

Научная статья

УДК 574.55(265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-91-110

EDN: YHNZXC



## ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОДУКТИВНОСТИ ЗАЛИВА АКАДЕМИИ (ОХОТСКОЕ МОРЕ)

П.Я. Тищенко, П.П. Тищенко, Л.Е. Васильева, О.А. Еловская, С.А. Зверев,  
С.П. Кукла, А.Ф. Сергеев, Ю.В. Федорец\*

Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,  
690041, г. Владивосток, ул. Балтийская, 43

**Аннотация.** Представлены результаты измерений продукционных характеристик: содержания хлорофилла *a* в эвфотическом слое, первичной продукции, биомассы фито- и зоопланктона, эхограмм звукорассеивающих слоев на частоте 200 кГц для осеннего сезона (сентябрь) в зал. Академии в 2020 г. Установлено несоответствие между измеренной биомассой сетного зоопланктона и толщиной отраженного слоя на эхограммах. Основная причина различий состоит в том, что аномальная толщина эхограмм в южной и средней частях залива обусловлена не копеподами, а скоплением мелких рыб. Географическое распределение продукционных характеристик указывает на то, что северная часть залива более продуктивна. Этот факт обусловлен поступлением биогенных веществ в залив из Охотского моря в результате эстуарной циркуляции вод залива. Несовпадение районов частой встречаемости гренландских китов (южная часть зал. Академии) с областью высокой продукции объясняется гипотезой, в соответствии с которой источником питания китов в южной части залива, помимо зоопланктона, может быть молодь рыб.

**Ключевые слова:** хлорофилл *a*, первичная продукция, фитопланктон, зоопланктон, залив Академии, Охотское море, гренландский кит

**Для цитирования:** Тищенко П.Я., Тищенко П.П., Васильева Л.Е., Еловская О.А., Зверев С.А., Кукла С.П., Сергеев А.Ф., Федорец Ю.В. Характеристика продуктивности залива Академии (Охотское море) // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 1. — С. 91–110. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-91-110. EDN: YHNZXC.

---

\* Тищенко Павел Яковлевич, доктор химических наук, главный научный сотрудник, [travel@poi.dvo.ru](mailto:travel@poi.dvo.ru), ORCID 0000-0002-3500-2861; Тищенко Петр Павлович, кандидат географических наук, старший научный сотрудник, [eq15@poi.dvo.ru](mailto:eq15@poi.dvo.ru), ORCID 0000-0003-2182-5477; Васильева Лариса Евгеньевна, научный сотрудник, [vasileva.le@poi.dvo.ru](mailto:vasileva.le@poi.dvo.ru), ORCID 0000-0002-1153-7482; Еловская Олеся Александровна, научный сотрудник, [sharova@poi.dvo.ru](mailto:sharova@poi.dvo.ru), ORCID 0000-0002-6267-7469; Зверев Сергей Александрович, научный сотрудник, [zverev\\_84@poi.dvo.ru](mailto:zverev_84@poi.dvo.ru), ORCID 0000-0003-0228-0678; Кукла Сергей Петрович, кандидат биологических наук, научный сотрудник, [kukla.sp@poi.dvo.ru](mailto:kukla.sp@poi.dvo.ru), ORCID 0000-0002-2572-115X; Сергеев Александр Федорович, старший научный сотрудник, [sergeev@poi.dvo.ru](mailto:sergeev@poi.dvo.ru), ORCID 0000-0003-4247-0791; Федорец Юлия Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, [zavertanova@poi.dvo.ru](mailto:zavertanova@poi.dvo.ru), ORCID 0000-0003-2785-4033.

© Тищенко П.Я., Тищенко П.П., Васильева Л.Е., Еловская О.А., Зверев С.А., Кукла С.П., Сергеев А.Ф., Федорец Ю.В., 2025

## Characteristics of productivity for the Academy Bay (Okhotsk Sea)

Pavel Ya. Tishchenko<sup>1\*</sup>, Petr P. Tishchenko<sup>2\*</sup>, Larisa E. Vasilyeva<sup>3\*</sup>,  
Olesya A. Elovskaya<sup>4\*</sup>, Sergey A. Zverev<sup>5\*</sup>, Sergey P. Kukla<sup>6\*</sup>,  
Aleksander F. Sergeev<sup>7\*</sup>, Yuliya V. Fedorets<sup>8\*</sup>

<sup>1\*–8\*</sup> V.I. Il'yichev Pacific Oceanological Institute,  
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,  
43, Baltiyskaya Str., Vladivostok, 690041, Russia

<sup>1\*</sup> D.Chem., principal researcher, tpavel@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0002-3500-2861

<sup>2\*</sup> Ph.D., senior researcher, eq15@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0003-2182-5477

<sup>3\*</sup> researcher, vasileva.le@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0002-1153-7482

<sup>4\*</sup> researcher, sharova@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0002-6267-7469

<sup>5\*</sup> researcher, zverev\_84@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0003-0228-0678

<sup>6\*</sup> Ph.D., researcher, kukla.sp@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0002-2572-115X

<sup>7\*</sup> senior researcher, sergeev@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0003-4247-0791

<sup>8\*</sup> Ph.D., senior researcher, zavertanova@poi.dvo.ru, ORCID 0000-0003-2785-4033

**Abstract.** The data on parameters of biological productivity measured in the Academy Bay in September 2020, as chlorophyll *a* concentration in the euphotic layer, primary production, phytoplankton and zooplankton biomass, and results of echo sounding at 200 kHz are presented. The primary production estimated by Zvalinsky model varied from 300 to 6050 mgC per m<sup>2</sup> per day. Diatoms with the biomass of 660–1220 mg/m<sup>3</sup> dominated in phytoplankton, whereas Copepoda with the biomass ranged from 18 to 478 mg/m<sup>3</sup> was the dominant zooplankton group. A discrepancy is noted between the measured net zooplankton biomass and thickness of the sound diffusion layer. The more productive area with the highest biomass of zooplankton was found in the northern Academy Bay enriched by nutrients transferred there from the Okhotsk Sea due to patterns of the estuarine circulation, but the thickest sound-diffusing layer was observed in the southern and central parts of the bay where it was presumably formed by shoals of juvenile fish rather than copepod aggregations. The feeding grounds of bowhead whales were located in the southern Academy Bay, too. This spatial misalignment of the feeding grounds with the highly productive area is explained by the hypothesis that juvenile fish may be important prey for whales, in addition to zooplankton.

