu, Republic Korea, 2014. — P. 210. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2014-Book-of-Abstracts.pdf>)

Naydenko S.V. Seasonal dynamics of structure and biomass of the plankton in the South Kuril region // PICES 9th Annual Meeting. — Hakodate, Hokkaido, Japan, 2000. — P. 105. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2000%20Abstracts.pdf>)

Naydenko S.V. Structural changes in the pelagic communities in the south Kuril region in 1990s // 3rd International Zooplankton Production Symposium. — Gijon, Spain, 2003a. — P. 130.

Naydenko S.V. Structural changes in the zooplankton communities in the coastal and oceanic waters off the South Kuril Islands in 1990s // PICES 12th Annual Meeting. — Seoul, Korea, 2003b. — P. 214. (Available at https://meetings.pices.int/publications/presentations/PICES_12)

Naydenko S.V. The feeding habits of pacific salmon, their trophic status and role in the North Pacific marine ecosystem // Salmon: Biology, Nutrition and Consumption. Series: Fish, Fishing and Fisheries. — N.Y. : Nova Sci. Publ., 2010. — P. 61–111.

Naydenko S.V. The role of pacific salmon in trophic structure of the upper epipelagic layer in the western Bering Sea during Summer-Autumn 2002–2006 // Abstract NPAFC International Symposium on the Bering-Aleutian Salmon International Surveys (BASIS): Climate Change, Production Trends, and Carrying Capacity of Pacific Salmon in the Bering Sea and Adjacent Waters. — Seattle, Washington, USA, 2008. — P. 28. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/08/Symposium2008ProgramAbstracts.pdf>)

Naydenko S.V. The role of pacific salmon in trophic structure of the upper epipelagic layer in the western Bering Sea during summer–autumn 2002–2006 // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. № 5. — 2009. — P. 231–241. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/09/bulletin5.pdf>)

Naydenko S.V. The role of pacific saury in trophic structure in the epipelagic in the South Kuril Islands // PICES 11th Annual Meeting. — Qingdao, China, 2002. — P. 38. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2002%20Abstracts.pdf>)

Naydenko S.V., Efimkin A.Ya., Karyakin K.K. et al. Result of Research Survey by R/V «TINRO» in Winter-Spring 2010 in Subarctic Frontal Zone : N. Pac. Anadr. Fish Comm. Doc. — 2010. — № 1272. — 13 p. (Available at <http://www.npafc.org>).

Naydenko S.V., Efimkin A.Ya., Kuznetsova N.A., Kosenok N.S. Food habits and trophic position of Pacific salmon in the Bering Sea epipelagic communities in autumn 2000–2004 : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. № 876. — 2005a. — 30 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2005/>)

Naydenko S.V., Efimkin A.Ya., Lazhentsev A.E. Regional diversity of juvenile pink salmon diet in autumn // Abstract NPAFC – PICES Joint Symposium “The status of Pacific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems”. — Jeju Island, Republic of Korea, 2005b. — P. 20 (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/08/Symposium2005ProgramAbstracts.pdf>)

Naydenko S.V., Efimkin A.Ya., Lazhentsev A.E. Regional diversity of juvenile pink salmon diet in autumn // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. № 4. — 2007a. — P. 117–126. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/09/bulletin4.pdf>)

Naydenko S.V., Efimkin A.Ya., Volkov A.F. et al. Trophic position of Pacific salmon juveniles in the western Bering Sea epipelagic communities during autumn // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Tech. Report № 7. — 2007b. — P. 40–41. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/TechReport7.pdf>)

Naydenko S.V., Efimkin A.Ya., Volkov A.F. et al. Trophic position on Pacific salmon juveniles in the western Bering Sea epipelagic communities during autumn // Abstract Second NPAFC International Workshop on Factors Affecting Production of Juvenile Salmon. — Sapporo, Japan, 2006. — P. 28.

Naydenko S.V., Figurkin A.L. Spatial distribution of pink salmon in the Subarctic Front zone in winter–spring : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. № 1507. — 2014. — 21 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2014/>)

Naydenko S.V., Kuznetsova N.A. Food supply of juvenile pink salmon in the subarctic frontal zone of the western North Pacific Ocean in the winter and spring // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. — 2013a. — № 9. — 253–254 (Available at <http://www.npafc.org>).

Naydenko S.V., Kuznetsova N.A. Food supply for pink salmon in the subarctic frontal zone of the western North Pacific Ocean in the winter // Abstract 3rd International Workshop on Migration and Survival Mechanisms of Juvenile Salmon and Steelhead in Ocean Ecosystems. — Kaiulani Honolulu, Hawaii, USA, 2013b. — P. 33.

Naydenko S.V., Kuznetsova N.V. Trophic relations of Pacific salmon in epipelagic water layers of the South Kuril Islands : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. № 727. — 2003. — 15 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2003/>)

Naydenko S.V., Temnykh O.S. Is the winter the critical period of the marine life of Pacific salmon? // Abstract International Symposium on Pacific Salmon and Steelhead Production in a Chang-

ing Climate: Past, Present, and Future. — Kobe, Japan, 2015. — P. 8. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/AbstractProgramSymposia2015.pdf>)

Naydenko S.V., Temnykh O.S., Figurkin A.L. Is the winter the critical period in the marine life history of Pacific salmon? // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. № 6. — 2016. — P. 139–152. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/09/bulletin6.pdf>)

Nemoto T. Chlorophyll pigments in the stomach of euphausiids // J. Oceanogr. Soc. Jap. — 1968. — Vol. 24. — P. 253–260.

Nesis K.N. Gonatid squids in the subarctic north Pacific: ecology, biogeography, niche diversity and role in the ecosystem // Adv. Mar. Biol. — 1997. — Vol. 32. — P. 243–324. doi: 10.1016/S0065-2881(08)60018-8

Nesis K.N., Nezlin N.P. Intraspecific groupings of gonatid squids // Rus. J. Aquat. Ecol. — 1993. — Vol. 2, № 2. — P. 91–102.

Nomura T., Urawa S., Ueno Y. Variations in muscle lipid content of high-seas chum and pink salmon in winter // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. — 2000. — № 2. — P. 347–352 (Available at <http://www.npafc.org>).

Nomura, T., and Kaga T. Trophic status of young ocean chum salmon estimated by lipid analysis // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. — 2007. — № 7. — P. 99–100 (Available at <http://www.npafc.org>).

Nomura T., Carlson H.R., Urawa S. et al. Variations in lipid content of high-seas chum and pink salmon : N. Pac. Anadr. Fish Comm. Doc. — 1999. — № 423. — 9 p. (Available at <http://www.npafc.org>).

Nordhausen W., Huntley M., Lopez Mai D.G. Carnivory by *Euphausia superba* during the antarctic winter // Antarct. J. US. — 1992. — Vol. 27, № 5. — P. 181–183.

Ohshima K., Wakatsuchi M. and Saitoh S. Velocity Field of the Oyashio Region Observed with Satellite-Tracked Surface Drifters during 1999–2000 // Journ. of Oceanography. — 2005. — Vol. 61. — P. 845–855.

with Satellite-Tracked Surface Drifters during 1999–2000 // Journ. of Oceanography. — 2005. — Vol. 61. — P. 845–855.

Ohtani K. Oceanographic structure in the Bering Sea // Mem. Fac. Fish. Hok. Univ. — 1973. — Vol. 21, № 1. — P. 64–106.

Ohtani K. Re-consideration on the definition of the Oyashio // Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab. — 1991a. — № 55. — P. 1–24.

Ohtani K. To confirm again the characteristics of the Oyashio // Bull. Hokk. Nat. Fish. Res. Inst. — 1991b. — Vol. 55. — P. 1–24 (in Japan with English abstract).

Ohtsuka S., Ohaye S., Tanimura A. et al. Feeding ecology of copepodid stage of *Eucalanus bungii* in the Chukchi and northern Bering Seas in October 1988 // Proc. NIPR Symp. Polar. Biol. — 1993. — Vol. 6. — P. 27–37

Okkonen S.R., Schmidt G., Cokelet E., Stabeno P. Satellite and hydrographic observations of the Bering Sea “Green Belt” // Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography. — 2004. — Vol. 51, Iss. 10–11. — P. 1033–1051. doi: 10.1016/s0967-0645(04)00099-2

Okutani T. Cuttlefish and Squids of the World in Color. — Tokyo : Okumura Printing Co., Ltd., 1995. — 186 p.

Okutani T. Cuttlefishes and Squids of the World. — Tokyo : Okumura Printing Co., Ltd., 2005. — 254 p.

Omori M. Variations of length, weight, respiratory rate and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding // Marine food chains / J.H. Steele (ed.). — Edinburgh : Oliver and Boyd, 1970. — P. 113–126.

Overland J.E., Wang M., Wood K.R. et al. Recent Bering Sea warm and cold events in a 95-year context // Deep-Sea Res. II. — 2012. — Vol. 65–70. — P. 6–13. DOI: [10.1016/j.dsr2.2012.02.013](https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.02.013).

Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC Press, 1991. — 564 p.

- Pages F., Gonzales H.E., Gonzales S.R. Diet of the gelatinous zooplankton in Hardangerfjord (Norway) and potential predatory impact by *Aglantha digitale* (Trachymedusae) // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1996. — Vol. 139. — P. 69–77.
- Pakhomov E.A., Perissinotto R. Trophodynamics of the hyperiid amphipod *Themisto gaudichaudi* in the South Georgia region during late austral summer // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1996. — Vol. 134, № 1–3. — P. 91–100.
- Park J., Kang C., Suh H. Ontogenetic diet shift in the euphausiid *Euphausia pacifica* quantified using stable isotope analysis // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 2011. — Vol. 429. — P. 103–109.
- Pearcy W.G. Ocean Ecology of North Pacific Salmonids // Washington Sea Grant Program. Seattle: University of Washington Press, 1992. — 179 p.
- Perry R.I., Welch D.W., Harrison P.J. et al. Epipelagic fish production in the open Subarctic Pacific: bottom up or self-regulating control? // PICES Press. — 1998. — Vol. 6, № 1. — P. 26–32.
- Pertsova N.M., Kosobokova K.N. Zooplankton of the White Sea: Features of the Composition and Structure, Seasonal Dynamics, and the Contribution to the Formation of Matter Fluxes // Oceanology. 2003. 43. Suppl. I.P. S109-S122.
- Phillips B., Kremer P., Madin L.P. Defecation by *Salpa thompsoni* and its contribution to vertical flux in the Southern Ocean // Mar. Biol. — 2009. — Vol. 156. — P. 455–467.
- Pielou E.C. The measurement of diversity in different types of biological collections // J. Theor. Biol. — 1966. — Vol. 13. — P. 131–144.
- Pierce R.W. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs / Pierce R., Turner J. // Reviews in Aquatic Sciences. — 1992. — Vol. 6. — P. 139–181.
- Pierce R.W., Turner J.T. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs // Rev. aquat. Sci. — 1992 — № 6. — 139–181.
- Pimm S.L. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis // Oikos. — 1979. — Vol. 33, № 3. — P. 351–357.
- Report of the ICES working group on zooplankton ecology (including ICES/PICES mini-workshop on zooplankton ecology). — Hawaii, USA, 2000, 17–19 April. — 4 p.
- Rogachev K.A. Recent variability in the Pacific western subarctic boundary currents and Sea of Okhotsk // Progress in Oceanography. — 2000. — № 47. — P. 299–336.
- Ross T., Fisher J., Bond N., Galbraith M., and Whitney, F. The Northeast Pacific : Current status and recent trends // PICES Press. — 2019. — Vol. 27, № 1. — P. 36–39.
- Ruggerone G.T., Irvine J.R. Numbers and biomass of natural- and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, 1925–2015 // Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science. — 2018. — Vol. 10, Iss. 2. — P. 152–168. DOI: [10.1002/mcf2.10023](https://doi.org/10.1002/mcf2.10023).
- Runge J.A., Ingram R.G. Under-ice grazing by planktonic calanoid copepods in relation to a bloom of ice microalgae in southeastern Hudson Bay // Limnol. Oceanogr. — 1988. — Vol. 33. — P. 280–286.
- Sambrook R.J. Interactions between threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnæus) and juvenile chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) in an estuarine marsh : M. S. Thesis. — Vancouver : UBC, 1990. — 87 p.
- Sameoto D.D. Yearly respiration rate and estimated energy budget for *Sagitta elegans* // J. Fish. Res. Bd Can. — 1972. — Vol. 29, № 7. — P. 987–996.
- Sassa C., Kawaguchi K., Kinoshita T., Watanabe C. Assemblages of vertical migratory mesopelagic fish in the transitional region of the western North Pacific // Fisheries Oceanography — 2002. — Vol. 11, № 4. — P. 193–204.
- Savinykh V.F., Shelekhov V.A., Davydova S.V., **Naydenko S.V.** et al. Latitudinal changes of plankton and nekton biomass in the Western Transition Zone // PICES 12th Annual Meeting. — Seoul, Korea, 2003. — P. 81. (Available at https://meetings.pices.int/publications/presentations/PICES_12)
- Shannon C.E. A mathematical theory of communication // Bell. Syst. Techn. J. — 1948. — Vol. 27. — P. 379–423, 523–656.

- Sheader M., Evans F. Feeding and gut structure of *Parathemisto gadichaudi* (Guerin) (Amphipoda, Hyperiidea) // J. Mar. Biol. Ass. UK. — 1975. — Vol. 55. — P. 641–656.
- Shevtsov G.A., Zuev M.A., Katugin O.N., Mokrin N.M. Distribution and biology of the Japanese common squid (*Todarodes pacificus*) in the Pacific Ocean off the Kuril Islands and eastern Kamchatka in summer // Ruthenica. — 2005. — Vol. 15, № 2. — P. 99–108.
- Shin-ichi U., Tarashi O. Diet variations in gut pigments of marine cladocerans in the Inland Sea of Japan // Bull. Plankton Soc. Jap. — 1993. — Vol. 40, № 1. — P. 67–69.
- Shin-ichi U., Yasuhisa K. Predatory feeding behavior of Tortanus (Copepoda: Calanoida) : life-stage differences and the predation impact on small planktonic crustaceans // J. Crustac. Biol. — 1994. — Vol. 14, № 3. — P. 473–483.
- Shiomoto A., Nanba M., Nagasawa K., and Ueno Y. East-west distributions of chlorophyll a, primary productivity and their size compositions in the early winter subarctic North Pacific // Lamer. — 1999. — Vol. 37: — P. 69–79.
- Smith P.S., Eppley R.W. Primary production and the anchovy population in the Southern California Bight: Comparison of time series // J. Limnol. and oceanogr. — 1982 — Vol. 27 (1). — P. 1–17.
- Smith S.L. Egg production and feeding by copepods prior to the spring bloom of phytoplankton in Fram Strait, Greenland Sea // Mar. Biol. — 1990. — Vol. 106. — P. 59–69.
- Stabeno P.J., Kachel N.B., Moore S.E. et al. Comparison of warm and cold years on the south eastern Bering Sea shelf and some implications for the ecosystem // Deep-Sea Res. II. — 2012. — Vol. 65-70. — P. 31–45.
- Stabeno P.J., Reed R.K. Circulation in the Bering Sea Basin Observed by Satellite-Tracked Drifters: 1986–1993 // J. of Physical Oceanography. — 1994. — Vol. 24. — P. 848–854.
- Starovoytov A.N., **Naydenko S.V.**, Kurenkova E.V. et al. Composition and structure of epipelagic nekton communities in the Central and Western parts of Subarctic frontal zone in the Winter and Spring of 2009 (Result of 2009 Research Cruise of R/V “TINRO”) : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. № 1188. — 2009. — 29 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2009/>)
- Stepanenko M.A., Gritsay E.V. Eastern Bering Sea pollock recruitment, abundance, distribution and approach to fishery management // Fisheries Science. — 2014. — Vol. 80: — P. 151–160.
- Sugimoto T., Tadokoro K. Interdecadal variations of plankton biomass and physical environment in the North Pacific // Fish. Oceanogr. — 1998. — № 7. — P. 289–299.
- Susumu O., Seisi O., Atsushi T., et al. Feeding ecology of copepodid stages of Eucalanus bungii in the Chukchi and Northern bering seas in october 1988 // Prog. NIPR Symp. Polar Biol. — 1993. — Vol. 6. — P. 27–37.
- Sziper G.P. Feeding rate of the chaetognath *Sagitta enflata* in nature // Estuar. Coast. Mar. Sci. — 1978. — Vol. 7, № 6. — P. 567–575.
- Tadokoro K., Davis N.D., Ishida Y. et al. Data record of zooplankton biomass collected by the Norpac net aboard the RIV Wakatake maru in 1991–1994 in the central North Pacific Ocean and Bering Sea // Salmon Rep. Ser. — 1995. — № 39. — P. 145–151. [Available from the National Research Institute of Far Seas Fisheries, Shimizu-shi, Shizuoka 424-8633, Japan]
- Taguchi S. Monitoring of low trophic level variability and response to long-term forcing in the Subarctic Pacific Ocean // PICES Sci. Rep. — 1995. — № 3. — P. 73–94.
- Talley L.D., Nagata Y. The Okhotsk Sea and Oyashio Region // PICES Sci. Rep. — 1995. — № 2. — P. 227.
- Talley L.D., Nagata Y., Iwao T. et al. North Pacific Intermediate Water in the Kuroshio/Oyashio Mixed Water Region // J. Phys. Oceanogr. — 1995. — № 25. — P. 475–501.
- Talley L.D., Yuan T. Summary of variability of physical conditions in the subarctic North Pacific // PICES-STA Workshop on Monitoring Subarctic Pacific Ocean. — Nemuro, 1994. — P. 6–12.
- Taniguchi A. Differences in the structure of the lower trophic levels of pelagic ecosystems in the eastern and western subarctic Pacific // Prog. Oceanogr. — 1999. — Vol. 43, № 2–4. — P. 289–315.

- Taniguchi A. Phytoplankton and zooplankton in the Western Subarctic Gyre // PICES Sci. Rep. — 1993. — № 1. — P. 45–50.
- Temnykh O.S., Glebov I.I., **Naydenko S.V.** et al. Contemporary status of the Pacific salmon in the pelagic communities of the Far Eastern Seas // 4th World Fisheries Congress. — Vancouver, British Columbia, 2004a.
- Temnykh O.S., Glebov I.I., **Naydenko S.V.** et al. Current state of the Pacific salmon in the pelagic communities of the Far Eastern Seas // Abstract International Symp. “Quantitative ecosystem indicators for fisheries management”. — Paris, France, 2004b. — P. 30–31.
- Terazaki M. Large marine ecosystem of the Japan Sea // Intern. Sympos. on «Large marine ecosystem of the Pacific Ocean» Qingdao, P.R. China, 1994. — P. 54–55.
- Terazaki M. Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Subarctic Pacific: A review // Plankton Biol. Ecol. — 1998. — Vol. 45 (1). — P. 1–17.
- The ocean ecology of Pacific salmon and trout / ed. R.J. Beamish. — Bethesda, Maryland, 2018. — 1147 p.
- The Okhotsk Sea and Oyashio Region (Report of Working Group 1) / Edited by Talley L.D. and Nagata Y. — Sidney B.C., Canada : PICES Scientific Report, 1995. — № 2. — 227 p.
- Tsuchiya K. Distribution and zoogeography of the family Eupolteuthidae in the northwest Pacific // Okutani T., O’Dor R.K., Kubodera T. (eds.) Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology. Tokai University Press. — 1993. — P. 571–585.
- Tsuda A., Sugisaki H. In situ grazing rate of the copepod population in the western subarctic North Pacific during spring // Mar. Biol. — 1994. — Vol. 120. — P. 203–210.
- Urawa S., Irvine J.R., Kim J.K., ... **Naydenko S.V.** et al. Forecasting Pacific Salmon Production in a Changing Climate: A Review of the 2011–2015 NPAFC Science Plan : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. № 6. — 2016. — 48 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2016/>)
- Ustinova E.I., Sorokin Yu.D., Khen G.V. Ice cover variability and long-term varying climate conditions // Deep Sea Res. — 2004 — № 94. — P. 150–156.
- Vinogradov M.E. Some problems of vertical distribution of meso- and macroplankton in the Ocean // Advances in Marine Biology. — 1997. — Vol. 32. — P. 1–92.
- Volkov A.F., **Naydenko S.V.** Feeding Behavior of Pacific Salmon in the Bering Sea and Status Their Forage Base during 2003–2007 Period // Abstract NPAFC International Symposium on the Bering-Aleutian Salmon International Surveys (BASIS): Climate Change, Production Trends, and Carrying Capacity of Pacific Salmon in the Bering Sea and Adjacent Waters. — Seattle, Washington, USA, 2008. — P. 29. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/08/Symposium2008ProgramAbstracts.pdf>)
- Volobuev V.V. Long-Term Changes in the Biological Parameters of Chum Salmon of the Okhotsk Sea // Bull. N. Pac. Anadr. Fish. Comm. — 2000. — № 2. — P. 175–180.
- Wada T., Jacobson L. Regimes and stock-recruitment relationships in Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*), 1951–1995 // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1998. — Vol. 55. — P. 2455–2463.
- Watanabe H., Kubodera T., Moku M., Kawaguchi K. 2006. Diel vertical migration of squid in the warm core ring and cold water masses in the transition region of the western North Pacific // Mar. Ecol. Progr. Ser. — Vol. 315. — P. 187–197. DOI: 10.3354/meps315187.
- Watanabe H., Moku M., Kawaguchi K. et al. Diel vertical migration of myctophid fishes (Family Myctophidae) in the transition waters of the western North Pacific // Fish. Oceanogr. — 1999. — Vol. 8, Iss. 2. — P. 115–127. DOI: [10.1046/j.1365-2419.1999.00103.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1999.00103.x).
- Welch D.W., Margolis L., Henderson M.A., Mckinnell S. Evidence for attacks by the bathypelagic fish *Anotopterus pharao* (Myctophiformes) on pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Can. J. Fish. Aquatic. Sci. — 1991. — Vol. 48. — P. 2403–2407.
- Willis J., Percy W., Parin N. Zoogeography of midwater fishes in the Subarctic Pacific // Bull. Ocean Rec. Inst. Univ. Tokyo. — 1988. — № 26, 2. — P. 79–142.