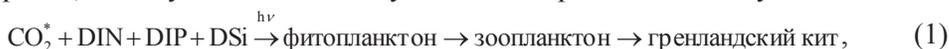
**Keywords:** chlorophyll *a*, primary production, phytoplankton, zooplankton, Academy Bay, Okhotsk Sea, bowhead whale

**For citation:** Tishchenko P.Ya., Tishchenko P.P., Vasilyeva L.E., Elovskaya O.A., Zverev S.A., Kukla S.P., Sergeev A.F., Fedorets Yu.V. Characteristics of productivity for the Academy Bay (Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 1, pp. 91–110. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-91-110. EDN: YHNZXC.

## Введение

Важным направлением изучения гренландских китов *Balaena mysticetus* Linnaeus, 1758 является установление путей их миграции и мест нагула, что позволяет определить численность популяции. Вслед за О.В. Линдгольмом [2008 (1886)], мы полагаем, что места скопления китов и пути их миграции тесно связаны с питанием этих животных. Согласно историческим исследованиям [Линдгольм, 1888] охотская популяция гренландских китов в 19-м веке достигала несколько тысяч голов. После массового их истребления во второй половине 19-го века американскими китобойными компаниями и советскими китобоями во второй половине 20-го века их численность уменьшилась до 200–400 голов [Шпак, Парамонов, 2015]. Для сохранения и увеличения популяции животных необходимы знания об общей обеспеченности пищей и о способах ее агрегации, что является условием уменьшения энергозатрат при их кормлении. Наиболее крупные стада китов были отмечены в кутовой части Ульбанского залива, расположенного в южной части зал. Академии, в августе-сентябре [Rogachev et al., 2008; Шпак, Парамонов, 2015, 2018; Мельников, Федорец, 2016]. Поэтому основное

внимание в этой работе нами сфокусировано на продукционных характеристиках зал. Академии в осенний сезон (сентябрь 2020 г.). В соответствии с общепринятой точкой зрения основной пищей китов является зоопланктон (например, Lowty et al. [2004]). Таким образом, пищевую цепь в этом случае можно представить следующей схемой:



где  $\text{CO}_2^* = \text{CO}_{2\text{sw}} + \text{H}_2\text{CO}_3$  — сумма концентраций углекислого газа и угольной кислоты в воде; DIN — растворенный неорганический азот ( $\text{DIN} = [\text{NH}_4^+] + [\text{NO}_2^-] + [\text{NO}_3^-]$  — dissolved inorganic nitrogen); DIP — растворенный неорганический фосфор (DIP — dissolved inorganic phosphorus); DSi — растворенный кремний (DSi — dissolved silica). Распределение биогенных веществ в зал. Академии было представлено в ранее опубликованных статьях [Тищенко и др., 2022, 2024; Zhang et al., 2023]. Кроме того, в этих работах было установлено, что дополнительным источником поступления биогенных веществ в залив являются лососи, гибнущие после нереста, и придонные воды Охотского моря.

В данной статье в качестве продукционных характеристик зал. Академии нами рассматриваются распределения содержания хлорофилла *a* в эвфотическом слое, первичной продукции, биомассы фито- и зоопланктона. Полученные данные обсуждаются с точки зрения обеспечения кормовой базы китов в данном заливе.

### Материалы и методы

Акватория Шантарского архипелага расположена в северо-западной части Охотского моря и включает в себя три крупных залива, простирающихся с юго-запада на северо-восток. Это заливы Академии, Тугурский и Удская губа (рис. 1).

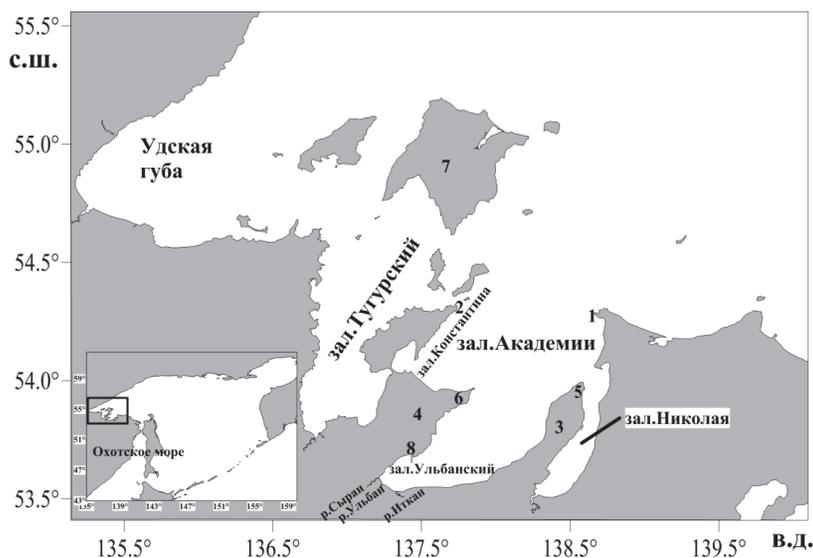


Рис. 1. Географическое положение зал. Академии в акватории Шантарского архипелага: 1 — мыс Врангеля; 2 — мыс Сенеки; 3 — п-ов Тохареу; 4 — п-ов Тугурский; 5 — мыс Тукургу; 6 — мыс Укурунру; 7 — о. Большой Шантар; 8 — коса Бетти. На врезке — расположение района исследований в Охотском море

Fig. 1. Academy Bay in the Shantar Archipelago area: 1 — Cape Wrangel; 2 — Cape Seneka; 3 — Tokhareu Peninsula; 4 — Tugur Peninsula; 5 — Cape Tukurgu; 6 — Cape Ukurunru; 7 — Bolshoy Shantar Island Fig. 1. Scheme of the Academy Bay area: 1 — Cape Wrangel; 2 — Cape Seneka; 3 — Tokhareu Peninsula; 4 — Tugur Peninsula; 5 — Cape Tukurgu; 6 — Cape Ukurunru; 7 — Bolshoy Shantar Island; 8 — Betti Spit

Залив Академии глубоко вдается в материк между мысом Врангеля (54°17' с.ш. 138°40' в.д.) на востоке и мысом Сенека на западе (54°19' с.ш. 137°44' в.д.). На восточном побережье в зал. Академии вдается зал. Николая. Южная и западная части зал. Академии

называются соответственно заливами Ульбанский и Константина\*. Глубины на входе в зал. Академии не превышают 52 м, в средней части залива глубины 30–35 м, а по мере приближения к берегам они постепенно уменьшаются. Грунт в зал. Академии представляет собой илистый песок с галькой и ракушкой. Ульбанский залив, расположенный в южной части зал. Академии, ограничен с востока п-овом Тохареу, а с запада п-овом Тугурским. Восточным входным мысом залива является мыс Тукургу, а западным — мыс Укурунру. Глубины у входа в залив 30–35 м, в средней части залива 25 м, а у входа в его кутовую часть 12–14 м. В кутовую часть залива впадают несколько рек, наиболее крупные из них Сыран и Ульбан. Протяженности рек составляют соответственно 77 и 81 км. Более 20 км их нижнего течения находится под мощным влиянием неправильного полусуточного прилива, который в кутовой части залива обычно составляет 3–6 м. Кета и горбуша — основные виды лососевых рыб, которые заходят на нерест в эти реки, как правило, со второй декады июля по первую декаду августа [Золотухин, 2005; Иванков и др., 2010; Кульбачный, 2010; Канзепарова, 2018].

Экспедиционные работы в зал. Академии проводили на НИС «Академик Опарин» в сентябре 2020 г. (рис. 2).

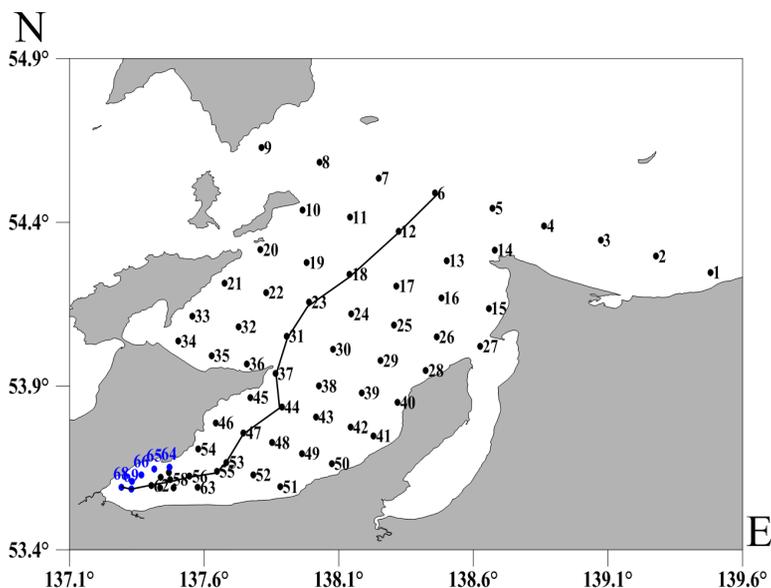


Рис. 2. Географическое положение станций и их нумерация. Синим цветом отмечены лодочные станции. НИС «Академик Опарин», сентябрь 2020 г.

Fig. 2. Location of stations and their numbers (RV Akademik Oparin, September, 2020). The stations made from boat are marked in blue. The transects lines are shown

В кутовой части залива 6 станций были выполнены на надувной лодке. Зондирование водной толщи осуществляли профилографом SBE 19plus V2, оснащенный датчиками температуры, давления, электропроводности, растворенного кислорода, флюоресценции хлорофилла *a*, мутности, фотосинтетически активной радиации (ФАР) в комплекте с батометрической системой SBE-55 с 6 батометрами объемом 4 л каждый. Подробное описание отбора проб на гидрохимические анализы дано в работе П.Я. Тищенко с соавторами [2022].

Определение концентраций хлорофилла *a* и феофитина в поверхностных и придонных горизонтах выполняли спектрофотометрическим методом [Jeffrey and Humphrey, 1975]. Детали метода приведены в работе П.П. Тищенко с соавторами [2019]. Сравнение результатов спектрофотометрического измерения хлорофилла *a* с результатами измерений СТД-зондом на основе флюоресценции показало хорошую корреляционную зависимость (рис. 3).

\* Ловля Охотского моря. Вып. 2. Северная часть моря. М.: УНГС ВМФ, 1960. 200 с.

Рис. 3. Сравнительная зависимость концентраций хлорофилла *a* [*Chl*], полученных на основе флюоресценции при зондированиях с лабораторными спектрофотометрическими измерениями поверхностных и придонных горизонтов на всех станциях. Линия соответствует корреляционной зависимости  $[Chl]_{зонд} = 0,998[Chl]_{лаб} + 1,28$

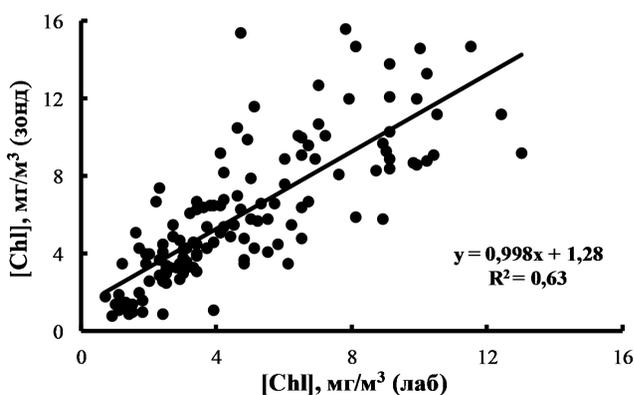


Fig. 3. Comparison of the chlorophyll *a* concentrations at the sea surface and sea bottom measured by the methods of *in situ* fluorescence ( $[Chl]_{prode}$ ) and laboratory spectrophotometry ( $[Chl]_{lab}$ ). The regression line  $[Chl]_{prode} = 0.998[Chl]_{lab} + 1.28$  is shown derived by the least square method

Данные зондирования использовали для оценки содержания хлорофилла *a* в эвфотическом слое. В дневной период выполнения станций глубину эвфотического слоя оценивали по величине 1 % от значения ФАР на поверхности воды [Ryther, 1956] либо по глубине видимости диска Секки, которая определялась на 6 лодочных станциях в кутовой части Ульбанского залива. В последнем случае глубина эвфотического слоя равна утроенной глубине видимости диска Секки [Pilgrim, 1987]. Треть станций была выполнена в темное время суток. В этом случае толщину эвфотического слоя определяли из его зависимости от глубины максимума хлорофилла *a*. Пример приведен на рис. 4.

Рис. 4. Вертикальные профили концентраций хлорофилла *a*, полученные для станции № 1 в ночное время (черный цвет) и станции № 16 в дневное время (красный цвет). Горизонтальные линии соответствуют глубинам эвфотического слоя, красная получена из измерений ФАР (1 % от поверхностного значения)

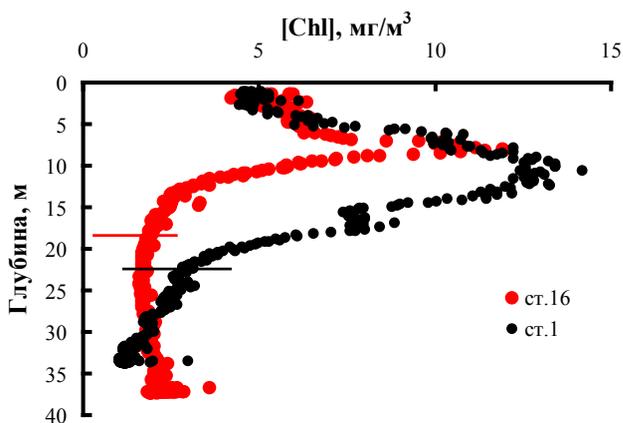


Fig. 4. Vertical profiles of chlorophyll *a* concentration for Station 1 at night (black) and Station 16 at daytime (red). Horizontal lines show the depth of euphotic layer, the red line indicates the level of 1 % PAR relative to the sea surface value