Wing B.L. Ecology of *Parathemisto libellula* and *P. pacifica* (Amphipoda: Hyperiid) in Alaskan coastal waters. — Fisheries Center Processed Report March, US National Marine Fisheries Service, 1976. — 266 p.

Yamaguchi A., Dalpadado P., Ikeda T. Morphological comparison of feeding appendages of *Calanus* and *Neocalanus* copepods // Bull. Fish. Sci. Hokk. Univ. — 2003. — Vol. 54 (3). — P. 59–65.

Yamashita Y., Kitagawa D., Aoyama T. A field study of predation of the hyperiid amphipod *Parathemisto japonica* on larvae of the Japanese sand-eel *Ammodytes personatus* // Bull. Jpn Soc. Sci. Fish. — 1985. — Vol. 51. — P. 1599–1607.

Yang M-S., Page B.N. Diet of Pacific sleeper shark, *Somniosus pacificus*, in the Gulf of Alaska // Fish. Bull. — 1999. — № 97. — P. 406–409.

Zador S., Siddon E. Ecosystem considerations 2016 Status of the Eastern Bering Sea Marine Ecosystem // Techn. Report NPFMC. — 2016. — P. 208.

Zavolokin A.V. Comparative characteristics of food supply of Pacific Salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the Bering Sea from 2002 to 2006 // J. Ichthyology. — 2011. — Vol. 51, № 3. — P. 227–219. DOI: 10.1134/S0032945211010152.

Zavolokin A.V., Efimkin A.Ya., Slabinskiy A.M., Kosenok N.S. Food supply and trophic relationships of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) and atka mackerel (*Pleurogrammus monopterygius*) in the western Bering Sea in fall 2002–2004 // NPAFC Bull. — 2007. — Vol. 4. — P. 127–131.

Zavolokin A.V., Radchenko V.I., **Naydenko S.V.** Changes in the trophic structure of an epipelagic community in the western Bering Sea and western North Pacific Ocean with an emphasis on Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC. Bull. — 2016a. — № 6. — P. 259–278. DOI: 10.23849/npafcb6/259.278.

Zavolokin A., Khen G.V., **Naydenko S.V.**, Somov A. Impact of oceanographic fluctuations on the northwestern Bering Sea ecosystem // Abstract of 25th PICES. — San Diego, CA, USA, 2016b. — P. 110. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2016-Book-of-Abstracts.pdf>)

Zhigalin A.Y., Belayev V.A. Distribution of the Far-east Sardine and Russian Fishery in the Pacific waters and Okhotsk Sea during 1974–1993 // Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr. — 1999. — № 63 (4). — P. 215–220.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Список видов рыб и головоногих моллюсков по данным траловых уловов в верхней эпипелагиали СЗТО в летний период (Хоружий, Найдено, 2014)

Вид	КУ	Встречаемость, %
<i>Alepisaurus ferox</i>	0,3	4,8
<i>Alloposus mollis</i>	0,1	0,3
<i>Anopterus nikparini</i>	0,3	14,3
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,5	15,7
<i>Arctozenus rissoi</i>	0,2	10,3
<i>Belonella borealis</i>	0,5	2,6
<i>Benthalbella dentata</i>	0,2	1,2
<i>Berryteuthis magister</i>	0,1	1,2
<i>Boreoteuthis borealis</i>	0,1	90,6
<i>Brama japonica</i>	0,5	15
<i>Caristius macropus</i>	0,5	0,1
<i>Ceratoscopelus warmingi</i>	0,1	2,6
<i>Chiroteuthis calyx</i>	0,1	1,7
<i>Cololabis saira</i>	0,1	2
<i>Cyclothone alba</i>	0,1	0,1
<i>Desmodema lorum</i>	0,5	0,4
<i>Diaphus gigas</i>	0,1	0,4
<i>Diaphus sp.</i>	0,1	0,4
<i>Diaphus theta</i>	0,1	61,4
<i>Engraulis japonicus</i>	0,1	3,4
<i>Entosphenus tridentatus</i>	0,1	0,6
<i>Eumicrotremus birulai</i>	0,2	0,1
<i>Eumicrotremus orbis</i>	0,2	0,1
<i>Eumicrotremus sp.</i>	0,2	0,4
<i>Galiteuthis phyllura</i>	0,3	2,6
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,05	0,7
<i>Gonatopsis japonicus</i>	0,1	0,1
<i>Gonatopsis octopedatus</i>	0,1	0,3
<i>Gonatopsis sp.</i>	0,1	0,3
<i>Gonatus berryi</i>	0,1	0,1
<i>Gonatus kamtschaticus</i>	0,1	38
<i>Gonatus madokai</i>	0,1	19,5
<i>Gonatus onyx</i>	0,1	7,6
<i>Gonatus pyros</i>	0,1	1,6
<i>Gonatus sp.</i>	0,1	0,4
<i>Gymnacanthus detrisus</i>	0,5	0,6
<i>Hemilepidotus sp.</i>	0,4	12,8
<i>Hexagrammos octogrammus</i>	0,4	0,1
<i>Hyperoglyphe japonica</i>	0,4	0,3
<i>Icichthys lockingtoni</i>	0,5	1
<i>Icosteus aenigmaticus</i>	0,5	0,4
<i>Japetella diaphana</i>	0,1	3,4
<i>Lamna ditropis</i>	0,5	1,5
<i>Lampadena urophaos</i>	0,1	0,4
<i>Lampanyctus jordani</i>	0,1	3
<i>Lestidiops ringens</i>	0,2	27
<i>Leuroglossus schmidtii</i>	0,1	47,2
<i>Liparis ochotensis</i>	0,5	0,1
<i>Liparis sp.</i>	0,5	0,1
<i>Lipolagus ochotensis</i>	0,1	25,3
<i>Magnisudis atlantica</i>	0,5	4,3
<i>Malacocottus sp.</i>	0,5	0,1
<i>Mola mola</i>	0,5	1,6
<i>Moroteuthis robusta</i>	0,5	4,5
<i>Myctophum sp.</i>	0,1	0,9

<i>Nansenia ardesiaca</i>	0,1	0,4
<i>Nemichthys scolopaceus</i>	0,1	1,3
<i>Notoscopelus japonicus</i>	0,1	15
<i>Okutania anonycha</i>	0,1	10,1
<i>Ommastrephes bartramii</i>	0,3	0,1
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	0,3	88,2
<i>Oncorhynchus keta</i>	0,3	84,5
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0,3	17,8
<i>Oncorhynchus nerka</i>	0,3	19,5
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	0,3	10,3
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	0,1	12
<i>Parasalmo mykiss</i>	0,3	0,4
<i>Pleurogrammus azonus</i>	0,4	0,3
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0,4	9,6
<i>Pleurogrammus sp.</i>	0,4	1,6
<i>Prionace glauca</i>	0,5	0,4
<i>Pterothrissus gissu</i>	0,1	23,9
<i>Sardinops melanostictus</i>	0,4	0,4
<i>Scomber japonicus</i>	0,3	1,6
<i>Scopelosaurus harryi</i>	0,1	39,9
<i>Sebastes sp.</i>	0,5	3,2
<i>Squalus acanthias</i>	0,5	1,5
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	0,1	68,7
<i>Stenobranchius nannochir</i>	0,1	1,7
<i>Symbolophorus californiensis</i>	0,1	22,3
<i>Tactostoma macropus</i>	0,2	0,4
<i>Tarletonbeania crenularis</i>	0,1	42,5
<i>Tetragonurus cuvieri</i>	0,3	1,9
<i>Theragra chalcogramma</i>	0,4	13,6
<i>Todarodes pacificus</i>	0,1	18,5
<i>Trachipterus ishikawai</i>	0,5	1,9
<i>Trachurus japonicus</i>	0,3	0,3
<i>Watasenia scintillans</i>	0,01	29,2
<i>Zaprora silenus</i>	0,5	5,8

Примечание. Виды, определённые лишь до уровня семейства (gen. sp.: Congridae, Nemichthyidae, Paralepididae, Gadidae, Hexagrammidae, Gonatidae), в таблице не приведены. Жирным шрифтом выделены виды, для которых частота встречаемости рассчитывалась по ночным тралениям. **KV** — коэффициент уловистости трала для данного вида.

Видовой состав и частота встречаемости рыб по данным траловых уловов в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в июне-октябре 2003–2015 гг. (Сомов, 2017)

Вид	КУ		Встречаемость, %
	Крупный	Молодь	
<i>Boreoteuthis borealis</i>	0,1	0,1	96,5
<i>Oncorhynchus keta</i>	0,3	0,4	95,4
<i>Oncorhynchus nerka</i>	0,3	0,4	80,8
<i>Oncorhynchus gorbusha</i>	0,3	0,4	67,7
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	0,1	0,1	57
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	0,3	0,4	54,4
<i>Gonatus kamtschaticus</i>	0,1	0,1	47
<i>Leuroglossus schmidti</i>	0,1	0,1	46,7
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	0,4	0,2	43,2
<i>Scopelosaurus harryi</i>	0,1		38,1
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	0,3	0,4	29
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	0,5	0,5	23,5
<i>Gonatidae gen. sp.</i>	0,1	0,1	23,5
<i>Gadus chalcogrammus</i>	0,4	0,1	21,9
<i>Hemilepidotus sp.</i>		0,1	16,3
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	0,5		15,1
<i>Clupea pallasii</i>	0,4	0,2	13,6
<i>Zaprora silenus</i>	0,5	0,5	12,9
<i>Gonatus madokai</i>	0,1	0,1	11,4
<i>Entosphenus tridentatus</i>	0,1		10,7
<i>Salvelinus malma</i>	0,3	0,4	9,7
<i>Gonatus onyx</i>	0,1	0,1	9,4
<i>Anoplopoma fimbria</i>	0,5	0,2	9,1
<i>Stichaeidae gen. sp.</i>	0,1	0,1	8,9
<i>Blepsias bilobus</i>	0,5	0,5	8,3
<i>Sebastes sp.</i>		0,2	7,8
<i>Lipolagus ochotensis</i>	0,1		7,7
<i>Gonatopsis japonicus</i>	0,1	0,1	4,8
<i>Bathymaster sp.</i>	0,3	0,3	2,9
<i>Mallotus villosus</i>	0,1	0,05	2,8
<i>Cololabis saira</i>	0,1		2,6
<i>Japetella diaphana</i>	0,1	0,05	2,6
<i>Brama japonica</i>	0,5		2,4
<i>Squalus suckleyi</i>	0,5		2,4
<i>Ammodytes hexapterus</i>	0,1	0,1	2,2
<i>Diaphus theta</i>	0,1		2,1
<i>Anotopterus nikparini</i>	0,3		1,9
<i>Gadus macrocephalus</i>	0,4	0,1	1,8
<i>Lestidiops ringens</i>	0,2		1,8
<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>	0,5	0,2	1,7
<i>Gonatus pyros</i>	0,1	0,1	1,5
<i>Berryteuthis magister</i>	0,1	0,1	1,4
<i>Pleuronectidae gen. sp.</i>		0,2	1,4
<i>Eogonatus tinro</i>	0,1		1,2
<i>Gonatus sp.</i>	0,1	0,1	1,1
<i>Tarletonbeania crenularis</i>	0,1		0,9
<i>Anarhichthys ocellatus</i>	0,5		0,7
<i>Leptoclinus maculatus</i>		0,05	0,7
<i>Eumicrotremus orbis</i>	0,2		0,5
<i>Hemilepidotus papilio</i>	0,4		0,5
<i>Icosteus aenigmaticus</i>	0,5		0,5
<i>Eumicrotremus asperrimus</i>	0,2		0,4
<i>Hexagrammidae gen. sp.</i>	0,4		0,4
<i>Okutania anonycha</i>	0,1	0,1	0,4

<i>Lamna ditropis</i>	0,5		0,4
<i>Onykia robusta</i>	0,5		0,3
<i>Anarhichas orientalis</i>		0,3	0,3
<i>Chiroteuthis calyx</i>	0,1	0,1	0,3
<i>Galiteuthis phyllura</i>	0,3		0,3
<i>Glyptocephalus zachirus</i>		0,2	0,3
<i>Gonatopus berryi</i>	0,1	0,1	0,3
<i>Lethenteron camtschaticum</i>	0,1		0,3
<i>Somniosus pacificus</i>	0,4		0,3
<i>Trichodon trichodon</i>	0,5		0,3
<i>Zoarcidae gen. sp.</i>		0,2	0,3
<i>Symbolophorus californiensis</i>	0,1		0,2
<i>Aspidophoroides monopterygius</i>		0,1	0,2
<i>Cottidae gen. sp.</i>	0,3	0,3	0,2
<i>Engraulis japonicus</i>	0,1		0,2
<i>Gonatopsis octopedatus</i>	0,1	0,1	0,2
<i>Gonatopsis sp.</i>	0,1		0,2
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	0,5		0,2
<i>Hemitripteris villosus</i>	0,5		0,2
<i>Hippoglossoides robustus</i>	0,5	0,2	0,2
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	0,5		0,2
<i>Todarodes pacificus</i>	0,1		0,2
<i>Alepisaurus ferox</i>	0,3		0,1
<i>Atheresthes evermanni</i>		0,2	0,1
<i>Atheresthes stomias</i>	0,4		0,1
<i>Belonella borealis</i>	0,5		0,1
<i>Boreogadus saida</i>	0,3		0,1
<i>Eleginus gracilis</i>		0,1	0,1
<i>Eumicrotremus sp.</i>	0,2		0,1
<i>Gadidae gen. sp.</i>		0,4	0,1
<i>Gonatopsis makko</i>	0,1		0,1
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	0,4		0,1
<i>Hemilepidotus jordani</i>	0,4		0,1
<i>Malacocottus zonurus</i>	0,5		0,1
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	0,5		0,1
<i>Nansenia candida</i>	0,1		0,1
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	0,1		0,1
<i>Platichthys stellatus</i>	0,5		0,1
<i>Pleurogrammus azonus</i>	0,4		0,1
<i>Podothecus sp.</i>		0,3	0,1
<i>Podothecus veteris</i>	0,3		0,1
<i>Ptilichthys goodei</i>	0,5		0,1
<i>Sebastes glaucus</i>	0,5		0,1

Примечание. Жирным шрифтом выделены ночные виды, для которых частота встречаемости рассчитывалась по ночным тралениям. **KY** — коэффициент уловистости трала для данного вида.

Видовой состав и частота встречаемости рыб, головоногих моллюсков и медуз по данным траловых уловов в верхней эпипелагиали центральной части зоны Субарктического фронта 10.02–09.03.2009 г.

Семейство, вид	Группа	КУ	Встречаемость, %
Сем. Lamnidae			
<i>Lamna ditropis</i>	взр.	0,5	1,7
Сем. Albulidae			
<i>Pterothrissus gissu</i>	лич.	0,1	10,3
Сем. Salmonidae			
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>			82,8
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	<30 см	0,4	65,5
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	>30 см	0,3	70,7
<i>Oncorhynchus keta</i>			55,2
<i>Oncorhynchus keta</i>	<30 см	0,4	32,8
<i>Oncorhynchus keta</i>	>30 см	0,3	43,1
<i>Oncorhynchus kisutch</i>			46,6
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	<30 см	0,4	3,4
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	>30 см	0,3	48,3
<i>Oncorhynchus nerka</i>			58,6
<i>Oncorhynchus nerka</i>	<30 см	0,4	43,1
<i>Oncorhynchus nerka</i>	>30 см	0,3	51,7
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>			19
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	<30 см	0,4	12,1
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	>30 см	0,3	13,8
Сем. Microstomiidae			
<i>Bathylagus pacificus</i>	взр.	0,1	1,7
<i>Lipolagus ochotensis</i>	взр.	0,1	6,9
Сем. Notosudidae			
<i>Scopelosaurus harryi</i>	взр.	0,1	5,2
Сем. Paralepididae			
<i>Arctozenus rissoi</i>	взр.	0,1	1,7
<i>Lestidium ringens</i>	взр.	0,2	1,7
Сем. Myctophidae			0
<i>Diaphus gigas</i>	взр.	0,1	1,7
<i>Diaphus theta</i>	взр.	0,1	32,8
<i>Lampanyctus jordani</i>	взр.	0,1	3,4
<i>Notoscopelus japonicus</i>	взр.	0,1	1,7
<i>Notoscopelus resplendens</i>	взр.	0,1	3,4
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	взр.	0,1	10,3
<i>Stenobranchius nannochir</i>	взр.	0,1	5,2
<i>Symbolophorus californiense</i>	взр.	0,1	27,6
<i>Tarletonbeania crenularis</i>	взр.	0,1	50
Сем. Astronesthidae			
<i>Astronesthes splendides</i>	взр.	0,5	1,7
Сем. Scomberesocidae			
<i>Cololabis saira</i>	взр.	0,1	3,4
Сем. Enoploteuthidae			
<i>Abraliopsis felis</i>	взр.	0,03	8,6
<i>Watasenia scintillans</i>	взр.	0,01	27,6
Сем. Onychoteuthidae			
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	взр.	1	36,2
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	мол.	0,1	5,2
<i>Moroteuthis robusta</i>	взр.	1	1,7
Сем. Gonatidae			
<i>Gonatopsis borealis</i>	взр.	0,1	44,8
<i>Gonatopsis borealis</i>	мол.	0,01	43,1
<i>Gonatus onyx</i>	взр.	0,1	1,7
<i>Gonatus onyx</i>	мол.	0,03	34,5
<i>Gonatus madokai</i>	взр.	0,1	1,7
<i>Okutania anonicha</i>	взр.	0,1	13,8
Сем. Chiroteuthidae			
<i>Chiroteuthis calyx</i>	взр.	0,1	6,9
Сем. Bolitaenidae			
<i>Japetella diaphana</i>	взр.	1	1,7
Медузы			
<i>Aequorea sp.</i>	взр.	0,1	27,6
<i>Aurelia aurita</i>	взр.	1	1,7
<i>Aurelia limbata</i>	взр.	0,1	12,1
<i>Calycopsis nematophora</i>	взр.	0,05	3,4
<i>Chrysaora melonaster</i>	взр.	0,1	13,8
<i>Phacellophora camtschatica</i>	взр.	0,1	27,6

Видовой состав и частота встречаемости рыб, головоногих моллюсков и медуз по данным уловов в верхней эпипелагиали западной части зоны Субарктического фронта 20.03–17.04.2009 г.

Семейство, вид	Группа	КУ	Встречаемость, %
Сем. Lamnidae			
<i>Lamna ditropis</i>	Взр.	0,5	50
Сем. Albulidae			
<i>Pterothrissus gissu</i>	Лич.	0,1	10
Сем. Nemichthyidae			
<i>Nemichthys scolopaceus</i>	Взр.	1	100
Сем. Salmonidae			
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>			
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	<30 см	0,4	40
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	>30 см	0,3	30
<i>Oncorhynchus keta</i>			
<i>Oncorhynchus keta</i>	<30 см	0,4	40
<i>Oncorhynchus keta</i>	Непол.	0,3	30
<i>Oncorhynchus keta</i>	Пол.	0,3	30
<i>Oncorhynchus kisutch</i>			
<i>Oncorhynchus kisutch</i>	Непол.	0,4	40
<i>Oncorhynchus nerka</i>			
<i>Oncorhynchus nerka</i>	<30 см	0,4	40
<i>Oncorhynchus nerka</i>	Непол.	0,3	30
<i>Oncorhynchus nerka</i>	Пол.	0,3	30
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>			
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	<30 см	0,4	40
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Непол.	0,3	30
Сем. Microstomiidae			
<i>Lipolagus ochotensis</i>	Взр.	0,1	10
Сем. Notosudidae			
<i>Scopelosaurus harryi</i>	Взр.	0,1	10
Сем. Microstomiidae			
<i>Leuroglossus schmidti</i>	Взр.	0,1	10
Сем. Paralepididae			
<i>Lestidium ringens</i>	Взр.	0,2	20
Сем. Anotopteridae			
<i>Anatopterus nikparini</i>	Взр.	0,3	30
Сем. Alepisauridae			
<i>Alepisaurus ferox</i>	Взр.	1	100
Сем. Myctophidae			
<i>Ceratoscopelus warmingi</i>	Взр.	0,1	10
<i>Diaphus gigas</i>	Взр.	0,1	10
<i>Diaphus theta</i>	Взр.	0,1	10
<i>Lampanyctus jordani</i>	Взр.	0,1	10
<i>Lampanyctus sp.</i>	Взр.	0,1	10
<i>Notoscopelus japonicus</i>	Взр.	0,1	10
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	Взр.	0,1	10
<i>Symbolophorus californiense</i>	Взр.	0,1	10
<i>Tarletonbeania crenularis</i>	Взр.	0,1	10
Сем. Trachipteridae			
<i>Desmodema lorum</i>	Взр.	1	100
Сем. Astronesthidae			
<i>Astronesthes splendides</i>	Взр.	0,5	50
Сем. Gasterosteidae			
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Взр.	0,05	5
Сем. Hexagrammidae			0
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	Мол.	0,2	20
Сем. Cyclopteridae			
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	Взр.	0,5	50

Сем. Bramidae			
<i>Brama japonica</i>	Взр.	0,5	50
Сем. Enoploteuthidae			
<i>Watasenia scintillans</i>	Взр.	0,01	1
Сем. Onychoteuthidae			
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	Мол.	1	100
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	Взр.	0,1	10
<i>Moroteuthis loennbergi</i>	Взр.	1	100
Сем. Gonatidae			
<i>Gonatopsis borealis</i>	Мол.	0,1	10
<i>Gonatopsis borealis</i>	Взр.	0,01	1
<i>Gonatus onyx</i>	Мол.	0,1	10
<i>Gonatus onyx</i>	Взр.	0,03	3
<i>Gonatus madokai</i>	Мол.	0,1	10
<i>Gonatus madokai</i>	Взр.	0,03	3
<i>Gonatus kamtschaticus</i>	Взр.	0,1	10
Сем. Chiroteuthidae			
<i>Chiroteuthis calyx</i>	Взр.	0,1	10
Сем. Cranchiidae			
<i>Cranchia scabra</i>	Взр.	0,1	10
Медузы			
<i>Aequorea sp.</i>	Взр.	0,1	10
<i>Aurelia limbata</i>	Взр.	0,1	10
<i>Calycopsis nematophora</i>	Взр.	0,05	5
<i>Chrysaora melonaster</i>	Взр.	0,1	10
<i>Phacellophora camtschatica</i>	Взр.	0,1	10

Видовой состав и частота встречаемости рыб, головоногих моллюсков и медуз по данным уловов в верхней эпипелагиали западной части зоны Субарктического фронта 20.02–30.03.2010 г.

Семейство, вид	Группа	КУ	Встречаемость, %
Сем. Lamnidae			
<i>Lamna ditropis</i>	Взр.	0,5	3,2
Сем. Squalidae			
<i>Squalus acanthias</i>	Взр.	0,5	3,2
Сем. Albulidae			
<i>Pterothrissus gissu</i>	Взр.	0,1	16,1
Сем. Nemichthyidae			
<i>Avocettina infans</i>	Взр.	0,5	1,6
Сем. Congridae			
<i>Congridae sp1.</i>	Взр.	0,1	3,2
<i>Congridae sp2.</i>	Взр.	0,1	1,6
Сем. Clupeidae			
<i>Engraulis japonicus</i>	Взр.	0,1	11,3
<i>Sardinops melanostictus</i>	Взр.	0,3	6,5
Сем. Salmonidae			
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>			
<i>O. gorbuscha</i>	< 30 см	0,4	22,6
<i>O. gorbuscha</i>	> 30 см	0,3	41,9
<i>Oncorhynchus keta</i>			
<i>O. keta</i>	< 30 см	0,4	17,7
<i>O. keta</i>	Неполовз.	0,3	9,68
<i>O. keta</i>	Половзр.	0,3	9,68
<i>Oncorhynchus nerka</i>			
<i>O. nerka</i>	< 30 см	0,4	8,1
<i>O. nerka</i>	Неполовз.	0,3	21,0
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>			
<i>O. tshawytscha</i>	< 30 см	0,4	1,6
Сем. Microstomatidae			
<i>Lipolagus ochotensis</i>	Взр.	0,1	3,2
Сем. Astronesthidae			
<i>Astronesthes cf. nigroides</i>	Взр.	0,5	1,6
Сем. Notosudidae			
<i>Scopelosaurus harryi</i>	Мол.	0,1	1,6
Сем. Paralepididae			
<i>Arctozenus rissoi</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Listidiops ringens</i>	Мол.	0,2	4,8
Сем. Anopteridae			
<i>Anopterus nikparini</i>	Взр.	0,3	1,6
Сем. Myctophidae			
<i>Ceratoscopelus warmingii</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Diaphus gigas</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Diaphus theta</i>	Взр.	0,1	22,6
<i>Hygophum reinhardti</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Lampanyctus sp.</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Myctophum asperum</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Notoscopelus resplendens</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Stenobrachius leucopsarus</i>	Взр.	0,1	17,7
<i>Symbolophorus californiense</i>	Взр.	0,1	24,2
<i>Tarletonbeania crenularis</i>	Взр.	0,1	48,4
Сем. Gadidae			
<i>Theragra chalcogramma</i>	Взр.	0,4	1,61
Сем. Gasterosteidae			
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Взр	0,05	1,6
Сем. Cyclopteridae			
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	Взр.	0,5	6,5
Сем. Scombridae			

<i>Scomber japonicus</i>	Взр.	0,3	3,2
Кальмары			
Сем. Euploteuthidae			
<i>Watasenia scintillans</i>	Взр.	0,01	51,7
Сем. Onychoteuthidae			
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	Взр.	0,1	21,0
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	Мол.	0,05	4,8
Сем. Gonatidae			
<i>Gonatus kamtschaticus</i>	Взр.	0,1	6,5
<i>Gonatus madokai</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Gonatus madokai</i> (мол.)	Мол.	0,05	1,6
<i>Gonatus onyx</i> (мол.)	Мол.	0,05	27,6
<i>Gonatus onyx</i> (лич.)	Лич.	0,01	20,7
<i>Boreoteuthis borealis</i>	Взр.	0,1	93,1
<i>Boreoteuthis borealis</i>	Мол.	0,05	23,1
<i>Boreoteuthis borealis</i>	Лич.	0,01	58,1
<i>Okutania anonycha</i>	Мол.	0,05	41,2
Сем. Chiroteuthidae			
<i>Chiroteuthis calyx</i>	Взр.	0,1	3,4
Сем. Cranchidae			
<i>Cranchia scabra</i>	Взр.	0,1	1,6
Сем. Bolitaenidae			
<i>Japetella diaphana</i>	Лич.	0,01	1,6
Медузы			
<i>Aequorea sp.</i>	Взр.	0,1	56,5
<i>Aurelia limbata</i>	Взр.	0,1	9,7
<i>Aurelia aurita</i>	Взр.	1	1,6
<i>Calyropsis nematophora</i>	Взр.	0,05	24,2
<i>Chrysaora melonaster</i>	Взр.	0,1	22,6
<i>Chrysaora quinquecirrha</i>	Взр.	0,1	33,9
<i>Cyanea capillata</i>	Взр.	0,1	3,2
<i>Cnidaria sp.1</i>	Взр.	1	3,2
<i>Cnidaria sp.2</i>	Взр.	1	3,2
<i>Thetys vagina</i>	Взр.	1	3,2
<i>Phacellophora camtschatica</i>	Взр.	0,1	29,0
<i>Periphylla periphylla</i>	Взр.	1	1,6
Гребневники			
<i>Beroe sp.</i>	Взр.	0,1	35,5
Сальпы			
<i>Salpa sp.</i>	Взр.	1	12,9
<i>Cyclosalpa sp.</i>	Взр.	1	1,6
Пирсомы			
<i>Pyrosoma sp.</i>	Взр.	1	11,3

Видовой состав и частота встречаемости рыб, головоногих моллюсков и медуз по данным уловов в верхней эпипелагиали западной части зоны Субарктического фронта 5.02–15.04.2011 г.

Семейство, вид	Группа	КУ	Встречаемость, %
Сем. Lamnidae			
<i>Lamna ditropis</i>	Взр.	0,5	1,6
Сем. Albulidae			
<i>Pterothrissus gissu</i>	Лич.	0,5	25,8
Сем. Nemichthyidae			
<i>Nemichthys scolopaceus</i>	Взр.	0,5	1,6
Сем. Congridae			
<i>Congrida sp.</i>	Лич.	0,5	4,8
Сем. Clupeidae			
<i>Engraulis japonicus</i>	Взр.	0,1	3,2
Сем. Salmonidae			
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	<30 см	0,4	32,3
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	>30 см	0,3	58,1
<i>Oncorhynchus keta</i>	<30 см	0,4	14,5
<i>Oncorhynchus keta</i>	Непол.	0,3	29
<i>Oncorhynchus keta</i>	Пол.	0,3	6,5
<i>Oncorhynchus nerka</i>	<30 см	0,4	6,5
<i>Oncorhynchus nerka</i>	Непол.	0,3	24,1
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	<30 см	0,4	1,6
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	Непол.	0,3	-
Сем. Microstomiidae			
<i>Lipolagus ochotensis</i>	Взр.	0,1	48,5
<i>Leuroglossus schmidti</i>	Взр.	0,1	9,1
Сем. Gonostomatidae			
<i>Sigmops gracile</i>	Взр.	0,1	3
<i>Sigmops elongatus</i>	Взр.	0,1	-
Сем. Astronesthidae			
<i>Astronesthes indopacificus</i>	Взр.	0,1	3
<i>Astronesthes ijimai</i>	Взр.	1,1	-
Сем. Idiacanthidae			
<i>Idiacanthus antrostomus</i>	Взр.	0,1	-
Сем. Melanostomiidae			
<i>Leptostomias multifilis</i>	Взр.	0,1	-
<i>Opostomias mitsuii</i>	Взр.	0,1	3
<i>Photonectes albipennis</i>	Взр.	0,1	-
<i>Tactostoma macropus</i>	Взр.	0,1	-
Сем. Scopelarchidae			
<i>Benthalbella dentata</i>	Мол.	0,1	29,4
Сем. Notosudidae			
<i>Scopelosaurus harryi</i>	Взр.	0,1	3
Сем. Paralepididae			
<i>Lestidiops ringens</i>	Взр.	0,2	9,1
Сем. Myctophidae			
<i>Ceratoscopelus warmingi</i>	Взр.	0,1	6,1
<i>Diaphus gigas</i>	Взр.	0,1	3
<i>Diaphus theta</i>	Взр.	0,1	60,6
<i>Lampanyctus jordani</i>	Взр.	0,1	-
<i>Lampanyctus sp.</i>	Взр.	0,1	5,9
<i>Notoscopelus japonicus</i>	Взр.	0,1	-
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	Взр.	0,1	51,5
<i>Symbolophorus californiense</i>	Взр.	0,1	72,7
<i>Tarletonbeania crenularis</i>	Взр.	0,1	100
Сем. Macrouridae			
<i>Macrouridae sp.</i>	Мол.	0,1	3
Сем. Gadidae			
<i>Theragra chalcogramma</i>	Взр.	0,4	1,6

Сем. Ceratiidae			
<i>Cryptopsaras couesii</i>	Взр.	0,5	3
Сем. Trachipteridae			
<i>Desmodema lorum</i>	Взр.	0,5	-
Сем. Cyclopteridae			
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	Взр.	0,5	4,8
Сем. Centrolophidae			
<i>Icichthys lockingtoni</i>	Мол.	0,5	1,6
Сем. Trichiuridae			
<i>Benthodesmus tenius</i>	Взр.	0,3	-
Сем. Enoploteuthidae			
<i>Abraliopsis felis</i>		0,01	-
<i>Watasenia scintillans</i>	Взр.	0,01	66,7
Сем. Onychoteuthidae			
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	Мол.	0,05	15,2
<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	Взр.	0,1	41,2
<i>Moroteuthis robusta</i>	Взр.	0,5	-
Сем. Gonatidae			
<i>Gonatopsis borealis (до 4 см)</i>	Лич.	0,01	57,8
<i>Gonatopsis borealis (4.1-8 см)</i>	Мол.	0,05	93,9
<i>Gonatopsis borealis (бол 8 см)</i>	Взр.	0,1	84,8
<i>Gonatus onyx (до 4 см)</i>	Лич.	0,01	3
<i>Gonatus onyx (4.1-8 см)</i>	Мол.	0,05	6,1
<i>Gonatus onyx (бол 8 см)</i>	Взр.	0,1	3
<i>Gonatus madokai</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Gonatus madokai (до 4 см)</i>	Лич.	0,01	3
<i>Gonatus kamtschaticus</i>	Взр.	0,1	-
<i>Okutania anonycha</i>	Мол.	0,05	-
Сем. Histioteuthidae			
<i>Histioteuthis hoylei</i>		0,1	-
Сем. Chiroteuthidae			
<i>Chiroteuthis calyx</i>	Взр.	0,1	24,2
Сем. Cranchiidae			
<i>Liocrancia reinhardti</i>	Взр.	0,1	-
<i>Belonella borealis</i>	Мол.	0,05	2,9
<i>Galiteuthis phyllura</i>	Взр.	0,1	12,1
Сем. Bolitaenidae			
<i>Japetella diaphana</i>	Взр.	0,1	3,2
<i>Aequorea sp.</i>	Взр.	0,1	38,7
<i>Atolla wyvillei</i>	Взр.	0,01	-
<i>Aurelia limbata</i>	Взр.	0,1	1,6
<i>Calycopsis nematophora</i>	Взр.	0,01	24,2
<i>Chrysaora melonaster</i>	Взр.	0,1	9,7
<i>Phacellophora camtschatica</i>	Взр.	0,1	30,6
<i>Hormiphora cucumis</i>	Взр.	0,1	50
<i>Periphylla periphylla</i>	Взр.	0,01	-
<i>Pyrosoma atlanticum</i>	Взр.	0,1	29
<i>Salpa sp.</i>	Взр.	0,1	50
<i>Coelenterata sp.</i>	Взр.	0,1	4,8

Приложение 7
Состав и биомасса (тыс. т) nekтона в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Вид nekтона	2004 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	Среднемн.
Горбуша	411	312	510	347	680	480	496	483	347	235	262	290	328	913	435	
Кета	143	96	106	120	148	118	92	193	132	120	97	138	144	180	130	
Прочие лососи	34	17	19	6	30	24	30	31	27	37	10	36	17	25	25	
Мезопелагические рыбы	1 659	1 123	2 502	712	777	427	1 197	386	3 024	345	432	470	3 293	5 219	1 541	
Сайра	327	0	0	0	180	0	0	0	0	213	0	14	1	51	56	
Японский анчоус	1 036	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	80	
Сардина	0	0	0	0	0	0	0	0	0	420	374	663	3 605	666	409	
Скумбрия японская	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 442	2 838	959	2 256	1 931	673	
Прочие субтропические рыбы	26	88	78	66	71	65	23	6	108	43	121	3	4	21	52	
Минтай	91	0	0	319	0	0	0	381	0	0	0	10	0	3	57	
Прочие рыбы	9	27	79	11	15	83	36	13	27	14	22	27	217	20	43	
Северный кальмар	416	208	283	221	299	99	246	211	469	366	361	99	206	124	258	
Прочие кальмары	233	176	172	72	259	50	80	69	401	165	131	33	1 158	50	218	
Все рыбы и кальмары	4385	2047	3749	1874	2459	1346	2200	1773	4535	3400	4648	2742	11229	9203	3977	

Биомасса (мг/м³) сетного фитопланктона в слоях эпипелагиали **0–50** и **0–200** м разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки в июне-июле 2004–2018 гг.

Год	Районы							Средн.*
	5	6	7	8	9	10	13	
0–50 м								
2004	33,6	64,6	401,5	267,9	680,0	1273,8	227,7	330,2
2006	116,0	46,2	557,0	136,0	2583,7	944,7	9,4	394,2
2007	436,5	207,2	1308,6	852,7	1495,8	545,6	114,9	660,2
2008	220,4	8,0	439,4	103,2	579,5	953,8	8,9	272,7
2009	239,6	303,7	264,3	272,8	1370,9	2254,0	76,7	515,3
2010	336,3	19,5	758,2	4,2	812,1	178,5	0,1	164,2
2011	320,2	109,5	563,3	316,0	214,6	488,6	7,0	269,0
2012	236,8	21,4	215,7	3,0	30,8	0,8	0,4	47,5
2013	41,5	25,5	266,0	118,3	110,1	276,7	16,6	94,6
2014	34,4	1,3	43,9	2,0	1051,7	61,5	0,6	48,8
2015	7,0	457,4	81,6	24,1	2081,3	3878,4	28,9	596,0
2016	4,3	33,2	163,8	437,7	1602,4	66,5	457,2	354,9
2017	370,5	903,7	125,2	313,4	176,4	409,5	91,8	288,7
2018	85,7	26,6	38,6	69,0	540,5	237,7	83,7	101,8
Средн.	177,3	159,1	373,4	208,6	952,1	826,4	80,3	295,6
± SE	± 39,9	± 67,4	± 92,5	± 62,1	± 209,0	± 285,8	± 33,7	± 52,7
0–200 м								
2004	7,9	38,0	97,5	68,4	261,6	386,7	62,3	94,7
2006	24,8	10,5	126,6	55,3	557,5	269,3	3,5	102,7
2007	58,2	85,0	307,5	260,9	469,6	130,2	24,8	176,4
2008	132,8	7,9	751,7	66,1	180,9	52,8	2,8	161,3
2009	42,4	100,7	82,4	45,5	214,6	561,9	25,4	125,9
2010	78,3	9,2	204,2	1,5	167,9	73,6	0,0	45,1
2011	63,0	41,3	183,2	91,7	85,7	167,2	3,7	86,0
2012	105,7	12,2	59,9	0,9	17,8	0,2	0,2	16,3
2013	15,4	11,0	101,6	40,0	60,9	85,4	6,0	33,7
2014	28,3	0,9	36,5	1,4	601,2	32,8	0,2	29,6
2015	7,5	125,4	29,4	8,9	806,1	740,1	12,1	133,0
2016	1,6	10,5	86,1	174,8	610,5	22,2	117,1	118,1
2017	110,8	271,5	79,4	132,2	53,1	136,4	37,1	107,1
2018	33,8	10,5	22,3	35,8	186,1	153,8	46,8	53,7
Средн. ± SE	50,7 ± 11,3	52,5 ± 19,9	154,4 ± 50,4	70,2 ± 20,0	305,2 ± 67,8	200,9 ± 58,6	24,4 ± 8,9	91,7 ± 13,4

Примечание. Средн.* — средняя для всей акватории, рассчитанная с учетом площади каждого биостатистического района.

Биомасса (мг/м³) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в различных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (БД «Сетной зоопланктон» (№ ГР 2016620026) и локальная БД «Зоопланктон»); с дополнениями за 2014–2018 гг.)

Районы	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	Средн
	0–50 м														
5	1 535	2 167	1 654	1 847	2 845	2 125	1 328	1 569	1 143	1 970	2 758	2 197	4 039	1 565	2 053
6	802	1 232	1 263	3 048	2 477	1 982	881	2 480	893	1 477	590	2 163	967	1 851	1 579
7	887	1 718	1 347	3 127	2 102	1 421	1 323	2 433	1 504	1 973	855	3 311	2 448	1 836	1 877
8	1 020	2 117	1 612	3 797	2 281	1 805	1 059	2 825	1 004	2 218	1 427	2 344	1 669	2 235	1 958
9	218	959	973	1 262	503	889	607	1 085	894	713	413	1 451	4 292	1 684	1 139
10	999	2 027	2 504	2 171	1 675	1 817	1 354	2 132	991	1 712	1 535	2 594	2 030	1 004	1 753
13	1 058	1 673	1 986	2 433	1 706	1 672	1 137	1 508	1 076	1 540	1 352	2 293	1 394	1 581	1 601
	0–200 м														
5	407	744	923	1 006	1 389	848	411	784	603	1 279	1 259	1 738	1 297	816	965
6	304	1 039	700	2 229	1 005	907	455	1 115	481	571	385	882	549	928	825
7	703	790	695	1 129	1 182	602	519	1 028	736	1 013	562	1 950	1 012	702	902
8	541	1 027	838	1 744	1 161	846	522	1 293	472	948	786	1 188	661	1 084	936
9	98	468	468	1 065	301	242	239	710	761	477	392	717	1 377	793	579
10	647	719	1 152	1 286	1 496	662	511	869	496	899	860	1 508	645	573	880
13	603	958	991	1 150	715	797	627	926	533	568	648	958	574	856	779

Биомасса (мг/м³) крупной фракции зоопланктона в слое эпипелагиали 0–50 в различных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг. (БД «Сетной зоопланктон» (№ ГР 2016620026) и локальная БД «Зоопланктон» с дополнениями за 2014–2018 гг.)