Суммирование концентраций хлорофилла *a* [*Chl*], полученных зондом, в пределах эвфотического слоя давало значение интегральной характеристики его содержания в столбе воды ( $мг/м^2$ ) [Тищенко и др., 2019]:

$$Chl_{eu} = \sum_i [Chl]_i \cdot Z_i, \quad (2)$$

где  $Chl_{eu}$  — содержание хлорофилла *a* в эвфотическом слое,  $мг/м^2$ ;  $Z_i$  — толщина шага  $i$ , м. Определение интегральной первичной продукции выполняли с помощью установленного нами в 2016 г. ассимиляционного числа для зал. Академии ( $4,45 \text{ мг С}/(\text{мг Хл} \cdot \text{ч})$ ) [Тищенко и др., 2023] и световой модели, предложенной В.И. Звалинским [2008]. Модель базируется на информации о содержании хлорофилла *a* в эвфотическом слое вод акватории, которое было получено из результатов зондирования и экспоненциальной зависимости уменьшения проникновения ФАР с глубиной. Детали расчета опубликованы ранее [Тищенко и др., 2019].

Поверхностные и придонные пробы морской воды объемом по 1 л для анализа фитопланктона отбирали в пластиковые бутылки из батометра Нискина и фиксировали раствором Утермеля из расчета 2 мл на 1 л пробы. Фиксированную пробу хранили в темном прохладном месте до анализа. Всего было собранно и обработано 138 проб на 69 станциях. Численность клеток подсчитывали в счетных камерах объемом 0,05 и 1,0 мл [Федоров, 1979]. Биомассу водорослей оценивали объемным методом, используя оригинальные и литературные [Коновалова, 1972; Федоров, 1979] данные измерений объема клеток для каждого вида. Под плотностью понимали численность клеток микроводорослей в 1 л воды. Доминирующими считали виды, плотность которых составляла не менее 20 % от общей плотности остальных видов в сообществе [Коновалова, 1984]. К субдоминирующим относили виды, плотность которых составляла не менее 10 % от общей плотности остальных видов в сообществе.

Пробы зоопланктона отбирали на каждой станции вертикальным ловом от дна до поверхности с помощью планктонной сети Джели из капронового сита № 14 и диаметром входного отверстия 37 см. Коэффициент уловистости к сети не применялся. Собранные пробы переливали в маркированные пластиковые емкости и фиксировали 4 %-ным раствором формалина, хранили в темном прохладном месте до начала анализа в лаборатории. Количественный подсчет особей проводили в соответствии со стандартными гидробиологическими методиками. Пробу промывали в пресной воде, а затем помещали в чашку Петри, из которой отбирали крупный планктон (более 10 мм), сагитты учитывали полностью. В зависимости от плотности планктона пробу разбавляли водой до 100–150 см<sup>3</sup>. После тщательного перемешивания пробы с помощью штемпель-пипетки отбирали порцию в 1 см<sup>3</sup>, которая переносилась в камеру Богорова. Здесь производили подсчет по размерам и видовому составу зоопланктона. Для каждой пробы обрабатывали от 1 до 10 см<sup>3</sup> [Инструкция..., 1982]. Подсчет производили под стереомикроскопом, оснащенным камерой AxioCam Icc 3 модель Stemi 2000-C. Организмы, встреченные в небольшом количестве, подсчитывали во всей пробе. Биомассу находили при помощи таблиц стандартных весов и номограмм Л.Л. Численко [Численко, 1968; Микулич, Родионов, 1975] или по формуле

$$W = qL^b, \quad (3)$$

где  $W$  — масса животного;  $L$  — линейный размер, мм;  $q$  — константа, равная массе тела при длине 1 мм. Все данные в дальнейшем пересчитаны на экземпляры на кубический метр, а сумма массы всех организмов на кубический метр — биомасса.

По ходу движения корабля производился эхолотный промер на частоте 200 кГц с задачей установления структуры планктонных полей и придонных аномалий. Измерения осуществляли с помощью эхолота EchoTrac E20.

### Результаты и их обсуждение

Муссонный климат Шантарского архипелага [Петров и др., 2000] обуславливает в летний сезон обильные атмосферные осадки, что в сочетании с таянием снега приводит к летнему паводку рек, впадающих в заливы [Семкин и др., 2021, 2022]. В зал. Академии впадают реки Сыран, Ульбан, Иткан с общим стоком около 0,8 км<sup>3</sup>/год [Семкин и др., 2022], играя важную роль в формировании продукции в заливе.

Во-первых, сток рек вызывает эстуарную циркуляцию в заливе, важнейшая особенность которой состоит в том, что речные воды формируют доминирующее поверхностное течение от берега к морю и компенсационное придонное течение от моря к берегу [Михайлов, 1997]. Поступление придонных вод Охотского моря обогащает северную часть залива биогенными веществами [Тищенко и др., 2022, 2024].

Во-вторых, во всех реках, впадающих в зал. Академии, нерестится лосось [Канзепарова, 2018]. Основными видами являются кета и горбуша [Золотухин, 2005; Кульбачный, 2010; Канзепарова, 2018]. Приходящий в июле-августе на нерест лосось в

результате гибели обогащает устьевую акваторию биогенными веществами [Тищенко и др., 2022, 2024; Zhang et al., 2023].

Гидрологические характеристики поверхностных и придонных вод зал. Академии, полученные 15–19 сентября 2020 г., представлены на рис. 5. Из данных зондирования следует, что для сентября 2020 г. были характерны высокие температуры, как правило, в диапазоне 8–13 °С и солёности от 27 епс (единица практической солёности) в кутовой части залива до 32 епс в северной части залива. Сравнительно высокая температура (около 13 °С) поверхностных вод зал. Академии была характерна только для южной части, находящейся под влиянием речного стока, что подтверждается низкой солёностью вод.