Районы	Годы	Копеподы	Эвфаузииды	Амфиподы	Салипты	Прочие	Районы	Годы	Копеподы	Эвфаузииды	Амфиподы	Салипты	Прочие
5-й район	2004 г.	744,5	472,2	19	154,2	43,2	6-й район	2004 г.	407,1	45,3	25,8	100,2	72,2
	2006 г.	986,8	642,8	25,8	366	24,3		2006 г.	725,3	89,1	44,6	282	14,3
	2007 г.	816,7	135,7	1,6	420,5	216,8		2007 г.	925,6	11,2	4	139,2	65,4
	2008 г.	1009,4	2,1	0,5	655,6	37,2		2008 г.	1433,2	248,8	27,8	1247,7	3,3
	2009 г.	1819,9	56,5	2,3	576	215		2009 г.	1168,8	31,6	18,8	372,1	701,4
	2010 г.	1516,7	64,7	9,8	451,9	0		2010 г.	1197,5	73,9	4,1	554,1	0
	2011 г.	573,6	34,7	4,6	524,3	0		2011 г.	312,1	107,8	3,4	352,4	1,4
	2012 г.	861	147	16,2	407,5	32,4		2012 г.	1092,6	282,7	25,9	878,8	53,2
	2013 г.	725,2	113,5	8,7	158,4	41,4		2013 г.	485,3	54,2	3,8	249,1	30,4
	2014 г.	1367	8,9	10,2	479,8	32,4		2014 г.	961,6	108,5	10,6	263,5	66,9
	2015 г.	1260,7	242	25,4	710,4	226		2015 г.	192,8	76	7,2	188,6	39,1
	2016 г.	1246,7	62,3	24,2	617,0	104,9		2016 г.	1314,5	46,0	36,4	479,5	76,7
2017 г.	2186,3	307,1	28	1246,8	79,7	2017 г.	440	182	17,82	154,8	35,65		
2018 г.	656,8	115,2	45,6	645	31,4	2018 г.	957,7	41,6	33	615,8	30,7		
7-й район	2004 г.	489,5	55,2	16,7	184,4	25,7	8-й район	2004 г.	448,5	184,1	28	129,1	23,3
	2006 г.	749,5	258,1	2,2	580	11,9		2006 г.	1195,6	261,1	12,8	503	15,5
	2007 г.	950,7	51,9	2,4	243,5	51,9		2007 г.	1020,4	157	4,7	248,9	76,9
	2008 г.	1594	98,1	38,8	1201,9	27		2008 г.	2339	82,5	53,5	1131,8	12,8
	2009 г.	1370,4	85,9	2,3	399,6	94		2009 г.	1284	169	4,3	388,8	218,5
	2010 г.	763,7	19,6	13	527,7	0,9		2010 г.	1106	90,4	3,9	491,2	0,7
	2011 г.	475,7	123	2,6	538,6	0,3		2011 г.	451,5	90,5	4,1	338,2	0,2
	2012 г.	1206	246,6	30,4	748,6	84,9		2012 г.	1498,3	357,5	41,7	723,5	48,1
	2013 г.	1063,8	70,6	4,9	236,2	26,2		2013 г.	518,7	145,1	4,6	215,5	24,7
	2014 г.	1381,1	180,2	19,6	311,9	22		2014 г.	1404,8	224,5	13	469,5	21,4
	2015 г.	388,8	14,2	11,7	239,9	128,8		2015 г.	734,8	83,1	24,1	333,5	98,2
	2016 г.	1818,9	388,6	66,2	643,7	126,4		2016 г.	1702,9	37,9	18,8	313,7	38,2
2017 г.	1407,5	276,8	10,44	555,3	56,17	2017 г.	796,8	213,7	15,3	278,6	164,19		
2018 г.	873,6	482,1	50,6	341,7	24,6	2018 г.	1436,4	51,1	52,6	430,9	102,2		
9-й район	2004 г.	114,1	8,9	1,2	49,6	3,7	10-й район	2004 г.	373	221,8	65,8	94,8	123,2
	2006 г.	661,7	20,6	7,3	20,7	3,1		2006 г.	981,4	411,3	14	403	8,9
	2007 г.	691,9	91,3	0,5	108,4	50		2007 г.	1961,1	156,5	6	196	52,9
	2008 г.	838,2	204,7	11,5	53	11,9		2008 г.	1456,4	38,1	23,1	508,4	10,3
	2009 г.	223,3	210,4	0	8,8	8,2		2009 г.	1020,4	49	3,3	243	178,5
	2010 г.	252,4	5,3	6,3	580,8	0		2010 г.	1362,9	17,3	9,1	307,5	0,2
	2011 г.	284	144,4	0,2	31,1	0,4		2011 г.	617,3	15,8	4,9	533,5	0,1
	2012 г.	526,2	0	8,6	360	48,3		2012 г.	1177,6	187,8	19	544	42,5
	2013 г.	507,3	45,3	0,2	261,9	12,3		2013 г.	467,7	191,4	3,5	216,8	24,1
	2014 г.	531,1	10,2	6,4	100,3	5,1		2014 г.	1221,3	135,1	7,9	209,8	17,1
	2015 г.	232,5	0	3,5	121,1	4,3		2015 г.	797	116,9	18,7	324,1	41,2
	2016 г.	601,8	196,1	6,1	416,1	69		2016 г.	1320,0	119,1	26,7	549,5	24,5
2017 г.	651,9	2854,8	0,32	474,1	181,94	2017 г.	529,7	790,6	31,09	318,6	145,53		
2018 г.	326,6	959,6	4,5	286,7	22,7	2018 г.	530,3	104,3	26,7	152,4	24,7		
13-й район	2004 г.	609,7	42,3	6,4	224,9	34,6							
	2006 г.	1323,9	27,7	2,9	245	6							
	2007 г.	1614,1	65,8	6	169,7	58,7							
	2008 г.	1915,1	42,9	6,1	406,2	5,1							
	2009 г.	759,7	22,5	0,6	87	758							
	2010 г.	1171	97,5	2,4	339	8,4							
	2011 г.	521,6	28,3	5	443,2	14,8							
	2012 г.	982,9	108,9	14,3	318	20							
	2013 г.	676,2	48,4	4,9	244,4	14,8							
	2014 г.	1108,2	95,8	4,6	200,4	34,3							
	2015 г.	838,7	63,1	15,2	194,3	56							
	2016 г.	1792,8	93,3	15,2	192,0	34,1							
2017 г.	574,9	66,2	15,58	106,1	458,99								
2018 г.	835	198,7	32,4	267,3	102,1								

Приложение 11
Запас (млн т) зоопланктона в разных слоях эпипелагиали в различных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом

Район	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	Средн.	Max	Min
0-50 м																	
5 район	6,3	8,9	2,9	1,8	4,7	8,1	2,2	4,6	4,3	7,5	3,3	3,6	6,6	4,7	5,0	8,9	1,8
6 район	4,7	4,5	3,5	8,6	17,1	11,6	5,0	15,3	6,9	11,4	2,0	10,2	4,5	12,8	8,4	17,1	2,0
7 район	6,8	13,2	10,3	23,9	16,1	10,9	10,1	18,6	11,5	15,1	6,5	25,3	18,7	14,1	14,4	25,3	6,5
8 район	11,7	24,3	18,5	43,6	25,9	20,7	12,2	32,4	11,5	25,5	16,4	26,9	19,1	25,6	22,4	43,6	11,5
9 район	0,3	1,9	1,9	2,5	1,0	1,7	0,6	1,1	1,8	1,4	0,5	2,9	8,4	3,3	2,1	8,4	0,3
10 район	4,4	13,8	17,0	14,8	11,4	12,4	9,2	14,5	6,7	11,7	9,4	17,7	13,8	6,8	11,7	17,7	4,4
13 район	16,9	17,0	23,2	34,8	27,0	39,7	14,8	26,8	29,2	33,9	24,6	47,3	18,8	31,2	27,5	47,3	14,8
Все районы	51,1	83,6	77,3	130,0	103,2	105,1	54,1	113,3	71,9	106,5	62,7	133,9	89,9	98,5	91,5	133,9	51,1
50-200 м																	
5 район	0,4	3,3	3,6	2,2	4,5	4,8	0,5	4,6	4,8	12,0	2,7	7,8	1,9	5,1	4,2	12,0	0,4
6 район	2,4	10,7	4,3	16,7	10,7	9,6	5,3	12,2	7,9	6,2	3,2	6,4	5,8	12,9	8,2	16,7	2,4
7 район	14,7	11,0	11,0	10,6	20,1	7,6	5,8	12,8	11,0	15,9	10,6	34,4	12,3	7,4	13,2	34,4	5,8
8 район	13,1	22,8	20,0	36,5	26,8	18,1	11,8	26,9	10,1	18,0	19,7	27,6	11,2	24,1	20,5	36,5	10,1
9 район	0,2	1,8	1,8	5,9	1,4	0,2	0,4	1,9	4,2	2,3	1,5	2,8	2,4	2,9	2,1	5,9	0,2
10 район	7,0	5,8	14,3	20,2	29,3	5,7	4,7	9,1	6,8	12,8	11,6	23,4	3,7	8,8	11,7	29,3	3,7
13 район	21,6	21,9	23,1	31,0	18,3	35,9	17,9	39,0	28,7	16,1	22,6	31,7	12,2	36,4	25,5	39,0	12,2
Все районы	59,4	77,3	78,1	123,1	111,1	81,9	46,4	106,5	73,5	83,3	71,9	134,1	49,5	97,7	85,4	134,1	46,4
0-200 м																	
5 район	6,7	12,3	6,5	4,0	9,1	13,0	2,7	9,2	9,2	19,4	6,0	11,4	8,5	9,9	9,1	19,4	2,7
6 район	7,1	15,2	7,8	25,3	27,8	21,2	10,3	27,6	14,8	17,6	5,1	16,6	10,3	25,8	16,6	27,8	5,1
7 район	21,5	24,2	21,3	34,6	36,2	18,4	15,9	31,5	22,6	31,0	17,2	59,7	31,0	21,5	27,6	59,7	15,9
8 район	24,8	47,1	38,5	80,0	52,7	38,8	24,0	59,4	21,6	43,5	36,1	54,5	30,3	49,8	42,9	80,0	21,6
9 район	0,5	3,7	3,7	8,4	2,4	1,9	1,0	3,0	6,0	3,8	2,1	5,6	10,8	6,2	4,2	10,8	0,5
10 район	11,4	19,6	31,4	35,0	40,7	18,0	13,9	23,7	13,5	24,5	21,0	41,1	17,6	15,6	23,3	41,1	11,4
13 район	38,4	39,0	46,3	65,7	45,2	75,6	32,7	65,8	58,0	50,1	47,2	79,0	31,0	67,5	53,0	79,0	31,0
Все районы	110,4	161,1	155,5	253,0	214,1	186,9	100,5	220,2	145,7	189,9	134,7	267,9	139,5	196,3	176,7	267,9	100,5

Межгодовая динамика состава рациона разновозрастной горбуши в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом

Пищевая группа	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	Средн.
30–40 см															
Amphipoda	8,9	8,5	9,9	14,9	0,0	8,7	12,1	15,5	7,1	24,2	34,5	16,0	12,6	-	13,3
Euphausiacea	43,1	42,9	28,0	10,5	10,1	42,6	42,8	45,8	23,8	13,1	42,2	39,7	37,1	-	32,4
Seropoda	14,1	18,9	49,5	23,9	59,9	24,6	25,0	21,6	27,1	43,0	15,8	24,4	28,6	-	29,0
Pteropoda	3,9	18,9	1,2	2,4	30,0	4,6	7,5	2,6	4,4	4,4	6,0	7,6	9,5	-	7,9
Chaetognatha	9,1	0,7	0,1	45,7	0,0	4,8	4,2	10,2	9,5	1,2	1,5	2,9	1,9	-	7,1
Sephalopoda	3,1	2,6	0,0	0,0	0,0	5,8	3,0	1,7	2,1	5,5	0,0	0,3	5,3	-	2,3
Pisces	17,8	7,5	11,3	1,3	0,0	8,8	2,3	2,6	21,1	8,6	0,0	9,0	4,4	-	7,3
Прочие	0,0	0,0	0,0	1,3	0,0	0,1	3,1	0,0	4,9	0,0	0,0	0,1	0,6	-	0,7
Средний ИНЖ, ‰/‰	82,4	43,9	72,1	299,0	36,7	142,8	106,2	113,7	115,8	98,9	70,8	126,4	119,3	-	109,8
Ср. длина (см)	37,5	38,0	38,5	36,8	38,9	38,5	38,9	38,1	37,56	35,6	38,6	38,2	38,9	-	38,0
Количество желудков	13	92	35	26	3	46	207	52	39	131	62	278	157	-	1141
40–50 см															
Amphipoda	2,3	5,3	3,8	19,2	4,6	7,2	29,4	17,0	8,4	16,7	21,9	11,7	12,6	16,0	12,3
Euphausiacea	44,7	38,0	47,1	11,0	36,3	36,6	32,0	40,2	37,3	46,3	41,9	44,4	39,3	44,9	38,1
Seropoda	16,0	27,1	28,3	32,5	32,7	21,0	15,2	17,4	25,4	27,5	18,3	20,7	16,0	27,6	22,9
Pteropoda	13,1	15,2	14,1	13,6	12,4	8,0	11,1	5,1	9,0	4,3	10,1	10,2	10,9	5,8	10,5
Chaetognatha	0,6	5,7	1,1	13,9	5,3	7,0	1,6	11,0	5,4	0,9	3,7	3,2	1,2	2,2	4,7
Sephalopoda	7,2	1,3	1,7	2,5	2,4	12,3	4,1	4,1	4,9	0,7	0,1	3,1	7,5	1,0	4,0
Pisces	16,1	7,4	2,8	5,9	4,9	7,8	5,3	4,6	8,5	3,2	3,8	6,7	10,3	2,5	6,7
Прочие	0,0	0,0	1,1	1,4	1,4	0,1	1,4	0,6	1,1	0,4	0,2	0,0	2,2	0,0	0,8
Средний ИНЖ, ‰/‰	73,7	58,0	104,2	65,4	83,1	118,6	110,9	98,6	104,5	95,1	68,7	157,0	107,9	114,1	97,1
Ср. длина (см)	45,4	46,2	44,92	45,87	44,05	44,2	44,05	44,3	45	45,5	44,6	43,3	43,5	40,7	44,7
Количество желудков, экз.	774	654	1141	393	1480	1378	670	1186	761	702	833	894	983	1643	13492
>50 см															
Amphipoda	3,9	0,3	0,3	9,3	2,0	26,0	9,6	24,7	-	9,9	23,6	15,1	-	-	11,3
Euphausiacea	31,1	46,7	72,1	30,7	37,0	32,1	40,5	42,4	-	35,2	53,4	53,6	-	-	43,2
Seropoda	26,7	27,9	18,2	18,5	0,5	26,3	25,9	26,5	-	28,4	19,8	12,8	-	-	21,0
Pteropoda	26,9	15,6	7,5	18,5	40,7	7,2	5,1	1,3	-	10,6	3,2	11,1	-	-	13,4
Chaetognatha	0,4	6,3	0,0	7,4	0,0	0,3	0,2	2,4	-	0,0	0,0	0,1	-	-	1,6
Sephalopoda	4,4	0,0	0,1	9,9	2,5	4,8	13,1	0,7	-	0,8	0,0	0,3	-	-	3,3
Pisces	6,6	0,0	1,8	3,2	17,3	3,3	4,9	1,9	-	15,0	0,0	7,0	-	-	5,6
Прочие	0,0	3,2	0,0	2,5	0,0	0,0	0,7	0,1	-	0,1	0,0	0,0	-	-	0,6
Средний ИНЖ, ‰/‰	68,0	55,6	164,9	94,7	64,1	74,4	92,6	84,8	-	105,4	78,9	143,4	-	-	93,4
Ср. длина (см)	51,6	51,9	52,7	51,912	52,4	51,6	51,1	51,7	-	52,1	51,6	50,8	-	-	51,8
Количество желудков	135	78	66	77	10	26,0	35	33	-	42	20	14	-	-	536

Межгодовая динамика состава рациона горбуши с размерами тела **40–50 см** в различных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом

Пищевая группа	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.
7-й район														
Amphipoda	0,4	1,3	0,6	11,9	0,7	6,3	0,6	7,6	2,8	31,9	21,5	4,1	4,7	24,6
Euphausiacea	64,9	42,6	37,8	21,7	42,2	34,0	70,6	80,4	66,9	33,1	45,4	41,7	44,4	24,9
Copepoda	11,5	4,3	14,3	31,5	44,2	9,0	7,7	4,5	18,9	25,8	9,6	14,3	40,3	22,3
Pteropoda	14,8	16,7	41,2	25,4	6,4	5,1	11,8	1,9	1,1	0,0	13,7	3,5	4,4	21,6
Chaetognatha	0,0	0,8	0,3	0,4	1,0	0,3	0,1	0,0	0,3	0,0	2,9	3,5	0,5	0,8
Cephalopoda	7,2	5,0	0,9	4,1	1,7	42,2	2,3	1,2	4,0	1,6	0,0	4,6	0,0	0,0
Pisces	1,2	29,3	4,9	5,0	3,4	3,0	6,0	3,6	6,0	7,6	6,7	28,3	5,1	5,8
Прочие	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,1	0,9	0,8	0,0	0,0	0,2	0,0	0,6	0,0
Средний ИНЖ, ‰	76,7	61,0	137,4	79,9	117,3	137,9	130,9	190,5	114,0	152,8	70,0	128,3	147,9	88,7
Кол-во желудков, экз.	49	47	247	54	251	44	82	59	22	25	118	78	186	148
8-й район														
Amphipoda	6,1	4,8	6,9	31,0	11,6	4,3	10,7	16,6	6,6	15,3	30,2	12,4	3,7	32,9
Euphausiacea	32,0	25,6	35,5	14,3	38,2	36,7	47,3	33,6	20,9	46,4	37,5	30,8	56,4	19,9
Copepoda	25,4	50,0	33,9	31,4	22,2	29,5	14,9	24,0	34,5	33,4	14,6	33,3	22,9	34,7
Pteropoda	18,8	14,2	15,2	12,4	13,3	14,8	12,0	6,2	15,8	3,6	11,0	7,4	5,6	2,4
Chaetognatha	0,1	2,2	0,4	5,6	4,7	9,7	5,6	12,7	16,1	0,0	3,2	11,7	0,1	3,1
Cephalopoda	4,2	0,8	4,3	1,4	4,7	2,6	2,0	2,7	3,6	0,0	0,5	1,7	8,0	3,3
Pisces	13,4	2,4	3,8	3,9	0,7	2,4	6,4	4,1	2,1	1,3	3,0	2,7	1,9	3,7
Прочие	0,0	0,0	0,0		4,6	0,0	1,1	0,1	0,4	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0
Средний ИНЖ, ‰	93,5	52,3	90,5	92,1	67,7	86,4	128,6	98,0	106,5	98,3	72,0	110,9	129,1	88,6
Кол-во желудков, экз.	266	220	343	111	365	339	203	296	166	240	328	248	252	453
10-й район														
Amphipoda	0,2	3,2	4,5	18,0	5,5	13,7	24,8	38,7	11,7	22,9	47,2	15,9	10,6	9,5
Euphausiacea	22,9	45,4	50,7	16,5	27,6	21,4	41,1	16,7	47,4	17,5	15,1	33,3	53,3	73,3
Copepoda	9,1	14,0	34,0	15,5	9,6	19,2	7,6	6,6	27,9	46,0	28,7	27,9	8,8	12,7
Pteropoda	40,0	29,4	5,7	19,6	24,7	12,8	6,7	7,1	3,8	10,5	1,8	15,7	11,1	0,0
Chaetognatha	0,0	7,5	0,0	11,7	15,8	11,5	0,5	26,5	0,4	0,4	0,9	0,2	7,6	0,0
Cephalopoda	2,0	0,0	1,1	0,8	2,2	1,8	7,9	0,7	0,3	0,0	0,0	2,9	1,4	0,0
Pisces	25,9	0,5	1,8	10,7	11,6	19,6	3,8	3,7	8,1	2,7	6,3	4,1	5,7	4,5
Прочие	0,0	0,0	2,2	7,1	3,0	0,0	7,6	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	1,5	0,0
Средний ИНЖ, ‰	52,9	45,5	88,7	70,3	59,1	79,4	84,0	66,0	109,5	85,4	52,8	73,1	79,2	58,4
Кол-во желудков, экз.	112	238	155	107	245	227	89	189	91	136	67	154	84	155
13-й район														
Amphipoda	5,8	17,1	6,9	11,4	1,8	3,7	12,0	21,2	16,5	27,6	21,0	10,7	19,3	14,3
Euphausiacea	40,0	28,1	15,3	2,5	44,0	15,1	25,0	20,5	22,5	17,3	28,8	15,6	4,5	4,2
Copepoda	39,2	28,6	59,4	23,9	33,9	49,6	43,4	16,7	26,0	39,1	29,9	50,5	7,3	59,4
Pteropoda	5,0	6,7	8,1	2,7	9,4	6,9	5,2	8,5	10,7	7,5	4,1	15,7	15,2	10,9
Chaetognatha	3,3	17,4	4,9	52,0	7,1	17,3	2,4	20,3	6,6	5,0	14,2	5,8	0,2	5,0
Cephalopoda	4,9	1,0	1,2	6,0	1,3	1,9	8,0	4,8	10,1	2,7	0,1	0,9	39,9	3,7
Pisces	1,8	1,0	1,2	1,5	2,2	5,4	4,0	8,0	5,0	0,8	1,9	0,8	1,7	2,2
Прочие	0,0	0,1	3,0	0,0	0,3	0,1	0,0	0,0	2,6	0,0	0,0	0,0	11,9	0,3
Средний ИНЖ, ‰	79,5	67,6	53,7	84,7	85,5	64,2	83,5	99,0	78,8	95,9	77,7	60,1	83,8	55,3
Кол-во желудков, экз.	326	128	371	107	395	662	188	495	405	244	196	351	171	604