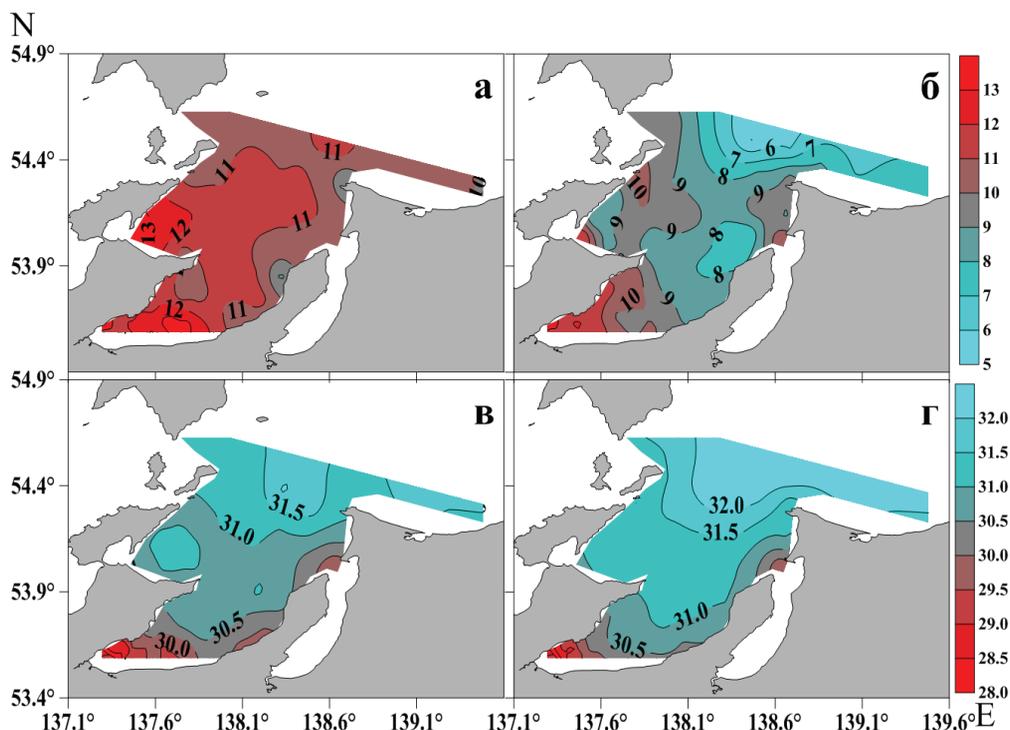


Рис. 5. Распределение температуры (а, б) и солёности (в, г) в поверхностных (а, в) и придонных (б, г) горизонтах зал. Академии. Сентябрь 2020 г.

Fig. 5. Water temperature (а, б) and salinity (в, г) at the sea surface (а, в) and at the bottom (б, г) in Academy Bay in September, 2020

Сравнение результатов спектрофотометрического измерения хлорофилла *a* с результатами измерений зонда на основе флуоресценции показало хорошую корреляционную зависимость (см. рис. 3). Угол наклона между двумя подходами измерений хлорофилла *a* фактически равен единице. Лабораторные измерения систематически выше результатов зондирования на величину в 1,3 мг/м<sup>3</sup>. Разброс данных относительно прямой линии достаточно высокий, с коэффициентом квадрата корреляции 0,63. По этой причине какие-либо поправки в результаты зондирования не были внесены.

Профили концентраций хлорофилла *a*, полученные на станциях при зондировании, использовали для определения содержания хлорофилла *a* в толщине эвфотического слоя (рис. 6, а) по формуле (2). На основе содержания хлорофилла *a* в эвфотическом слое и измеренном ранее ассимиляционном числе для зал. Академии [Тищенко и др., 2023] по световой модели В.И. Звалинского была рассчитана первичная продукция (ПП), которая изменялась в пределах от 300 до 6050 мгС/(м<sup>2</sup>сут), что сравнимо с летним сезоном 2016 г. (от 1069 до 4268 мгС/(м<sup>2</sup>сут) [Тищенко и др., 2023]. Результаты расчетов ПП представлены на рис. 6 (б). Форма распределения интегральной ПП соответствует

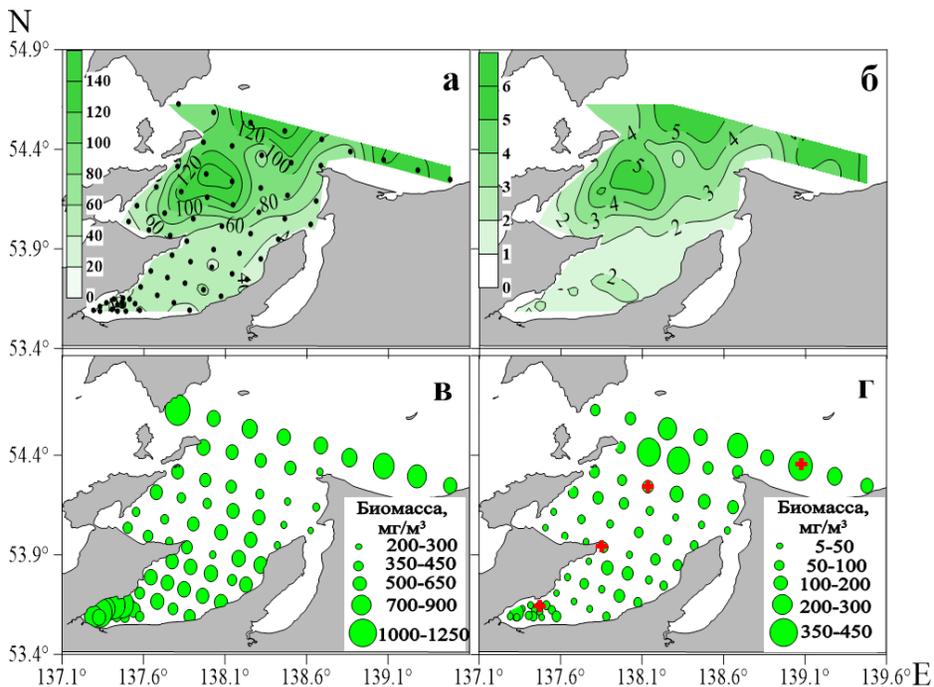


Рис. 6. Распределение содержания: а — хлорофилла *a* в эвфотическом слое,  $\text{mg}/\text{m}^2$ ; б — первичной продукции,  $\text{gC}/(\text{m}^2\text{сут})$ ; в — биомассы фитопланктона,  $\text{mg}/\text{m}^3$ ; г — биомассы зоопланктона,  $\text{mg}/\text{m}^3$ . Зал. Академии, сентябрь 2020 г., 59-й рейс НИС «Академик Опарин». Красным крестиком указаны местоположения эхограмм, станции 3, 18, 37, 58

Fig. 6. Spatial distribution of chlorophyll *a* in the euphotic layer,  $\text{mg}/\text{m}^2$  (а), primary production,  $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{day}^{-1}$  (б), phytoplankton biomass,  $\text{mg}/\text{m}^3$  (в), and zooplankton biomass,  $\text{mg}/\text{m}^3$  (г) in the Academy Bay in September, 2020 (59<sup>th</sup> cruise of RV Akademik Oparin). Red crosses show the sites of echosounding

форме распределения содержания хлорофилла *a* в эвфотическом слое, что очевидно, так как основной переменной характеристикой в расчете ПП является интегральное содержание хлорофилла *a*. Таким образом, северная часть зал. Академии характеризовалась наиболее высокой продукционной активностью.