Межгодовая динамика состава рациона разно-размерной кеты в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом

Пищевая группа	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.
30–40 см														
Euphausiacea	21,3	0,0	0,0	2,2	9,8	6,8	7,2	12,2	23,1	14,3	35,7	4,9	20,3	5,1
Amphipoda	0,0	0,0	12,7	60,3	34,5	51,6	27,8	33,2	2,4	59,4	59,3	45,2	21,1	38,5
Soropoda	1,0	0,0	9,1	15,3	9,8	10,5	0,0	3,9	16,1	12,1	3,4	10,0	0,0	11,1
Pteropoda	77,6	0,0	1,7	13,0	19,5	4,4	19,9	7,7	5,2	12,2	1,4	6,0	6,8	29,1
Chaetognatha	0,0	33,3	37,2	5,8	11,2	25,1	10,2	32,6	15,5	1,5	0,2	30,2	3,2	13,3
Желелые	0,0	0,0	33,8	0,0	11,4	0,6	10,5	7,8	32,9	0,0	0,0	0,0	45,4	2,9
Cephalopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	1,3	0,0	0,0	0,3	3,2	0,0
Pisces	0,0	22,5	0,0	0,4	3,6	1,0	0,0	0,7	3,1	0,5	0,0	3,3	0,0	0,0
П/пища	0,0	44,2	0,0	3,0	0,0	0,0	24,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Прочие	0,1	0,0	5,5	0,0	0,2	0,0	0,0	0,5	0,4	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
Средний ИНЖ, ‰	58,8	32,8	69,3	31,1	81,4	44,9	48,4	65,2	96,9	74,5	64,1	79,8	89,7	48,4
Кол-во желудков, экз.	16	14	12	103	58	174	82	154	99,0	229	91	155	48	243
40–50 см														
Euphausiacea	10,4	26,9	27,7	7,3	13,9	13,8	53,3	23,3	5,6	47,8	47,5	23,7	19,1	5,7
Amphipoda	0,1	0,1	0,6	33,4	2,2	11,1	3,6	24,0	6,0	10,2	32,9	16,4	5,0	35,1
Soropoda	2,7	1,0	2,9	3,8	16,7	6,0	0,3	0,3	5,2	0,4	4,2	2,8	4,7	0,1
Pteropoda	73,8	17,4	26,9	22,4	20,9	24,1	11,8	21,2	33,3	39,7	10,8	27,3	23,4	35,5
Chaetognatha	0,0	2,2	4,4	13,2	2,6	9,4	3,2	9,1	3,5	0,1	0,8	6,0	0,3	0,7
Желелые	11,8	2,0	34,7	1,1	40,1	30,9	15,2	14,8	39,5	1,3	3,4	19,7	38,3	17,9
Cephalopoda	0,0	0,4	0,7	0,4	0,2	0,3	1,5	0,8	1,7	0,0	0,3	0,5	1,6	0,4
Pisces	0,4	1,4	0,0	0,5	0,0	1,3	0,6	2,2	4,1	0,0	0,1	2,7	2,0	2,7
П/пища	0,0	48,6	0,0	17,9	0,6	0,0	10,4	2,9	0,0	0,0	0,0	0,2	2,7	0,0
Прочие	0,8	0,0	2,1	0,0	2,8	3,0	0,0	1,4	1,2	0,5	0,0	0,7	3,0	1,9
Средний ИНЖ, ‰	65,7	48,8	59,3	86,3	62,7	56,9	97,0	91,3	100,5	74,0	56,1	75,1	95,8	77,5
Кол-во желудков, экз.	93	113	118	109	76	227	162	538	149	145	415	371	307	241
50–60 см														
Euphausiacea	25,7	25,8	13,4	6,6	15,4	16,0	35,4	22,4	17,0	20,3	59,6	27,7	24,7	8,7
Amphipoda	3,6	4,2	0,8	23,5	1,7	10,7	8,0	15,1	2,9	34,4	16,8	10,9	10,0	24,9
Soropoda	0,3	0,1	1,4	4,2	3,2	0,6	1,1	1,7	4,6	1,5	1,7	2,3	4,6	0,2
Pteropoda	59,9	29,3	19,2	40,4	30,2	46,4	11,3	25,6	30,9	34,8	4,9	30,2	19,0	28,4
Chaetognatha	0,0	7,0	0,3	1,5	0,3	4,8	0,7	5,0	1,7	0,0	0,1	2,8	0,2	0,0
Желелые	2,7	2,2	59,4	9,4	42,8	13,8	30,6	24,8	35,2	7,0	16,9	17,4	37,3	19,9
Cephalopoda	0,8	6,5	0,3	1,5	0,5	0,5	0,2	1,2	1,0	0,1	0,0	0,7	0,4	2,1
Pisces	6,6	3,1	2,6	0,6	2,2	2,0	2,6	2,0	6,2	1,9	0,0	7,1	0,9	14,7
П/пища	0,0	19,8	0,0	12,0	1,3	0,0	8,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0
Прочие	0,4	2,0	2,6	0,3	2,4	5,2	1,8	2,2	0,6	0,0	0,0	0,9	2,1	1,1
Средний ИНЖ, ‰	82,3	77,1	64,7	101,3	66,1	68,2	95,7	83,0	94,6	75,3	56,3	164,1	99,9	86,1
Кол-во желудков, экз.	202	174	282	87	528	297	267	435	354	331	134	293	263	297
> 60 см														
Euphausiacea	35,8	12,6	37,1	24,1	8,8	11,5	20,4	16,8	4,6	24,8	47,9	23,5	33,3	5,1
Amphipoda	6,0	0,1	2,7	0,0	1,2	6,1	16,4	5,4	8,8	13,1	16,4	8,1	0,0	20,6
Soropoda	0,1	0,0	1,1	0,0	0,7	2,2	0,0	0,8	2,2	0,0	1,8	1,0	0,0	0,0
Pteropoda	47,9	37,7	15,1	74,5	16,5	37,3	26,9	42,7	43,8	23,2	5,9	43,4	13,3	36,3
Chaetognatha	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	1,3	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Желелые	8,9	19,5	28,9	0,0	58,7	19,3	27,5	10,0	38,5	37,0	28,0	18,5	20,0	25,9
Cephalopoda	0,1	0,0	0,4	1,4	0,4	0,0	0,0	4,0	0,9	0,1	0,0	4,0	0,0	0,0
Pisces	1,1	4,4	2,4	0,0	2,8	3,4	0,0	19,5	0,5	1,8	0,0	1,5	0,0	9,3
П/пища	0,0	25,6	0,0	0,0	0,0	0,0	7,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	33,4	0,0
Прочие	0,1	0,1	12,3	0,0	10,9	19,9	0,2	0,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,8
Средний ИНЖ, ‰	67,1	56,9	61,1	97,3	46,3	46,3	74,2	68,4	106,8	93,8	58,9	117,8	73,0	105,7
Кол-во желудков, экз.	80	31	16	40	33	52	33	42	55	23	19	13	5	14

Межгодовая динамика состава рациона разноразмерной нерки в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом

Пищевая группа	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.
30–40 см														
Eurphausiacea	0,0	-	-	-	-	0,0	28,4	-	0,0	0,0	100,0	-	0,0	3,8
Amphipoda	100,0	-	-	-	-	100,0	4,6	-	13,3	72,6	0,0	-	9,5	72,0
Soropoda	0,0	-	-	-	-	0,0	36,6	-	40,0	22,6	0,0	-	0,0	2,0
Pteropoda	0,0	-	-	-	-	0,0	23,3	-	14,0	4,8	0,0	-	20,1	22,2
Chaetognatha	0,0	-	-	-	-	0,0	3,6	-	2,7	0,0	0,0	-	0,0	0,0
Желетелье	0,0	-	-	-	-	0,0	3,5	-	29,2	0,0	0,0	-	0,0	0,0
Cephalopoda	0,0	-	-	-	-	0,0	0,0	-	0,3	0,0	0,0	-	18,5	0,0
Pisces	0,0	-	-	-	-	0,0	0,0	-	0,4	0,0	0,0	-	1,9	0,0
П/пища	0,0	-	-	-	-	0,0	0,0	-	0,0	0,0	0,0	-	0,0	0,0
Прочие	0,0	-	-	-	-	0,0	0,0	-	0,1	0,0	0,0	-	50,0	0,0
Средний ИНЖ, ‰	17,4	-	-	-	-	19,4	52,3	-	28,1	44,0	9,2	-	58,1	28,3
40–50 см														
Eurphausiacea	46,6	50,0	-	0,0	6,0	4,8	56,5	15,4	4,3	46,0	79,2	29,4	26,4	13,4
Amphipoda	18,0	50,0	-	100,0	6,3	13,3	8,2	63,2	27,8	42,6	7,3	27,4	20,3	63,9
Soropoda	18,6	0,0	-	0,0	46,0	3,3	14,9	5,3	44,2	0,6	1,0	30,8	23,4	7,6
Pteropoda	1,2	0,0	-	0,0	38,2	46,5	18,2	10,1	5,1	9,3	12,5	7,5	16,4	15,1
Chaetognatha	0,0	0,0	-	0,0	0,0	4,3	0,9	0,5	8,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Желетелье	0,0	0,0	-	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cephalopoda	7,2	0,0	-	0,0	0,0	0,0	0,1	2,6	9,9	0,3	0,0	4,0	13,5	0,0
Pisces	8,4	0,0	-	0,0	3,5	0,0	0,9	2,8	0,1	1,2	0,0	0,8	0,0	0,0
Прочие	0,0	0,0	-	0,0	0,0	27,8	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
Средний ИНЖ, ‰	51,5	49,5	-	15,2	39,9	38,1	70,9	132,6	30,5	45,4	61,9	52,9	54,1	40,3
50–60 см														
Eurphausiacea	41,5	69,5	43,4	2,4	25,1	15,5	44,1	21,2	26,7	60,1	77,0	39,5	25,2	35,5
Amphipoda	27,6	23,2	0,0	77,6	10,5	20,0	27,3	48,2	15,6	32,5	7,3	10,7	13,7	33,7
Soropoda	25,3	2,4	12,4	0,0	33,5	13,3	4,6	6,2	24,1	2,9	4,9	9,7	26,6	0,6
Pteropoda	0,3	4,9	31,2	20,0	25,4	27,7	14,7	21,4	5,1	3,9	9,9	13,0	8,7	10,3
Chaetognatha	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,3	0,5	0,0	0,0	0,7	0,0	0,0
Желетелье	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,7	0,1	0,2	0,0	0,0	0,3	1,8	0,0
Cephalopoda	3,8	0,0	3,4	0,0	4,3	1,9	3,2	1,0	16,0	0,5	0,0	13,0	24,0	0,3
Pisces	1,5	0,0	9,6	0,0	0,8	9,6	1,8	1,6	8,8	0,0	0,8	13,1	0,0	19,5
П/пища	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Прочие	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	12,0	0,0	0,0	3,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,1
Средний ИНЖ, ‰	65,9	39,9	138,0	75,3	45,9	46,1	69,2	55,3	24,8	50,8	47,8	66,0	135,8	55,0
60–70 см														
Eurphausiacea	87,8	0,0	-	2,0	-	80,0	15,2	16,7	30,0	70,0	40,0	62,5	10,0	-
Amphipoda	0,0	0,0	-	0,0	-	0,0	36,2	1,7	0,0	30,0	0,0	7,3	5,0	-
Soropoda	2,8	0,0	-	10,0	-	0,0	45,4	23,3	20,0	0,0	0,0	1,4	70,0	-
Pteropoda	0,4	0,0	-	0,0	-	15,0	3,0	45,6	0,0	0,0	0,0	16,5	15,0	-
Chaetognatha	0,0	0,0	-	0,0	-	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Желетелье	0,0	0,0	-	0,0	-	0,0	0,0	0,0	50,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Cephalopoda	9,0	100,0	-	0,0	-	5,0	0,2	0,0	0,0	0,0	60,0	0,0	0,0	-
Pisces	0,0	0,0	-	85,0	-	0,0	0,0	12,7	0,0	0,0	0,0	12,3	0,0	-
П/пища	0,0	0,0	-	0,0	-	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Прочие	0,0	0,0	-	3,0	-	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-
Средний ИНЖ, ‰	123,4	193,2	-	160,2	-	95,3	79,4	38,0	11,3	97,2	21,6	69,5	32,0	-

Состав рациона **горбуши** размерной группы **40–50 см** тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом **2004–2013** и **2014–2018** гг.

Пищевая группа	5-й район		6-й район		7-й район		8-й район		10-й район		13-й район	
	2004–2013 гг.	2014–2018 гг.										
Amphipoda	2,4	11,7	6,9	18,24	3,6	17,4	11,0	18,9	13,4	21,2	10,7	18,6
Euphausiacea	61,4	58,6	39,1	41,86	51,2	37,9	31,6	38,2	32,2	38,5	23,7	14,1
Copepoda	2,9	6,4	27,6	23,74	16,2	22,5	29,5	27,8	15,9	24,8	35,7	37,2
Pteropoda	2,9	14,8	9,1	8,22	13,8	8,6	13,6	6,0	16,6	7,8	7,0	10,7
Chaetognatha	0,2	1,0	2,2	1,48	0,4	1,5	6,3	3,6	8,2	1,8	14,6	6,0
Cephalopoda	9,0	0,0	4,1	0,98	7,6	1,2	2,9	2,7	1,9	0,9	4,4	9,5
Pisces	21,2	7,5	10,2	5,3	6,9	10,7	4,4	2,5	9,5	4,7	3,3	1,5
Прочие	0,0	0,0	0,9	0,2	0,2	0,2	0,8	0,3	2,3	0,3	0,7	2,4

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	0,939	1,193	9,789	6,998	4,508	20,963	72,602	116,991/80
Лососи, из них:	0,723	1,020	1,359	5,702	–	4,528	12,056	25,389/17
Горбуша	0,076	0,184	0,491	4,244	–	4,419	9,470	18,884/13
Кета	0,603	0,574	0,858	1,359	–	0,110	1,740	5,245/4
Нерка	0,033	0,201	0,009	0,005	–	–	0,507	0,755/1
Кижуч	–	0,022	–	0,049	–	–	0,177	0,249
Чавыча	0,011	0,038	–	0,044	–	–	0,162	0,256
Субтропические, из них:	–	–	–	0,513	–	–	58,151	58,693/40
Сайра	–	–	–	–	–	–	16,323	16,323/11
Анчоус	–	–	–	0,034	–	0,026	41,386	41,446/28
Мезопелагические, из них:	0,209	0,166	8,409	0,783	–	16,406	2,357	28,330/19
Серебрянка	0,204	0,096	8,394	0,090	–	2,405	0,912	12,101/8
Диаф-тета	+	0,014	+	0,227	–	5,945	0,734	6,920/5
Светлоперый стенобрак	0,001	0,055	0,001	0,110	–	0,605	0,231	1,003/1
Прочие	–	–	–	–	–	–	–	–
Кальмары, из них:	0,603	1,932	3,787	9,801	–	4,016	9,085	29,225/20
Северный	0,300	0,076	3,400	4,840	–	3,600	4,355	16,571/11
Тихоокеанский	–	–	–	1,098	–	0,096	2,832	4,026/3
Курильский	–	–	–	1,759	–	0,215	0,403	2,377/2
Кальмар-светлячок	–	–	–	0,742	–	0,006	0,267	1,015/1
Прочие	–	–	–	–	–	–	–	–
Весь нектон, тыс. т	1,542	3,125	13,575	16,799	4,508	24,979	81,687	146,216/100
Обследованная площадь, тыс. км²	82,43	117,58	153,13	229,49	23,78	88,37	318,82	1013,603
Потребление, т/км²	0,019	0,027	0,089	0,073	0,190	0,283	0,256	0,144

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2006 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	0,759	2,431	3,301	8,980	1,014	11,566	6,715	34,766/68,9
Лососи, из них:	0,704	0,869	1,031	4,535	0,161	4,033	2,456	13,79/27,3
Горбуша	–	0,392	0,285	3,574	0,015	4,014	1,562	9,843
Кета	0,693	0,399	0,741	0,525	0,146	0,009	0,284	2,798
Нерка	0,011	0,011	0,004	0,273	–	–	0,545	0,843
Кижуч	–	0,060	–	0,152	–	0,010	0,042	0,265
Чавыча	–	0,006	–	0,012	–	–	0,022	0,040
Субтропические	–	–	–	0,662	–	0,569	2,116	3,347/6,6
Мезопелагические, из них:	0,024	1,562	1,865	3,778	–	6,959	2,142	16,332/32,4
Серебрянка	0,018	0,057	1,803	0,008	–	0,866	0,055	2,807
Диаф-тета	–	1,459	0,044	3,603	–	0,109	1,111	6,325
Светлоперый стенобрак	0,001	0,034	0,002	0,063	–	0,072	0,226	0,398
Прочие	–	–	–	–	–	–	–	–
Кальмары, из них:	1,257	1,331	2,008	2,746	–	5,337	2,990	15,669/31,1
Северный	1,242	1,260	1,714	2,462	–	1,566	0,025	8,270
Тихоокеанский	–	–	–	0,031	–	0,115	0,044	0,195
Курильский	–	–	–	0,040	–	0,398	0,315	0,754
Кальмар-светлячок	–	–	–	0,108	–	3,102	2,444	5,654
Прочие	–	–	–	–	–	–	–	–
Весь нектон, тыс. т	2,016	3,762	5,309	11,726	1,014	16,904	9,705	50,435/100
Обследованная площадь, тыс. км²	82,43	73,19	153,13	229,49	39,31	136,17	203,41	917,14
Потребление, т/км²	0,024	0,051	0,035	0,051	0,026	0,124	0,048	0,055

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2007 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	0,604	0,566	8,079	20,701	2,449	9,768	16,839	59,006/81,8
Лососи, из них:	0,528	0,511	3,023	7,157	1,261	2,301	6,759	21,541/29,9
Горбуша	0,321	0,264	2,822	6,207	0,997	2,279	5,859	18,750
Кета	0,197	0,208	0,200	0,874	0,264	0,023	0,752	2,518
Нерка	0,010	0,023	–	0,006	–	–	–	0,039
Кижуч	–	0,002	–	0,033	–	–	0,105	0,141
Чавыча	–	0,013	–	0,038	–	–	0,042	0,093
Субтропические	–	–	–	0,166	–	0,666	0,600	1,433/2,0
Мезопелагические, из них:	0,075	0,055	3,493	13,378	0,761	5,284	9,480	32,526/45,1
Серебрянка	0,067	0,053	3,442	0,042	0,742	0,007	1,568	5,920
Диаф-тета	–	–	–	1,574	–	1,797	1,593	4,964
Светлоперый стенобрак	0,002	–	0,036	11,739	0,008	0,605	6,071	18,461
Прочие	–	–	–	–	–	–	–	–
Кальмары, из них:	0,166	1,319	1,138	2,369	0,0145	7,535	0,601	13,142/18,2
Северный	0,143	1,249	1,120	1,712	–	1,120	0,025	5,368
Тихоокеанский	–	–	–	0,500	–	1,770	0,100	2,369
Курильский	–	–	–	0,050	–	0,328	0,063	0,441
Кальмар-светлячок	–	–	–	–	–	4,294	0,346	4,639
Прочие	–	–	–	–	–	–	–	–
Весь нектон, тыс. т	0,770	1,885	9,216	23,070	2,464	17,303	17,440	72,149/100
Обследованная площадь, тыс. км²	35,30	55,90	153,13	229,49	39,31	136,17	233,74	883,04
Потребление, т/км²	0,022	0,034	0,060	0,101	0,063	0,127	0,075	0,082

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2008 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	0,214	0,841	15,094	11,258	4,888	8,157	8,448	48,899/79,1
Лососи, из них:	0,214	0,728	3,575	7,483	0,366	3,171	5,049	20,586/33,3
Горбуша	+	0,419	1,513	6,828	+	2,838	2,563	14,161
Кета	0,214	0,289	2,047	0,621	0,366	0,325	2,389	6,249
Нерка	–	0,015	0,015	0,005	–	–	0,031	0,066
Кижуч	–	0,005	–	0,030	–	0,009	0,050	0,094
Чавыча	–	–	–	–	–	–	0,016	0,016
Субтропические	–	–	–	0,849	–	0,209	2,383	3,441/5,6
Мезопелагические, из них:	–	0,112	0,145	2,927	–	4,740	0,994	8,918/14,4
Серебрянка	–	0,094	0,110	0,024	–	0,001	0,083	0,313
Диаф-тета	–	0,002	0,002	2,765	–	0,860	0,051	3,681
Светлоперый стенобрак	–	0,015	0,004	0,079	–	2,383	0,354	2,835
Прочие	–	0,001	0,028	0,059	–	1,495	0,506	2,089
Кальмары, из них:	0,000	0,309	0,264	7,201	–	1,981	3,164	12,919/20,9
Северный	–	0,193	0,235	6,642	–	0,842	2,021	9,933
Тихоокеанский	–	–	–	–	–	0,098	0,025	0,123
Курильский	–	–	–	–	–	0,103	0,086	0,189
Кальмар-светлячок	–	–	–	0,397	–	0,843	0,937	2,177
Прочие	–	0,116	0,029	0,162	–	0,095	0,095	0,498
Весь нектон, тыс. т	0,214	1,149	15,358	18,459	4,888	10,138	11,612	61,819/100
Обследованная площадь, тыс. км²	35,30	55,90	153,13	229,49	39,31	136,17	233,74	883,04
Потребление, т/км²	0,006	0,021	0,100	0,080	0,124	0,074	0,050	0,070

Приложение 22

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2011 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	0,623	4,064	2,946	19,562	0,106	6,547	19,850	53,697/79,4
Лососи, из них:	0,614	3,990	2,736	14,299	0,104	3,303	4,281	29,327/43,4
Горбуша	0,230	3,124	2,355	12,866	–	3,097	3,187	24,858
Кета	0,291	0,621	0,376	1,395	0,104	0,206	0,738	3,730
Нерка	0,093	0,245	0,005	0,010	–	–	0,139	0,492
Кижуч	–	–	–	0,029	–	–	0,152	0,182
Чавыча	–	–	–	–	–	–	0,065	0,065
Субтропические	–	–	–	0,010	–	–	0,828	0,838/1,2
Мезопелагические, из них:	0,007	0,074	0,148	5,252	–	1,643	14,741	21,866/32,3
Серебрянка	–	0,045	0,133	0,095	–	1,452	12,508	14,232
Диаф-тета	–	–	–	0,011	–	0,010	0,014	0,035
Светлоперый стенобрах	–	–	–	5,118	–	0,035	1,586	6,740
Прочие	0,007	0,028	0,016	0,028	–	0,147	0,633	0,858
Кальмары, из них:	0,049	2,719	1,335	2,778	0,020	2,490	4,564	13,956/20,6
Северный	0,035	2,696	1,290	2,593	0,020	1,600	1,864	10,097
Тихоокеанский	–	–	–	0,100	–	0,206	1,581	1,887
Курильский	0,001	–	–	–	–	0,019	0,103	0,123
Кальмар-светлячок	–	–	–	0,024	–	0,622	0,961	1,607
Прочие	0,014	0,024	0,045	0,061	–	0,043	0,055	0,242
Весь нектон, тыс. т	0,672	6,783	4,281	22,340	0,126	9,037	24,415	67,653/100
Обследованная площадь, тыс. км²	32,40	112,90	153,13	229,49	21,10	136,17	260,50	945,69
Потребление, т/км²	0,021	0,060	0,028	0,097	0,006	0,066	0,094	0,072

Приложение 23

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2009 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	0,713	4,574	3,910	9,742	1,276	4,861	23,558	48,632/67,7
Лососи, из них:	0,619	3,818	3,480	7,835	1,020	3,186	6,657	26,614/37,1
Горбуша	0,421	2,983	2,860	7,120	0,863	2,465	5,790	22,502
Кета	0,193	0,588	0,586	0,685	0,156	0,719	0,592	3,519
Нерка	0,005	0,242	0,034	0,019	–	0,003	0,189	0,492
Кижуч	–	0,005	–	0,008	–	–	0,068	0,081
Чавыча	–	–	–	0,002	–	–	0,018	0,020
Субтропические	–	–	–	0,147	–	0,318	11,650	12,114/16,9
Мезопелагические, из них:	0,093	0,752	0,396	1,760	–	1,308	5,246	9,555/13,3
Серебрянка	0,073	0,709	0,363	0,241	–	0,107	–	1,491
Диаф-тета	–	–	–	0,578	–	0,061	0,170	0,809
Светлоперый стенобрах	–	0,024	0,005	0,885	–	0,166	0,685	1,766
Прочие	0,020	0,019	0,029	0,056	–	0,974	4,390	5,489
Кальмары, из них:	0,121	2,397	3,497	4,515	0,001	5,585	7,076	23,191/32,3
Северный	0,100	2,370	3,493	3,447	–	2,490	0,136	12,035
Тихоокеанский	–	–	–	0,592	–	0,158	0,247	0,997
Курильский	–	–	–	0,012	–	0,092	0,446	0,549
Кальмар-светлячок	–	–	–	0,352	–	2,816	6,173	9,342
Прочие	0,021	0,027	0,004	0,112	0,001	0,028	0,074	0,267
Весь нектон, тыс. т	0,834	6,970	7,406	14,256	1,276	10,445	30,634	71,822/100
Обследованная площадь, тыс. км²	32,91	138,35	153,13	226,96	39,31	136,00	316,02	1042,67
Потребление, т/км²	0,025	0,050	0,048	0,063	0,032	0,077	0,097	0,069

Приложение 24

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2010 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	0,620	1,258	1,038	10,982	0,051	4,755	11,997	30,701/83,0
Лососи, из них:	0,578	1,244	0,886	9,209	0,033	4,004	8,946	24,900/67,3
Горбуша	0,008	0,702	0,514	8,153	0,014	3,901	7,737	21,029
Кета	0,555	0,426	0,367	0,969	0,019	0,103	0,823	3,263
Нерка	0,014	0,104	0,005	0,043	–	–	0,248	0,414
Кижуч	–	0,008	–	0,012	–	–	0,056	0,076
Чавыча	–	0,005	–	0,032	–	–	0,083	0,119
Субтропические	–	–	–	0,072	–	0,079	2,381	2,532/6,8
Мезопелагические, из них:	0,037	0,012	0,060	1,701	–	0,673	0,666	3,149/8,5
Серебрянка	0,036	0,006	0,049	0,354	–	–	0,032	0,477
Диаф-тета	–	–	–	0,086	–	0,287	0,232	0,605
Светлоперый стенобрак	–	0,002	0,001	1,227	–	0,278	0,108	1,615
Прочие	0,001	0,005	0,010	0,035	–	0,107	0,295	0,453
Кальмары, из них:	0,067	0,283	0,815	1,531	–	2,356	1,235	6,288/17,0
Северный	0,024	0,220	0,752	1,361	–	1,454	0,400	4,211
Тихоокеанский	–	–	–	–	–	0,003	0,046	0,048
Курильский	–	–	–	0,011	–	0,032	0,087	0,130
Кальмар-светлячок	–	0,003	–	0,019	–	0,819	0,637	1,479
Прочие	0,043	0,060	0,064	0,139	–	0,048	0,065	0,420
Весь нектон, тыс. т	0,687	1,542	1,853	12,513	0,051	7,111	13,232	36,989/100
Обследованная площадь, тыс. км²	76,40	117,10	153,13	229,49	39,31	136,17	474,60	1226,20
Потребление, т/км²	0,009	0,013	0,012	0,055	0,001	0,052	0,028	0,030

Приложение 25

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2012 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	15,088	4,107	3,203	10,981	4,982	4,423	16,492	59,276/83,5
Лососи, из них:	0,267	4,032	2,745	7,904	1,181	4,270	15,212	35,609/50,1
Горбуша	–	1,864	0,514	6,309	0,370	3,995	13,262	26,315
Кета	0,226	1,925	2,132	1,524	0,811	0,275	1,406	8,300
Нерка	0,021	0,230	0,098	0,044	–	–	0,228	0,621
Кижуч	–	0,005	–	0,026	–	–	0,189	0,220
Чавыча	0,020	0,007	–	–	–	–	0,126	0,153
Субтропические	–	–	–	–	–	0,002	0,215	0,217/0,3
Мезопелагические, из них:	0,006	0,075	0,024	3,069	0,010	0,141	1,065	4,389/6,2
Серебрянка	0,003	0,061	0,014	0,106	0,007	–	–	0,193
Диаф-тета	–	–	0,001	0,037	–	0,036	0,074	0,148
Светлоперый стенобрак	–	0,003	–	2,880	–	0,006	0,544	3,434
Прочие	0,003	0,011	0,009	0,045	0,003	0,099	0,447	0,615
Кальмары, из них:	0,041	1,451	0,285	5,748	0,022	1,741	2,450	11,739/16,5
Северный	0,016	1,222	0,239	5,457	0,013	1,213	0,453	8,614
Тихоокеанский	–	–	–	0,172	–	0,018	1,737	1,927
Курильский	–	–	–	0,039	–	0,104	0,112	0,256
Кальмар-светлячок	–	–	–	0,003	–	0,322	0,015	0,340
Прочие	0,025	0,229	0,046	0,076	0,010	0,085	0,133	0,603
Весь нектон, тыс. т	15,129	5,558	3,489	16,729	5,004	6,164	18,942	71,016/100
Обследованная площадь, тыс. км²	58,790	123,620	153,130	229,490	21,100	136,170	355,050	1077,350
Потребление, т/км²	0,257	0,045	0,023	0,073	0,237	0,045	0,053	0,066

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2015 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	0,226	1,030	0,847	4,072	0,009	33,248	137,196	176,627/87,9
Лососи, из них:	0,218	1,017	0,839	3,947	0,009	0,729	3,209	9,968/5,0
Горбуша	0,125	0,597	0,759	3,280	0,004	0,577	2,224	7,565
Кета	0,080	0,326	0,061	0,605	0,005	0,146	0,875	2,097
Нерка	0,013	0,094	0,019	0,062	–	0,006	0,104	0,298
Кижуч	–	–	–	–	–	–	0,007	0,007
Субтропические, из них:	–	–	–	–	–	32,428	129,106	161,535/80,4
Скумбрия японская	–	–	–	–	–	28,949	112,968	141,917
Сардина	–	–	–	–	–	3,480	15,229	18,709
Мезопелагические, из них:	0,007	0,013	0,004	0,125	–	0,004	4,881	5,034/2,5
Серебрянка	0,006	0,001	–	0,021	–	–	0,006	0,034
Диаф-тета	–	–	–	0,002	–	–	0,022	0,024
Светлоперый стенобрах	–	–	–	–	–	–	0,012	0,012
Прочие	0,001	0,012	0,004	0,102	–	0,004	4,841	4,964
Кальмары, из них:	0,443	0,371	0,787	13,820	–	0,255	8,688	24,364/12,1
Северный	0,434	0,289	0,778	13,380	–	–	3,183	18,065
Тихоокеанский	–	–	–	0,316	–	0,214	3,772	4,303
Курильский	–	–	–	0,030	–	0,032	0,664	0,727
Кальмар-светлячок	–	–	–	0,037	–	–	0,922	0,960
Прочие	0,009	0,081	0,009	0,056	–	0,008	0,145	0,309
Весь нектон, тыс. т	0,669	1,400	1,634	17,892	0,009	33,503	145,884	200,991/100
Обследованная площадь, тыс. км²	58,790	123,62	153,13	229,49	21,10	136,17	355,05	1077,35
Потребление, т/км²	0,011	0,011	0,011	0,078	0,000	0,246	0,411	0,187

Суточное потребление пищи (тыс. т) рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2018 г.

Потребитель	Районы							Всего, тыс. т / %
	5	6	7	8	9	10	13	
Все рыбы, из них	0,303	2,178	1,312	9,809	0,844	2,708	12,768	29,922/96,5
Лососи, из них:	0,001	0,850	0,718	8,842	0,841	2,621	11,204	25,077/12,5
Горбуша	0,294	0,942	0,564	0,949	0,003	0,088	1,221	4,061
Кета	0,002	0,385	0,031	0,017	–	–	0,246	0,682
Нерка	–	–	–	–	–	–	0,069	0,069
Кижуч	0,006	–	–	–	–	–	0,028	0,034
Субтропические, из них:	–	–	0,007	38,995	0,033	35,430	58,041	132,506/55,5
Скумбрия японская	–	–	0,006	38,936	0,033	14,642	42,950	96,567
Сардина	–	–	0,001	0,059	–	20,787	12,472	33,319
Мезопелагические, из них:	0,012	0,006	0,003	8,619	40,412	7,658	9,653	66,364/27,8
Серебрянка	0,009	0,001	0,001	0,001	0,002	–	0,429	0,443
Диаф-тета	–	–	–	0,178	–	0,024	0,014	0,215
Светлоперый стенобрах	0,002	–	–	0,071	–	–	0,121	0,194
Прочие	0,001	0,005	0,003	8,369	40,410	7,635	9,090	65,512
Кальмары, из них:	0,108	0,413	0,287	3,189	0,225	1,039	3,036	8,296/3,5
Северный	0,079	0,378	0,285	2,044	0,221	0,663	2,554	6,225
Тихоокеанский	–	–	–	0,010	0,003	0,093	0,004	0,110
Курильский	–	–	–	0,104	–	0,003	0,225	0,332
Кальмар-светлячок	–	–	–	1,029	–	0,274	0,134	1,437
Прочие	0,029	0,034	0,003	0,002	–	0,006	0,119	0,193
Весь нектон, тыс. т	0,423	2,597	1,736	60,612	41,517	46,908	85,126	238,919/100
Обследованная площадь, тыс. км²	60,50	138,80	153,10	229,50	39,30	136,20	394,70	1152,10
Потребление, т/км²	0,007	0,019	0,011	0,264	1,056	0,344	0,216	0,207

Пищевое сходство рационов (%) горбуши, кеты и нерки в зимне-весенний период 2009–2011 гг.
(Кузнецова и др. 2011)

2009 г.	Горбуша			Кета			Нерка			
	Размерная группа, см									
Вид	20–30	30–40	40–50	20–30	40–50	50–60	20–30	30–40	40–50	50–60
Горбуша 20–30см	0	65,2	66,7	69,9	8,5	1,3	78,9	77,4	69,7	41,7
Горбуша 30–40см		0	81,6	92,0	18,0	10,0	78,8	75,7	84,1	65,2
Горбуша 40–50см			0	82,0	20,0	12,0	78,0	75,8	76,6	62,4
Кета 20–30 см				0	17,5	9,6	76,6	75,8	84,7	67,0
Кета 40–50 см					0	84,3	14,9	16,7	15,7	16,7
Кета 50–60 см						0	8,1	7,9	6,9	9,4
Нерка 20–30 см							0	87,8	75,7	52,1
Нерка 30–40 см								0	78,2	57,6
Нерка 40–50см									0	61,4
Нерка 50–60 см										0

2010 г.	Горбуша			Кета			Нерка			
	Размерная группа, см									
Вид	20–30	30–40	40–50	20–30	40–50	50–60	20–30	30–40	40–50	50–60
Горбуша 20–30см	0	74,1	20,7	63,0	46,1	6,9	27,3	17,0	15,0	2,4
Горбуша 30–40см		0	26,9	48,7	48,3	14,0	27,3	20,3	22,8	6,0
Горбуша 40–50см			0	13,3	14,0	9,5	29,6	13,3	19,5	2,4
Кета 20–30 см				0	38,2	4,3	35,0	10,6	7,5	0,0
Кета 40–50 см					0	43,4	27,5	15,5	32,0	2,4
Кета 50–60 см						0	3,5	2,7	46,1	0,2
Нерка 20–30 см							0	18,1	16,0	2,4
Нерка 30–40 см								0	52,8	2,4
Нерка 40–50см									0	3,7
Нерка 50–60 см										0

2011 г.	Горбуша			Кета			Нерка			
	Размерная группа, см									
Вид	20–30	30–40	40–50	20–30	40–50	50–60	20–30	30–40	40–50	50–60
Горбуша 20–30см	0	77,5	41,0	30,0	26,3	23,8	42,8	41,2	31,9	40,5
Горбуша 30–40см		0	45,3	39,1	26,9	23,3	35,3	38,0	33,0	47,4
Горбуша 40–50см			0	34,2	22,3	22,7	38,5	29,1	45,5	21,5
Кета 20–30 см				0	35,0	33,6	50,5	44,0	44,0	9,4
Кета 40–50 см					0	86,1	15,0	22,0	19,6	13,6
Кета 50–60 см						0	12,7	23,0	20,3	11,6
Нерка 20–30 см							0	58,0	47,7	20,3
Нерка 30–40 см								0	64,4	29,3
Нерка 40–50см									0	28,4
Нерка 50–60 см										0

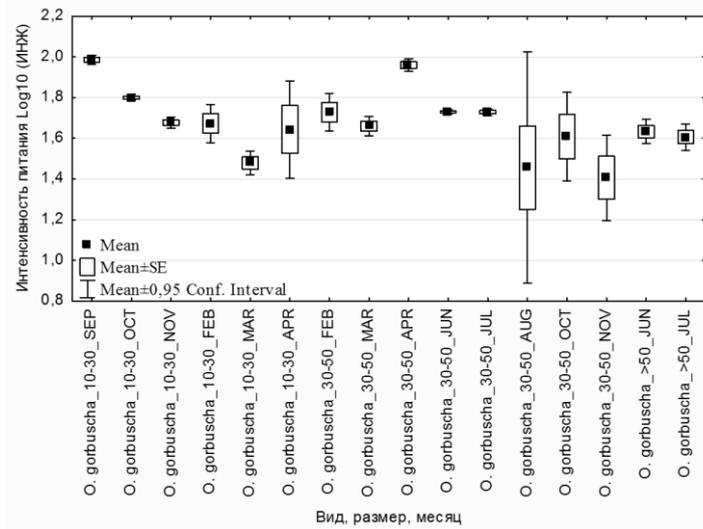
Примечание. Цветом обозначена степень пищевого сходства: белый — низкая (0–24 %), светло-серый — средняя (25–49 %), темно-серый — высокая (50–74 %) и черный — очень высокая (75–100 %).