Видовой состав фитопланктона зал. Академии был сформирован тремя отделами микроводорослей: динофитовые (Dinophyta), диатомовые (Bacillariophyta) и криптофитовые (Cryptophyta). Всего было обнаружено 33 вида и внутривидовых таксона микроводорослей. По числу видов ведущее положение занимал отдел диатомовых (25 видов и внутривидовых таксонов, 75,75 % от общего числа). Динофитовых микроводорослей было встречено 6 видов, или 18,18 % от общего числа, а криптофитовые были представлены всего двумя видами, или 6,07 %. Основу флоры микроводорослей формировали неритические (17 видов, или 77,27 % от общего числа) и панталассные виды (4, или 18,18 %), а океанические были представлены всего одним видом (4,54 %). Результаты проведенного анализа свидетельствуют, что в период наблюдений преобладали широко распространенные виды-космополиты, что совпадает с данными биогеографического анализа, полученными ранее для ряда районов северо-западной части Японского и Охотского морей [Коновалова, Орлова, 1988; Коновалова и др., 1989; Долганова, 2001; Орлова и др., 2004].

Результатами анализа проб фитопланктона установлено, что в период наблюдений в поверхностном слое численность микроводорослей изменялась от 494150 до 928400 кл./л, а биомасса — от 691 до 1262  $\text{mg}/\text{m}^3$ . Для придонного горизонта были получены близкие значения: численность клеток находилась в пределах от 443700 до 886655 кл./л, а биомасса — от 628 до 1185  $\text{mg}/\text{m}^3$ . В период наблюдений диатомовые водоросли являлись

доминирующей группой фитопланктона в районе исследования. Их плотность составляла 98 % от общей плотности фитопланктона и такую же долю биомасса диатомовых составляла от общей биомассы микроводорослей. Распределение средней биомассы фитопланктона для поверхностного и придонного горизонтов в зал. Академии в сентябре 2020 г. представлено на рис. 6 (в). Высокие значения биомассы фитопланктона были характерны для кутовой части зал. Ульбанского, а максимальные значения наблюдались в зал. Академии на северном разрезе в его западной и восточной частях.

В исследованиях зоопланктона в водах зал. Академии были обнаружены представители 11 таксономических групп. Большая часть видов относится к постоянному планктону (голопланктон): Copepoda, Chaetognatha, Cladocera, Tunicata, а остальные — к личиночному планктону (меропланктон): Mollusca (Gastropoda и Bivalvia), Polychaeta, Decapoda и Cirripedia. В пробах были отмечены Pteropoda. Все представленные группы и виды планктонов характерны для данного района [Мельников, Федорец, 2016]. По количеству видов преобладали копеподы, что согласуется с работой А.Ф. Волкова [2008].

Общая биомасса зоопланктона на исследуемых станциях находилась в пределах от 18 до 478 мг/м<sup>3</sup>. Численность варьировала от 136 до 5886 экз./м<sup>3</sup>. Максимум численности и биомассы был зарегистрирован на станции № 3 (северная часть залива), а минимум — на станции № 60 (южная часть залива). Основу численности и биомассы зоопланктона составляли Copepoda. Численность копепод варьировала от 115 до 5141 экз./м<sup>3</sup> (в среднем 87 %), а биомасса изменялась в пределах от 14 до 446 мг/м<sup>3</sup> (в среднем 93 %). В сообществе копепод доминировали два широко распространенных вида: *Pseudocalanus newmani* (от 30 до 1877 экз./м<sup>3</sup>) и *Oithona similis* (от 36 до 2678 экз./м<sup>3</sup>). В пробах были отмечены nauplii cop. от 9 до 211 экз./м<sup>3</sup>. Плотность других видов копепод не превышала 1–20 экз./м<sup>3</sup>. Популяция Copepoda зал. Академии в осенний период состоит из неритических видов поверхностных слоев воды.

Распределение биомассы зоопланктона в зал. Академии представлено на рис. 6 (г). Максимальная биомасса зоопланктона в целом для зал. Академии осенью 2020 г. наблюдается в его северной части, в некоторых случаях превышая 440 мг/м<sup>3</sup> при доминировании копепод [Волков, 2008].

Для южной части залива в кутовой области была установлена высокая биомасса фитопланктона, что согласуется с распределением хлорофилла *a* (рис. 7), но при этом наблюдались сравнительно низкие ПП и биомасса зоопланктона в единице объема. Отметим, что распределение хлорофилла *a* в поверхностном и придонном слоях не в полной мере отражает действительное распределение концентраций хлорофилла *a* в заливе, так как в северной и центральной частях залива есть горизонты в области

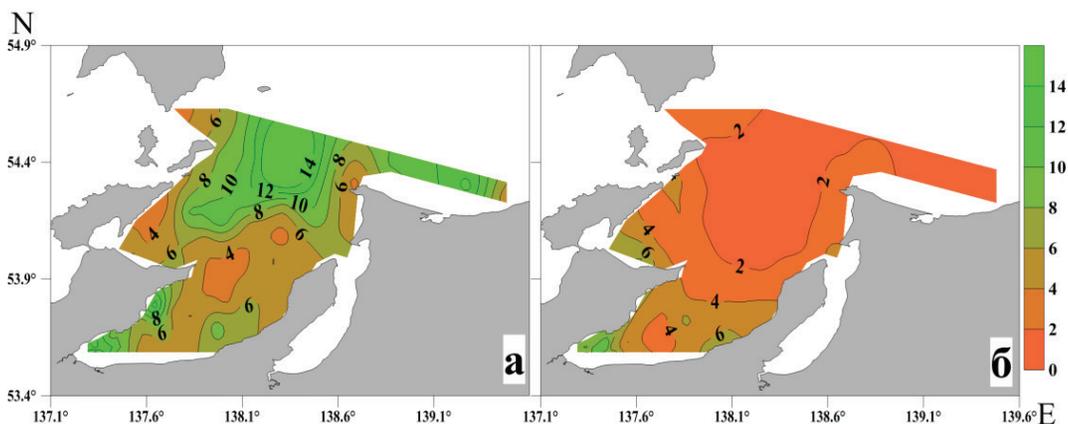


Рис. 7. Распределение концентрации хлорофилла *a* (мг/м<sup>3</sup>), в поверхностном (а) и придонном (б) слоях зал. Академии; сентябрь 2020 г., 59-й рейс НИС «Академик Опарин»

Fig. 7. Spatial distribution of chlorophyll *a* (mg/m<sup>3</sup>) at the sea surface (а) and at the bottom (б) in the Academy Bay in September, 2020 (59<sup>th</sup> cruise of RV Akademik Oparin)

глубин 10–15 м с экстремально высокими концентрациями хлорофилла, превышающими  $10,0 \text{ мг/м}^3$  (см. рис. 4), а для станции 24 концентрация в области максимума была  $23,4 \text{ мг/м}^3$ , что нами рассматривается как «цветение» фитопланктона. В вершине залива вследствие сильного приливного перемешивания вертикальные характеристики становятся однородными. Именно вертикальная неоднородность концентраций хлорофилла *a* в заливе приводит к тому, что распределение содержания хлорофилла *a* ( $\text{мг/м}^2$ ) в фотическом слое и ПП (см. рис. 6) отличается от распределения концентрации хлорофилла *a* ( $\text{мг/м}^3$ ) в поверхностном слое (см. рис. 7).