Показатели видового разнообразия пищевых спектров лососей (бит/экз.) и выравненности их по обилию в зимне-весенний период в 2009–2011 гг. в зоне САФ (Кузнецова и др., 2011)

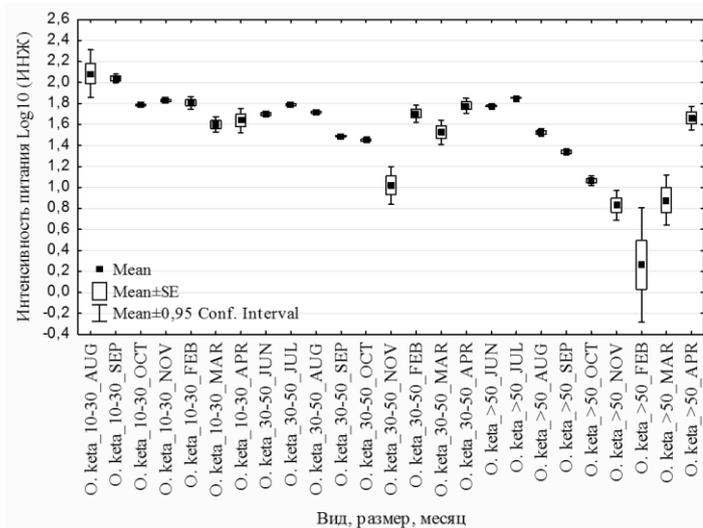
Индекс	Горбуша			Кета				Нерка			
	20–30	30–40	40–50	10–20	Размерная группа, см			20–30	30–40	40–50	50–60
	2009 г.										
Индекс разнообразия	0,2	1,9	1,9	–	1,4	2,0	1,9	1,4	1,4	1,6	2,4
Индекс Пайлоу	0,04	0,4	0,4	–	0,3	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3	0,5
	2010 г.										
Индекс разнообразия	2,6	3,3	1,6	1,9	3,0	–	1,9	2,3	2,0	2,4	1,0
Индекс Пайлоу	0,5	0,6	0,3	0,4	0,6	–	0,4	0,4	0,4	0,5	0,2
	2011 г.										
Индекс разнообразия	2,8	3,2	2,9	–	3,3	3,2	2,0	2,3	2,9	3,0	1,7
Индекс Пайлоу	0,5	0,6	0,5	–	0,6	0,6	0,4	0,4	0,5	0,6	0,4

Динамика интенсивности питания (среднемесячные ИНЖ, ‰) горбуши, кеты и нерки в дальневосточных морях и СЗТО

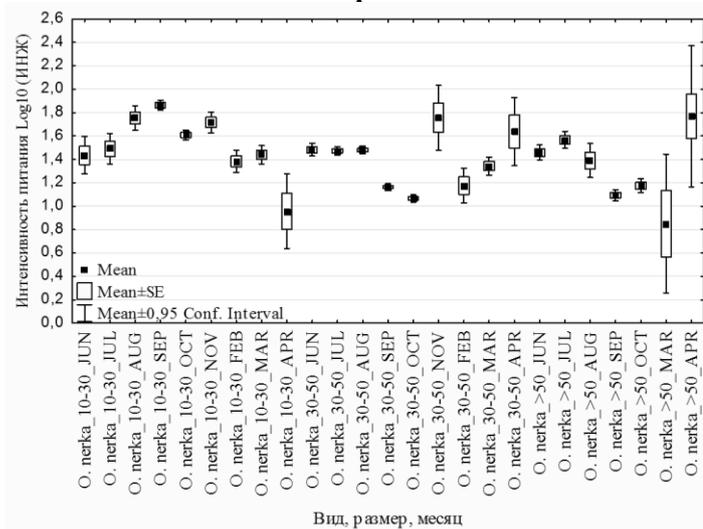
Горбуша



Кета



Нерка



Приложение 31

Уровень значимости различий средних ИНЖ горбуши разных размеров в различные месяцы

Объект	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}
Горбуша 10–30 см Сент. {1}																
Горбуша 10–30 см Окт. {2}	0,000															
Горбуша 10–30 см Ноябрь. {3}	0,000	0,000														
Горбуша 10–30 см Февр. {4}	0,000	0,005	0,918													
Горбуша 10–30 см Март {5}	0,000	0,000	0,000	0,000												
Горбуша 10–30 см Апр. {6}	0,000	0,092	0,715	0,774	0,088											
Горбуша 30–50 см Окт. {7}	0,000	0,009	0,353	0,453	0,095	0,768										
Горбуша 30–50 см Ноябрь. {8}	0,000	0,000	0,000	0,001	0,333	0,043	0,048									
Горбуша 30–50 см Февр. {9}	0,000	0,094	0,253	0,367	0,000	0,405	0,157	0,000								
Горбуша 30–50 см Март {10}	0,000	0,000	0,481	0,793	0,000	0,862	0,500	0,001	0,149							
Горбуша 30–50 см Апр. {11}	0,310	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000						
Горбуша 30–50 см Июнь {12}	0,000	0,000	0,000	0,205	0,000	0,352	0,099	0,000	0,969	0,002	0,000					
Горбуша 30–50 см Июль {13}	0,000	0,000	0,002	0,221	0,000	0,360	0,104	0,000	0,993	0,004	0,000	0,919				
Горбуша 30–50 см Авг. {14}	0,039	0,179	0,388	0,405	0,929	0,492	0,568	0,851	0,294	0,428	0,050	0,285	0,288			
Горбуша > 50 см Июнь {15}	0,000	0,000	0,187	0,468	0,000	0,920	0,752	0,003	0,070	0,481	0,000	0,002	0,003	0,492		
Горбуша > 50 см Июль {16}	0,000	0,000	0,051	0,234	0,003	0,705	0,974	0,011	0,025	0,181	0,000	0,000	0,001	0,563	0,548	

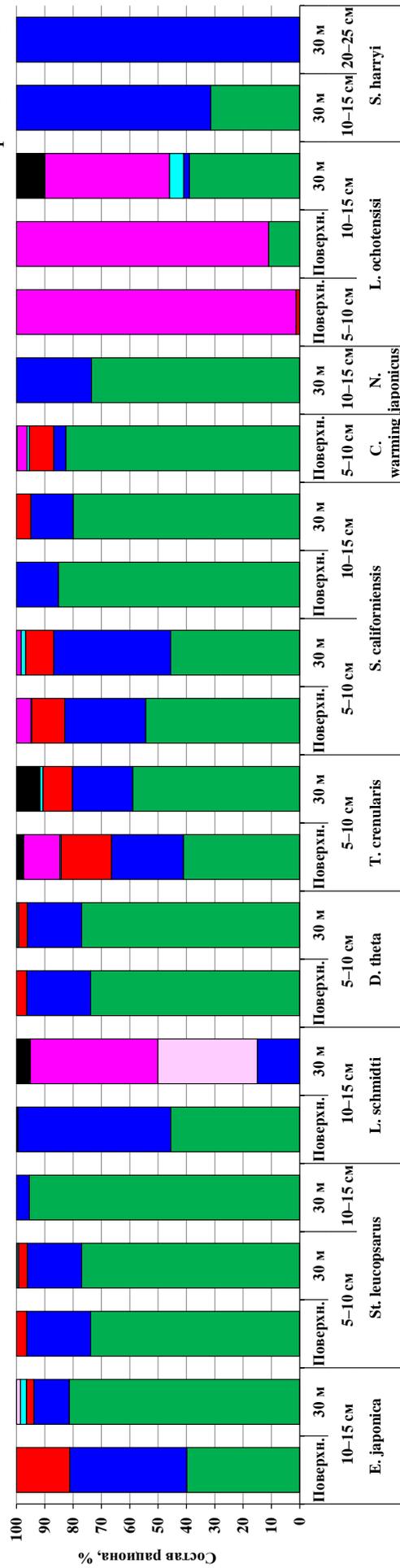
Примечание. Здесь и далее в таблицах выделены данные, указывающие на отсутствие статистически значимых различий средних значений ИНЖ

($p > 0,05$).

Уровень значимости различий средних ИНЖ нерки разных размеров в различные месяцы

Объект	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}	{19}	{20}	{21}	{22}	{23}	{24}	{25}
Нерка 10-30 см Июнь {1}	0																								
Нерка 10-30 см Июль {2}	0,575																								
Нерка 10-30 см Авг. {3}	0,008	0,019																							
Нерка 10-30 см Сент. {4}	0,000	0,000	0,272																						
Нерка 10-30 см Окт. {5}	0,030	0,072	0,125	0,000																					
Нерка 10-30 см Ноябрь {6}	0,004	0,010	0,727	0,033	0,095																				
Нерка 10-30 см Февр. {7}	0,618	0,236	0,001	0,000	0,001	0,000																			
Нерка 10-30 см Март {8}	0,970	0,480	0,002	0,000	0,000	0,000	0,480																		
Нерка 10-30 см Апр. {9}	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,001																	
Нерка 30-50 см Июнь {10}	0,586	0,891	0,006	0,000	0,001	0,001	0,186	0,420	0,000																
Нерка 30-50 см Июль {11}	0,623	0,807	0,004	0,000	0,000	0,000	0,185	0,431	0,000	0,875															
Нерка 30-50 см Авг. {12}	0,591	0,876	0,005	0,000	0,000	0,001	0,183	0,416	0,000	0,979	0,892														
Нерка 30-50 см Сент. {13}	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,122	0,000	0,000	0,000													
Нерка 30-50 см Окт. {14}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,411	0,000	0,000	0,000	0,000												
Нерка 30-50 см Ноябрь {15}	0,133	0,204	0,997	0,594	0,462	0,848	0,076	0,118	0,001	0,174	0,161	0,171	0,003	0,001											
Нерка 30-50 см Февр. {16}	0,013	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,027	0,001	0,148	0,000	0,000	0,000	0,882	0,131	0,006										
Нерка 30-50 см Март {17}	0,404	0,088	0,000	0,000	0,000	0,000	0,756	0,191	0,004	0,030	0,020	0,026	0,000	0,000	0,053	0,025									
Нерка 30-50 см Апр. {18}	0,174	0,302	0,456	0,084	0,824	0,577	0,076	0,136	0,000	0,236	0,208	0,230	0,000	0,000	0,616	0,001	0,040								
Нерка > 50 см Июнь {19}	0,787	0,659	0,003	0,000	0,001	0,000	0,325	0,719	0,000	0,661	0,716	0,667	0,000	0,000	0,143	0,000	0,093	0,179							
Нерка > 50 см Июль {20}	0,153	0,345	0,075	0,000	0,428	0,058	0,025	0,046	0,000	0,158	0,092	0,142	0,000	0,000	0,356	0,000	0,002	0,603	0,087						
Нерка > 50 см Авг. {21}	0,716	0,385	0,007	0,000	0,029	0,005	0,970	0,646	0,009	0,380	0,399	0,382	0,023	0,001	0,099	0,076	0,792	0,124	0,514	0,109					
Нерка > 50 см Сент. {22}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,306	0,000	0,000	0,000	0,016	0,322	0,001	0,288	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004				
Нерка > 50 см Окт. {23}	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,000	0,112	0,000	0,000	0,000	0,767	0,002	0,004	0,993	0,000	0,000	0,000	0,037	0,050				
Нерка > 50 см Март {24}	0,035	0,010	0,000	0,000	0,000	0,000	0,062	0,019	0,422	0,007	0,007	0,007	0,675	0,760	0,007	0,658	0,073	0,004	0,012	0,001	0,091	0,927	0,629		
Нерка > 50 см Апр. {25}	0,327	0,410	0,970	0,774	0,630	0,877	0,255	0,322	0,023	0,388	0,376	0,385	0,068	0,034	0,975	0,079	0,222	0,712	0,352	0,546	0,272	0,042	0,073	0,064	

Приложение 34



■ Euphausiacea ■ Soreroda ■ Amphiroda ■ Pteropoda ■ Chaetognatha ■ Желетелые ■ Прочие 2011 г.

Состав рациона (%) наиболее массовых видов рыб в зимне-весенний период 2011 г. в зоне САФ. Поверхн. — слой облова 0-30 м, 30 м — слой облова 30-60 м

Объемы суточного потребления кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали западной части зоны САФ в марте-апреле 2009 г.

Пищевой компонент	Горбуша	Кета	Нерка	Все лососи	Миктофиды	Кальмары	Прочие рыбы	Весь нектон	
Euphausiacea	2,863	0,146	0,004	3,014	3,321	1,211	0,042	7,588	
<i>E. pacifica</i>	0,035	+	0,002	0,038	2,719	0,908	0,011	3,676	
<i>Th. longipes</i>	2,282	0,089	0,001	2,372	0,288	0,037	+	2,697	
<i>Th. inspinata</i>	0,519	+	0,001	0,520	0,267	0,095	+	0,882	
Прочие эвфаузииды	0,027	0,057	+	+	0,047	0,167	+	0,214	
Amphipoda	0,465	0,024	0,002	0,491	0,704	1,620	+	2,815	
<i>T. pacifica</i>	0,321	0,017	0,002	0,339	0,670	1,618	+	2,628	
<i>P. macropa</i>	0,143	0,001	+	0,144	0,034	0,001	+	0,179	
Прочие амфиподы	0,001	0,006	+	+	+	0,001	+	0,001	
Copepoda	9,723	0,341	0,060	10,123	1,345	1,098	0,015	12,581	
<i>N. cristatus</i>	9,723	0,331	0,060	10,114	0,935	0,048	0,015	11,111	
Прочие копеподы	+	0,009	+	+	0,411	1,050	0,001	1,461	
Chaetognatha	0,349	0,016	0,002	0,367	0,044	0,015	+	0,426	
Decapoda	0,050	0,002	+	0,051	+	0,003	+	0,054	
Polychaeta	0,124	0,024	0,001	0,149	0,006	+	+	0,154	
Pteropoda	0,116	0,002	0,001	0,118	0,112	0,013	+	0,243	
<i>L. helicina</i>	0,116	0,002	0,001	0,118	0,088	0,013	+	0,218	
<i>Cl. limacina</i>	+	+	+	+	0,024	0,001	+	0,025	
Ctenophora	+	0,312	+	0,312	+	+	+	0,312	
Coelenterata	+	0,009	+	0,009	+	0,086	0,008	0,103	
Cephalopoda	0,171	0,006	+	0,204	0,001	0,407	0,183	0,795	
Appendicularia	+	+	+	+	0,008	+	+	0,008	
Salpidae	+	+	+	+	0,020	+	+	0,020	
Ostracoda	+	+	+	+	0,014	+	0,026	0,040	
Pisces	0,757	0,011	0,008	0,778	0,008	1,249	0,173	2,208	
<i>St. leucopsarus</i>	0,074	+	+	0,075	+	+	+	0,075	
<i>N. japonicus</i>	0,413	+	+	0,413	+	+	+	0,413	
<i>S. californiensis</i>	0,007	+	+	0,007	+	+	+	0,007	
<i>T. crenularis</i>	0,011	+	+	0,011	+	+	+	0,011	
Мальки рыб + (n/n)	0,027	+	+	0,029	+	+	+	0,029	
Переваренная пища	0,267	0,188	0,001	0,457	+	+	0,001	0,457	
ВСЕГО:	тыс. т	14,885	1,080	0,079	16,072	5,582	5,702	0,449	27,806
	кг/км²	14,961	1,085	0,079	16,155	5,611	5,731	0,452	27,948
Доля (%)				57,8	20,1	20,5	1,6	100	

Объемы суточного потребления кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали западной части зоны САФ в феврале-апреле 2010 г.

Пищевой компонент	Горбуша	Кета	Нерка	Все лососи	Миктофиды	Кальмары	Анчоус	Прочие рыбы	Весь нектон
Euphausiacea	0,159	0,019	0,033	0,212	0,622	0,693	4,776	0,013	6,317
<i>E. pacifica</i>	0,090	0,013	0,019	0,122	0,474	0,495	3,376	+	4,466
<i>Th. longipes</i>	0,027	0,003	0,013	0,043	0,067	0,086	+	+	0,197
<i>Th. inspinata</i>	0,042	0,004	0,001	0,047	0,081	0,065	1,223	+	1,416
Прочие эвфаузииды	+	+	+	+	+	0,029	0,177	+	0,206
Amphipoda	0,200	0,055	0,058	0,314	0,157	0,752	0,873	0,001	2,097
<i>T. pacifica</i>	0,186	0,048	0,053	0,288	0,152	0,748	0,822	+	2,010
<i>P. macropa</i>	0,014	0,007	0,005	0,025	0,005	0,004	0,051	+	0,085
Прочие амфиподы	+	+	+	+	+	0,001	+	+	0,001
Copepoda	0,291	0,033	0,003	0,327	0,264	0,454	5,813	0,036	6,893
<i>N. cristatus</i>	0,277	0,029	0,001	0,306	0,174	0,027	1,267	+	1,775
Прочие копеподы	0,015	0,004	0,002	0,021	0,090	0,426	4,546	+	5,083
Chaetognatha	0,342	0,044	0,007	0,393	0,019	0,080	1,380	+	1,872
Decapoda	+	+	+	+	+	0,002	+	+	0,002
Polychaeta	+	+	0,057	0,057	0,001	+	0,059	+	0,117
Pteropoda	0,242	0,014	0,001	0,256	0,054	0,008	0,401	+	0,720
<i>L. helicina</i>	0,242	0,014	0,001	0,256	0,045	0,007	0,401	+	0,708
<i>Cl. limacina</i>	+	+	+	+	0,009	+	+	+	0,009
Ctenophora	+	0,102	+	0,102	+	+	+	+	0,102
Coelenterata	+	0,136	0,016	0,153	+	0,014	0,295	+	0,463
Cephalopoda	0,071	0,073	0,021	0,174	+	0,586	+	0,023	0,783
Doliolida	+	+	+	+	+	+	0,177	+	0,177
Appendicularia	+	+	+	+	0,001	+	0,253	+	0,255
Salpidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ostracoda	+	+	+	+	0,003	+	0,229	+	0,232
Pisces	0,096	0,001	0,025	0,122	0,002	0,944	0,177	0,023	1,269
Мальки рыб + (n/n)	0,047	+	+	0,047	0,001	0,007	0,177	+	0,234
Прочий зоопланктон	0,041	0,012	0,006	0,059	+	+	+	+	0,059
Переваренная пища	0,006	+	0,009	0,015	+	+	+	+	0,015
ВСЕГО: тыс. т	1,449	0,489	0,237	2,185	1,124	3,533	14,434	0,098	21,374
кг/км²	1,515	0,511	0,248	2,284	1,175	3,693	15,089	0,102	22,344
Доля (%)				10,2	5,3	16,5	67,5	0,5	100

Объемы суточного потребления кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали западной части зоны САФ в феврале-апреле 2011 г.

Пищевой компонент	Горбуша	Кета	Нерка	Все лососи	Миктофиды	Кальмары	Прочие рыбы	Весь нектон
Euphausiacea	0,758	0,037	0,029	0,824	0,816	0,679	0,007	2,326
<i>E. pacifica</i>	0,119	0,016	0,004	0,139	0,657	0,434	0,001	1,232
<i>Th. longipes</i>	0,134	0,002	0,011	0,147	0,020	0,022	+	0,188
<i>Th. inspinata</i>	0,492	0,017	0,014	0,523	0,062	+	+	0,584
Прочие эвфаузииды	0,014	0,002	+	0,015	0,077	0,187	+	0,279
Amphipoda	0,130	0,043	0,067	0,240	0,218	0,527	+	0,985
<i>T. pacifica</i>	0,083	0,027	0,057	0,167	0,112	0,497	+	0,776
<i>P. macropa</i>	0,029	0,013	0,008	0,050	0,006	0,010	+	0,066
Прочие амфиподы	0,017	0,003	0,002	0,022	0,100	0,020	+	0,143
Copepoda	0,375	0,041	0,023	0,440	0,424	0,684	0,007	1,555
<i>N. cristatus</i>	0,373	0,041	0,023	0,437	0,376	0,201	0,001	1,015
Прочие копеподы	0,003	0,001	+	0,003	0,041	0,483	0,001	0,528
Chaetognatha	0,140	0,037	0,001	0,177	+	0,018	+	0,196
Decapoda	0,001	-	-	0,001	-	-	-	0,001
Polychaeta	0,002	0,003	0,007	0,012	+	+	+	0,012
Pteropoda	0,077	0,042	0,007	0,127	0,005	0,020	+	0,151
<i>L. helicina</i>	0,064	0,025	0,007	0,096	+	0,004	+	0,101
<i>Cl. limacina</i>	0,004	0,018	+	0,022	0,005	+	+	0,026
Stenophora	+	0,124	+	0,124	+	+	+	0,124
Coelenterata	0,003	0,107	+	0,110	+	0,097	0,002	0,209
Cephalopoda	0,016	0,024	0,002	0,042	0,003	0,146	0,024	0,216
Doliolida	-	-	-	-	-	-	+	+
Appendicularia	0,008	0,035	0,019	0,061	0,141	+	+	0,203
Salpidae	+	0,018	+	0,018	0,016	+	0,006	0,040
Ostracoda	0,015	0,001	+	0,016	0,007	+	+	0,022
Pisces	0,169	0,027	0,027	0,223	0,007	0,070	0,025	0,324
<i>T. crenularis</i>	0,017	0,020	+	0,037	+	+	+	0,037
Прочие миктофиды	0,061	0,005	0,008	0,075	+	+	+	0,075
Мальки рыб + (n/n)	0,012	+	+	0,012	+	0,051	+	0,063
Прочие рыбы	0,079	0,002	0,019	0,100	0,007	+	+	0,107
Перевар./пища	+	+	+	+	0,002	0,008	+	0,010
ВСЕГО: тыс. т	1,692	0,541	0,183	2,415	1,639	2,250	0,071	6,375
кг/км²	1,847	0,590	0,199	2,636	1,789	2,456	0,077	6,958
Доля (%)				37,9	25,7	35,3	1,1	100

Межгодовая динамика состава и биомассы (тыс. т) рыб и кальмаров в верхнем слое эпипелагиали западной части Берингова моря летом в 2003–2015 гг.