Поскольку профили концентраций хлорофилла *a* для большей части зал. Академии проявляют максимумы (см. рис. 4), для получения более адекватного представления о продукционных характеристиках в разных районах залива было проведено сравнение максимальных концентраций хлорофилла *a* в фотическом слое на разрезе станций (см. рис. 2), представленное на рис. 8.

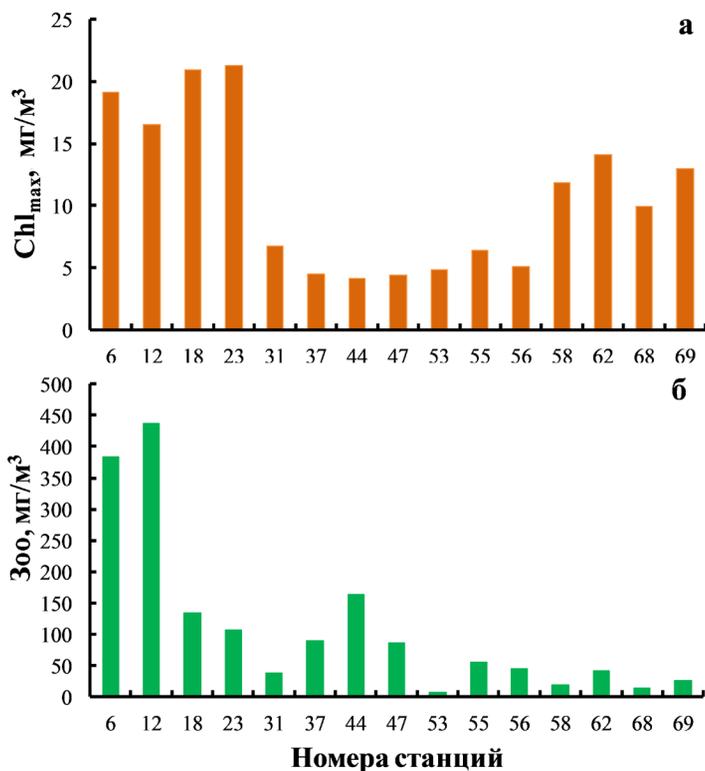


Рис. 8. Максимальные значения концентраций ( $\text{мг/м}^3$ ) хлорофилла *a* в фотическом слое (а) и биомассы зоопланктона ( $\text{мг/м}^3$ ) (б) на разрезе через станции 6, 12, 18, 23, 31, 37, 44, 47, 53, 55, 56, 58, 62, 68, 69, линия разреза показана на рис. 2. Зал. Академии, 15–19 сентября 2020 г.

Fig. 8. Maximum values of chlorophyll *a* concentration on profiles within the euphotic layer,  $\text{mg/m}^3$  (а) and zooplankton biomass,  $\text{mg/m}^3$  (б) on the transect through stations 6, 12, 18, 23, 31, 37, 44, 47, 53, 55, 56, 58, 62, 68, 69 in the Academy Bay on September 15–19, 2020. The transect line location is shown at Fig. 2

Из данных рис. 8 (а) следует, что северная часть залива является наиболее продуктивной. Глубины положения максимума хлорофилла *a* изменялись в широком диапазоне от 1,1 м (станции 56, 68) до 16,5 м (станция 44) при средней величине 8,0 м. Биомасса зоопланктона, выраженная в концентрационных единицах ( $\text{мг/м}^3$ ), на разрезе, приведенном на рис. 8 (б), также указывает, что северная часть залива является более продуктивной.

Высокое содержание хлорофилла *a* в эвфотическом слое и высокая ПП в северной части акватории зал. Академии (см. рис. 6, а, б) были обусловлены эстуарной цирку-

лящей вод залива, которая в сочетании с приливным перемешиванием обогащала северную часть залива биогенными веществами [Тищенко и др., 2022, 2024]. Следует также отметить, что высокая ПП в северной части залива также была установлена и для июля 2016 г. [Тищенко и др., 2023].

Характерная особенность в распределении биомассы фитопланктона в зал. Академии состояла в высоком ее содержании в кутовой и северной частях залива. Следует отметить, что есть определенные трудности в простом объяснении достаточно высоких концентраций как хлорофилла *a* (см. рис. 7, 8, а), так и биомассы фитопланктона (см. рис. 6, в) для вершины залива. Эти трудности обусловлены тем, что высокая мутность вод в вершине залива должна ограничивать фотосинтез (рис. 9). Толщина видимости диска Секки в области высокой мутности была 0,4–0,5 м. Поэтому, несмотря на высокие концентрации хлорофилла, рассчитываемая нами ПП была низкой. Для вершины залива возникло несоответствие между низкой ПП, низкой биомассой зоопланктона, с одной стороны, и достаточно высокой биомассой фитопланктона, а также концентрацией хлорофилла — с другой стороны.

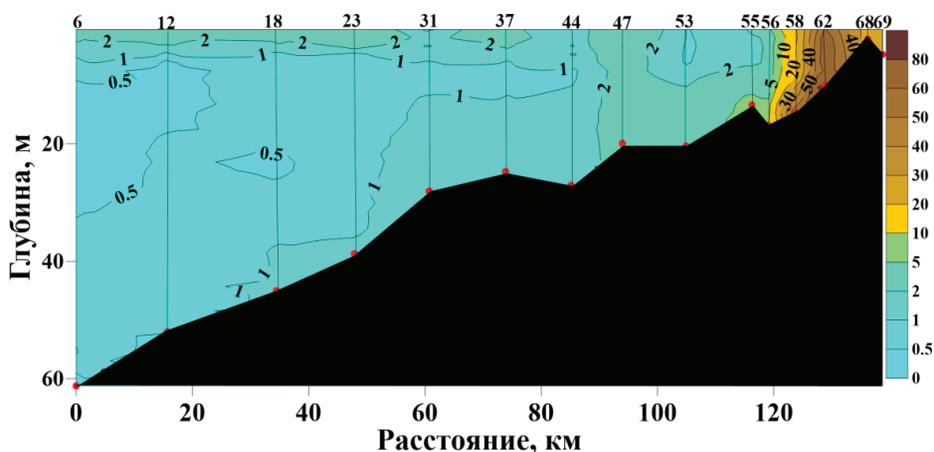


Рис. 9. Распределение мутности (FTU — Formazin Turbidity Unit) на разрезе через станции 6, 12, 18, 23, 31, 37, 44, 47, 53, 55, 56, 58, 62, 68, 69, линия разреза показана на рис. 2. Зал. Академии, 15–19 сентября 2020 г.