Вид, группа nekтона	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.
Командорская котловина							
Лососи (АС < 30 см)	201,2	177,7	146,9	287,0	125,7	41,2	90,2
Терпуг северный одноперый	0,7	1,5	0,8	0,8	0,2	0,3	1,9
Минтай	0,1	1,1	0,2	0,1	1,2	0,1	0,1
Сельдь	+	+	0,6	+	38,7	27,3	41,1
Мезопелагические рыбы	9,1	14,8	150,9	40,9	13,2	0,5	0,7
Прочие рыбы	0,3	6,9	0,9	0,9	1,1	1,0	2,5
Кальмары	94,2	203,7	243,3	231,2	87,7	21,6	91,8
Западная часть Алеутской котловины							
Лососи (АС < 30 см)	380,2	239,7	202,4	295,6	253,4	58,0	106,5
Терпуг северный одноперый	119,0	2,1	0,9	0,2	0,1	0,5	0,3
Минтай	+	0,2	+	–	–	–	2,3
Сельдь	–	–	–	–	–	0,2	88,3
Мезопелагические рыбы	23,1	1,4	18,4	5,6	0,4	0,1	0,9
Прочие рыбы	8,0	0,8	1,1	0,8	5,1	2,1	10,2
Кальмары	96,5	65,6	82,2	152,4	2,1	8,4	16,7
Наваринский район							
Лососи (АС < 30 см)	98,5	28,7	13,4	11,2	14,4	2,7	49,4
Минтай	0,4	18,2	+	+	51,4	+	193,9
Сельдь	0,1	+	+	+	1,9	+	27,1
Прочие рыбы	5,2	0,7	0,1	0,1	0,2	0,4	0,3
Кальмары	0,4	2,0	0,8	0,4	+	+	0,1

Приложение 39

Межгодовая динамика состава и биомассы (тыс. т) рыб и кальмаров в верхнем слое эпипелагиали западной части Берингова моря осенью в 2002–2020 гг.

Вид, группа nekтона	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
Командорская котловина															
Молодь лососей (< 30 см)	22,4	20,7	20,2	55,4	6,7	82,9	18,8	90,2	10,8	17,3	76,0	7,7	56,2	12,4	42,7
Лососи (> 30 см)	229,7	182,1	108,5	169,5	77,4	178,8	74,3	87,4	168,3	116,5	131,6	68,8	46,9	50,7	60,4
Терпуг северный одноперый	132,3	9,7	23,7	8,5	21,1	54,1	26,1	21,5	32,4	6,3	19,4	1,6	6,4	41,8	14,4
Сельдь	+	+	+	+	+	+	87,4	0,9	+	+	+	1,0	+	2,6	0,0
Трехиглая коллошка	+	0,2	0,9	13,4	0,3	15,8	0,5	0,6	7,4	23,3	10,4	6,0	6,1	23,2	24,9
Субтропические рыбы	0,0	3,3	0,0	120,5	0,0	10,0	0,0	0,0	40,1	9,3	3,6	27,8	0,3	0,1	0,0
Мезопелагические рыбы	133,1	62,9	7,9	48,4	19,9	33,2	0,8	4,0	1,8	6,0	1,7	0,2	78,5	0,8	2,5
Прочие рыбы	2,7	23,9	1,5	6,9	0,5	1,5	60,0	0,4	0,4	0,7	0,4	0,1	11,1	8,0	6,2
Кальмары	150,7	157,3	87,8	55,5	221,5	187,8	83,6	21,7	72,3	71,5	126,5	37,3	35,8	57,2	67,1
Западная часть Алеутской котловины															
Молодь лососей (< 30 см)	8,8	4,7	6,4	2,9	0,6	21,4	3,1	21,3	0,3	0,1	Н/д	1,3	27,0	3,4	46,1
Лососи (> 30 см)	284,6	178,2	149,6	293,9	49,4	121,2	116,7	65,6	231,2	142,0	Н/д	14,0	32,2	46,4	36,2
Терпуг северный одноперый	149,2	3,5	0,2	5,3	0,1	5,6	7,7	2,4	4,2	17,9	Н/д	0,1	3,2	9,1	13,2
Сельдь			+				+	33,5	0,6	0,3	Н/д	+	0,0	0,8	13,3
Трехиглая коллошка		0,4	+			0,3	2,1		+		Н/д	0,6	0,6	4,1	
Субтропические рыбы		0,1		12,4						56,7	Н/д	0,3	0,1		
Мезопелагические рыбы	917,1	8,5	7,9	110,5	3,3	24,2	13,3	4,8	54,3	6,7	Н/д	0,0	86,3	0,3	0,3
Прочие рыбы	1,3	0,5	1,3	5,0	0,2	0,6	1,8	0,4	1,0	1,0	Н/д	0,1	0,1	0,4	0,1
Кальмары	96,7	172,0	87,3	62,1	222,4	140,5	109,2	21,5	77,6	48,5	Н/д	1,4	10,3	53,9	22,7
Наваринский район															
Молодь лососей (< 30 см)	0,4	0,6	0,4	+	+	0,6	0,0	Н/д	0,2	0,1	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Лососи (> 30 см)	7,3	2,2	3,6	38,7	21,9	10,4	6,1	Н/д	12,0	9,5	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Прочие рыбы	1,6	10,6	1,3	0,3	0,8	0,2	11,9	Н/д	0,4	0,8	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Минтай	4,1	174,8	0,1	1,1	0,1	0,5	0,0	Н/д	1,5	0,0	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Сельдь	0,0	0,5	23,9	0,0	0,0	45,2	115,6	Н/д	16,1	0,1	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Кальмары	1,6	2,5	+	+	2,8	0,2	0,4	Н/д	0,2	0,1	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д

Биомасса (мг/м³) зоопланктона в слое 0–200 м в глубоководных котловинах и наваринском районе Берингова моря летом

Состав	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Среднем.
Наваринский район								
МФ + СФ	89	145	56	82	446	193	581	227
Копеподы КФ	232	424	251	336	599	236	734	402
Эвфаузииды КФ	34	8	22	73	47	53	28	38
Амфиподы КФ	5	3	17	277	2	2	6	45
Сагитты КФ	61	84	115	78	129	217	100	112
Прочие КФ	272	43	16	8	60	37	46	69
Весь зоопланктон	693	707	477	854	1283	738	1495	893
Западная часть Алеутской котловины								
МФ + СФ	87	214	94	54	84	120	946	229
Копеподы КФ	297	335	221	211	491	197	1059	402
Эвфаузииды КФ	81	29	19	54	38	17	8	35
Амфиподы КФ	15	3	5	6	3	9	12	7
Сагитты КФ	166	177	176	353	290	480	432	296
Прочие КФ	37	44	54	54	46	33	63	47
Весь зоопланктон	683	802	569	732	952	856	2520	1016
Командорская котловина								
МФ + СФ	126	171	29	31	48	103	421	132
Копеподы КФ	409	315	229	202	314	193	319	283
Эвфаузииды КФ	29	27	7	14	24	74	5	26
Амфиподы КФ	13	3	2	4	2	11	18	8
Сагитты КФ	231	168	156	213	210	331	210	217
Прочие КФ	60	47	70	65	48	21	44	51
Весь зоопланктон	868	731	493	529	646	733	1017	717

Примечание. Здесь и далее: МФ — мелкая фракция, СФ — средняя фракция, КФ — крупная фракция.

Приложение 41

Биомасса (мг/м³) зоопланктона в слое 0–200 м в глубоководных котловинах и наваринском районе Берингова моря осенью

Состав	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017* г.	2018* г.	2019* г.	2020* г.	Среднем.
Наваринский район																
МФ + СФ	441	133	86	207	165	180	107	–	52	49	76	–	–	–	–	150
Копеподы КФ	422	126	84	408	249	263	192	–	121	90	155	–	–	–	–	211
Эвфаузииды КФ	576	19	276	111	591	320	87	–	98	0	557	–	–	–	–	263
Амфиподы КФ	4	9	10	7	9	13	41	–	8	0	8	–	–	–	–	11
Саргитты КФ	221	102	102	209	133	105	134	–	186	190	274	–	–	–	–	166
Прочие КФ	58	11	16	15	47	12	2	–	7	38	37	–	–	–	–	24
Весь зоопланктон	1722	400	574	957	1194	893	563	–	472	367	1107	–	–	–	–	825
Западная часть Алеутской котловины																
МФ + СФ	125	137	54	75	57	23	73	100	38	75	–	122	258	66	243	76
Копеподы КФ	273	202	43	188	74	41	69	110	147	74	–	111	247	67	122	122
Эвфаузииды КФ	28	68	149	55	38	32	57	57	52	62	–	24	17	13	16	60
Амфиподы КФ	8	10	12	23	19	7	3	34	12	19	–	5	16	22	24	15
Саргитты КФ	288	248	124	296	233	284	330	194	112	214	–	343	431	114	329	232
Прочие КФ	30	32	26	32	28	62	11	46	62	23	–	168	59	14	38	35
Весь зоопланктон	752	697	408	669	449	449	543	541	423	467	–	773	1028	295	773	540
Командорская котловина																
МФ + СФ	124	143	54	59	75	60	79	85	46	74	63	154	249	178	168	107
Копеподы КФ	380	205	59	238	189	73	94	162	81	79	50	105	162	119	108	140
Эвфаузииды КФ	38	44	114	69	88	67	23	31	47	59	37	28	36	37	64	52
Амфиподы КФ	18	20	12	13	17	17	3	34	20	31	33	27	24	21	53	23
Саргитты КФ	270	286	166	246	272	425	331	273	154	192	214	232	370	206	256	260
Прочие КФ	48	33	17	35	29	58	14	52	57	23	50	48	50	88	31	42
Весь зоопланктон	878	731	422	660	670	699	544	637	405	458	447	594	891	649	680	624

* Обследовалась не вся площадь западной части Алеутской котловины, средняя для этого района рассчитана за период 2002–2013 гг.

Биомасса (мг/м³) зоопланктона в слое 0–50 м в глубоководных котловинах и наваринском районе Берингова моря летом

Состав	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Среднем.
Наваринский район								
МФ + СФ	107	344	165	64	598	229	519	289
Копеподы КФ	155	380	654	121	219	355	1124	430
Эвфаузииды КФ	8	8	16	0	0	90	74	28
Амфиподы КФ	1	1	16	272	3	4	23	46
Сагитты КФ	32	63	77	44	64	213	11	72
Прочие КФ	43	70	40	21	96	52	150	67
Весь зоопланктон	346	866	968	522	980	943	1901	932
Западная часть Алеутской котловины								
МФ + СФ	297	700	154	154	184	200	2987	668
Копеподы КФ	887	854	313	356	641	260	2197	787
Эвфаузииды КФ	85	91	32	110	98	31	12	66
Амфиподы КФ	35	6	5	14	8	28	16	16
Сагитты КФ	215	243	238	814	265	680	355	401
Прочие КФ	38	55	83	89	132	83	67	78
Весь зоопланктон	1 557	1 949	825	1537	1328	1282	5634	2016
Командорская котловина								
МФ + СФ	289	605	116	79	113	242	1134	368
Копеподы КФ	1204	614	554	410	590	311	708	627
Эвфаузииды КФ	29	43	54	33	46	92	10	44
Амфиподы КФ	13	6	5	5	5	12	6	8
Сагитты КФ	269	233	317	428	287	582	256	339
Прочие КФ	19	66	128	112	126	48	101	86
Весь зоопланктон	1823	1567	1174	1 067	1167	1287	2215	1472

Биомасса (мг/м³) зоопланктона в слое 0–50 м в глубоководных котловинах и наваринском районе Берингова моря осенью																
Состав	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.	2019 г.	2020 г.	<i>Среднемн.</i>	
								Наваринский район								
МФ + СФ	532	204	113	224	207	262	189	–	54	127	–	–	–	–	213	
Копеподы КФ	300	35	80	239	194	397	274	–	278	106	–	–	–	–	211	
Эвфаузииды КФ	52	+	58	111	104	346	38	–	93	+	–	–	–	–	89	
Амфиподы КФ	6	13	11	12	8	5	1	–	17	+	–	–	–	–	8	
Сагитты КФ	268	105	112	112	195	81	91	–	210	263	–	–	–	–	160	
Прочие КФ	82	6	6	78	80	4	2	–	2	113	–	–	–	–	41	
Весь зоопланктон	1 240	363	380	776	788	1 095	595	–	654	609	–	–	–	–	722	
								Западная часть Алеутской котловины								
МФ + СФ	271	412	66	158	133	76	197	215	62	218	–	262	183	670	225	
Копеподы КФ	527	214	54	334	153	90	146	230	447	166	–	200	165	223	227	
Эвфаузииды КФ	75	62	163	88	44	81	84	65	76	142	–	20	24	29	73	
Амфиподы КФ	19	40	32	47	41	22	11	43	35	66	–	35	70	81	42	
Сагитты КФ	455	293	252	429	298	436	418	360	232	314	–	342	170	427	340	
Прочие КФ	58	47	14	25	23	39	15	41	12	48	–	144	22	58	42	
Весь зоопланктон	1 405	1 068	581	1 081	692	744	871	954	864	954	–	1 003	634	1 488	949	
								Командорская котловина								
МФ + СФ	325	392	135	143	220	161	222	225	112	244	215	447	259	454	254	
Копеподы КФ	925	337	87	267	238	102	130	298	304	231	109	211	136	159	252	
Эвфаузииды КФ	99	52	145	116	132	88	38	60	86	114	103	61	70	61	87	
Амфиподы КФ	30	46	26	41	48	33	5	64	50	101	58	71	67	146	56	
Сагитты КФ	341	389	305	354	447	870	296	554	247	424	324	374	249	362	395	
Прочие КФ	48	61	24	45	47	83	10	43	42	31	68	121	31	36	49	
Весь зоопланктон	1 768	1 277	722	966	1 132	1 337	701	1 244	841	1 145	877	1 285	812	1 218	1 093	

Приложение 44

Продукция (тыс. т) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 50–200 м в глубоководных котловинах и наваринском районе Берингова моря летом

Район	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.
	0–50 м						
Командорская котловина	85 203	48 778	35 034	32 841	33 606	38 841	63 540
З/ч Алеутской котловины	58 743	50 615	22 242	36 162	31 187	29 367	108 778
Наваринский район	1 797	4 386	5 420	3 899	5 749	5 079	7 950
	50–200 м						
Командорская котловина	52 259	44 621	20 717	28 876	38 853	53 909	54 340
З/ч Алеутской котловины	31 185	31 571	40 244	33 234	54 545	51 891	83 529
Наваринский район	7 440	8 193	5 608	15 787	15 407	7 227	16 312

Приложение 45

Продукция (тыс. т) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 50–200 м в глубоководных котловинах и наваринском районе Берингова моря осенью

Район	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
	0–50 м														
Командорская котловина	74 390	48 841	23 246	34 293	42 120	36 768	21 875	42 029	31 758	44 298	30 410	45 862	–	28 409	40 314
З/ч Алеутской котловины	44 831	35 126	15 434	32 147	20 332	18 073	22 833	30 976	30 121	29 507	–	4 164	–	10 332	28 677
Наваринский район	5 633	1 468	1 882	3 908	3 851	5 707	2 964	–	3 493	2 613	–	–	–	–	–
	50–200 м														
Командорская котловина	56 530	57 638	29 364	56 857	54 548	41 196	41 768	42 749	21 469	20 990	24 878	32 900	–	51 854	46 672
З/ч Алеутской котловины	43 801	46 743	28 095	39 827	27 586	22 289	30 370	33 864	21 199	22 255	–	7 074	–	6 898	26 781
Наваринский район	19 766	3 997	6 797	10 929	14 054	7 594	6 332	–	4 181	2 419	–	–	–	–	–

Биомасса (мг/м³) сетного фитопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м разных биостатистических районов **летом**

Год	Слой 0–50 м			Слой 0–200 м		
	5 р-н	8 р-н	12 р-н	5 р-н	8 р-н	12 р-н
2003	12,0	20,1	80,1	8,8	6,6	20,3
2005	433,3	210,0	280,2	398,9	46,1	63,9
2007	549,6	588,3	828,7	24,8	158,3	210,3
2009	2,8	128,0	253,8	1,1	44,4	60,4
2011	53,6	240,1	334,4	26,8	60,4	81,6
2013	22,2	23,1	723,0	25,1	11,9	272,6
2015	4,5	829,3	554,4	17,1	303,3	190,6
Средн.	154,0	291,3	436,4	71,8	90,1	128,5

Примечание. 5 р-н — наваринский район, 8 р-н — западная часть Алеутской котловины, 12 р-н — Командорская котловина.

Биомасса (мг/м³) сетного фитопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м разных биостатистических районов **осенью**

Год	Слой 0–50 м			Слой 0–200 м		
	5 р-н	8 р-н	12 р-н	5 р-н	8 р-н	12 р-н
2002	124,3	6,7	58,9	30,2	1,3	21,4
2003	193	94,5	59,2	186,3	22,4	12,3
2004	183,8	51,5	152	168,2	19,7	46,8
2006	+	2,33	13,6	+	1,5	7,6
2007	13	52,6	149,3	1,6	21,1	84,3
2008	+	+	42,9	+	3,7	23,2
2009	+	+	+	+	+	+
2010	–	11	53,62	–	5,0	18,1
2012	234,9	+	+	234,9	+	0,1
2013	+	0,5	1,8	+	0,3	0,6
2014	–	–	21,4	24,6	–	7,5
2017	–	+	+	–	+	+
2018	–	–	–	–	1,0	2,8
2019	+	+	+	+	+	+
2020	–	510,5	303,2	–	358,4	83,2

Примечание. + — встречались единичные клетки фитопланктона.

Запас (тыс. т) сетевого фитопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м разных биостатистических районов **летом**

Год	Слой 0–50 м				Слой 0–200 м			
	5 р-н	8 р-н	12 р-н	Все районы	5 р-н	8 р-н	12 р-н	Все районы
2003	22,3	205,0	999,1	1 226,3	52,3	269,2	1 012,8	1 334,3
2005	804,2	2 141,6	3 494,9	6 440,7	2 369,1	1 880,5	3 188,1	7 437,8
2007	1 020,1	5 999,5	10 336,4	17 355,9	147,3	6 457,4	10 492,3	17 097,0
2009	5,2	1 305,3	3 165,6	4 476,2	6,5	1 811,2	3 013,5	4 831,2
2011	99,5	2 448,5	4 171,0	6 719,0	159,2	2 463,8	4 071,2	6 694,2
2013	41,2	235,6	9 018,0	9 294,8	149,1	485,4	13 600,6	14 235,1
2015	8,4	8 457,2	6 915,0	15 380,6	101,6	12 372,2	9 509,4	21 983,2
<i>Средняя</i>	<i>285,8</i>	<i>2 970,4</i>	<i>5 442,9</i>	<i>8 699,1</i>	<i>426,4</i>	<i>3 677,1</i>	<i>6 412,5</i>	<i>10 516,1</i>

Запас (тыс. т) сетевого фитопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м разных биостатистических районов **осенью**

Год	Слой 0–50 м			Слой 0–200 м		
	5 р-н	8 р-н	12 р-н	5 р-н	8 р-н	12 р-н
2002	230,7	68,3	734,7	179,4	53,0	1 067,7
2003	358,2	963,7	738,4	1 106,5	913,7	613,7
2004	341,1	525,2	1 895,9	999,0	803,6	2 334,9
2006	–	23,8	169,6	+	61,2	379,2
2007	24,1	536,4	1 862,2	9,5	860,7	4 205,9
2008	+	+	535,1	+	150,9	1 157,5
2009	+	+	+	+	+	+
2010	–	112,2	668,8	–	203,6	903,5
2012	436,0	+	+	1 395,1	+	5,0
2013	+	5,1	22,5	+	12,2	29,9
2014	–	–	266,9	146,1	–	374,2
2017	–	+	+	–	+	+
2018	–	–	–	–	16,6	138,7
2019	+	+	+	+	2,0	12,0
2020	–	510,5	303,2	–	582,2	1 236,8

Биомасса (мг/м³) трофических группировок зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м западной части Берингова моря в **разные периоды лет** осенью

Трофическая группировка	2002–2006 гг.	2007–2013 гг.	2014–2020 гг.
0–50 м			
Командорская котловина			
Преимущественно фитофаги	464,4	254,5	245,5
Преимущественно зоофаги	552,5	633,8	656,9
Эврифаги	178,4	150,6	143,1
Западная часть Алеутской котловины			
Преимущественно фитофаги	316,3	232,6	282,8
Преимущественно зоофаги	519,9	461,6	669,3
Эврифаги	206,9	152,1	79,8
Наваринский район			
Преимущественно фитофаги	330,6	413,0	Н/д
Преимущественно зоофаги	230,1	246,3	Н/д
Эврифаги	129,1	88,7	Н/д
0–200 м			
Командорская котловина			
Преимущественно фитофаги	234,8	123,4	147,0
Преимущественно зоофаги	336,8	356,6	429,6
Эврифаги	100,9	70,5	74,9
Западная часть Алеутской котловины			
Преимущественно фитофаги	187,4	93,1	177,1
Преимущественно зоофаги	328,6	305,0	487,9
Эврифаги	115,6	79,1	51,1
Наваринский район			
Преимущественно фитофаги	388,5	272,7	471*
Преимущественно зоофаги	210,4	203,9	337,6*
Эврифаги	314,2	220,7	297,1*

* Данные только за 2014 г.