Fig. 9. Turbidity (FTU, in formazin turbidity units) on the transect through stations 6, 12, 18, 23, 31, 37, 44, 47, 53, 55, 56, 58, 62, 68, 69 in the Academy Bay on September 15–19, 2020. The transect line location is shown at Fig. 2

Мы предполагаем две причины, объясняющие расхождения в наблюдаемых продукционных характеристиках. Одна из них связана с возможными ошибками в оценках биомассы зоопланктона и ПП, другая — с тем, что фитопланктон имеет аллохтонное происхождение.

В кутовой части глубины были небольшими, менее 10 м. Отбор проб производился с лодки в дневное время. Известно, что в дневное время уловистость сетного зоопланктона в эпипелагиали Охотского моря, как правило, ниже по сравнению с ночным временем суток [Шунтов, Волвенко, 2017]. По-видимому, этот факт связан с вертикальной миграцией организмов в придонный слой в дневное время. Малые глубины и вертикальный лов зоопланктона будут приводить к заниженным результатам биомассы зоопланктона, так как организмы в это время концентрируются у дна, а между сеткой и дном существует «мертвое» пространство. При работах с лодки глубину фотического слоя устанавливали по диску Секки [Pilgrim, 1987]. Такой подход может быть в данном случае не совсем корректен. Полусуточные приливные волны в этой части залива очень высокие (до 6 м), и клетки фитопланктона могут периодически входить в область проникновения ФАР с глубин, где проникновение ФАР менее 1 %. Поэтому световая модель В.И. Звалинского [2008] в сочетании с установлением

глубины фотического слоя по диску Секки в этой части залива может приводить к заниженным результатам.

Другая причина обусловлена возможным процессом «цветения» фитопланктона во время отливов на осушках, не в море. Во время приливов эта часть суши покрыта мутной водой, ограничивающей фотосинтез. В результате отлива большая прибрежная площадь подвергается мощной инсоляции, что вызывает интенсивное «цветение» фитопланктона на осушке. С наступлением прилива образовавшийся фитопланктон поступает в море. Периодически затопляемые приливами области называются «солевыми маршами». Эти области относятся к самым продуктивным прибрежным экосистемам, наряду с мангровыми лесами и мелководными бассейнами, покрытыми морскими травами [Fourqurean et al., 2014]. Приливно-отливные процессы в прибрежной зоне обогащают ее фитопланктоном. К сожалению, проверка этого возможного процесса нами в экспедиции не проведена.

Отметим, что на рис. 6 содержание хлорофилла *a* и ПП приведены к 1 м<sup>2</sup> глубины фотического слоя, а содержание биомассы фито- и зоопланктона дано в объемных концентрациях (мг/м<sup>3</sup>). Для более корректного сравнения ПП и биомассы фито- и зоопланктона концентрационные единицы (мг/м<sup>3</sup>) были умножены на глубину фотического слоя, которая в среднем равна 15,0 м и изменялась в пределах от 23,3 м (станция 31) до 2,1 м (станция 68). Результаты представлены на рис. 10.

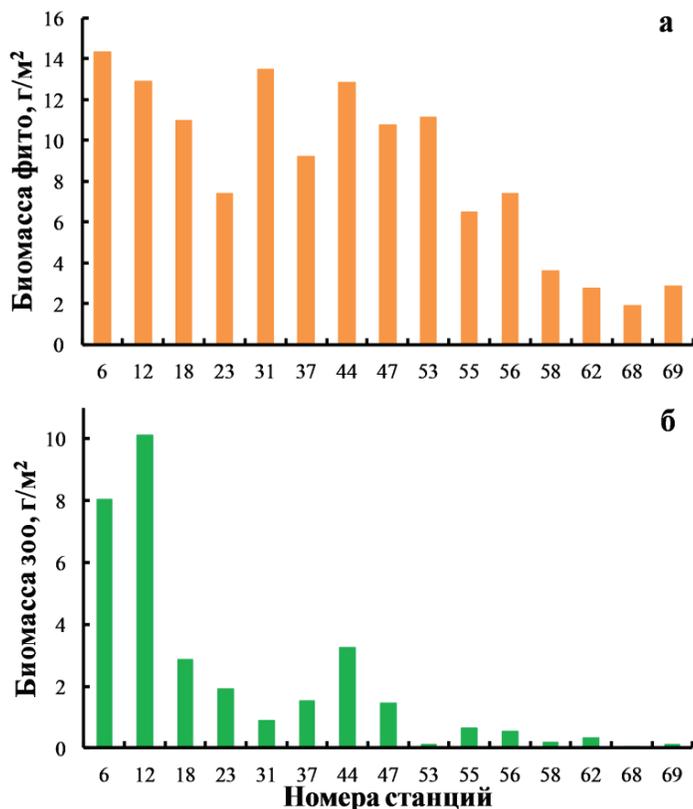


Рис. 10. Биомасса фито- (а) и зоопланктона (б) в столбе воды эвфотического слоя (г/м<sup>2</sup>) для станций, расположенных от открытой части залива к его вершине. Расположение станций показано на рис. 2. Зал. Академии, 15–19 сентября 2020 г.

Fig. 10. Changes of phytoplankton (a) and zooplankton (б) biomass in the euphotic water (g/m<sup>2</sup>) for the Academy Bay external to its top on September 15–19, 2020. The location of stations is shown at Fig. 2

Из полученных данных следует, что наблюдаемое распределение биомассы фитопланктона, зоопланктона в фотическом слое и ПП (см. рис. 6, 10) в общих чертах

согласуется между собой. Запасы биомассы фито- и зоопланктона планктона в фотическом слое существенно уменьшаются от открытой части залива в направлении его вершины. В этом же направлении изменяется и ППП.

Результаты эхолотного промера оказались неожиданными. Для северной части залива наблюдался достаточно интенсивный сигнал в верхнем слое толщиной 2–5 м (рис. 11, а). При движении корабля к югу в направлении Ульбанского залива возникали интенсивные планктонные аномалии (рис. 11).

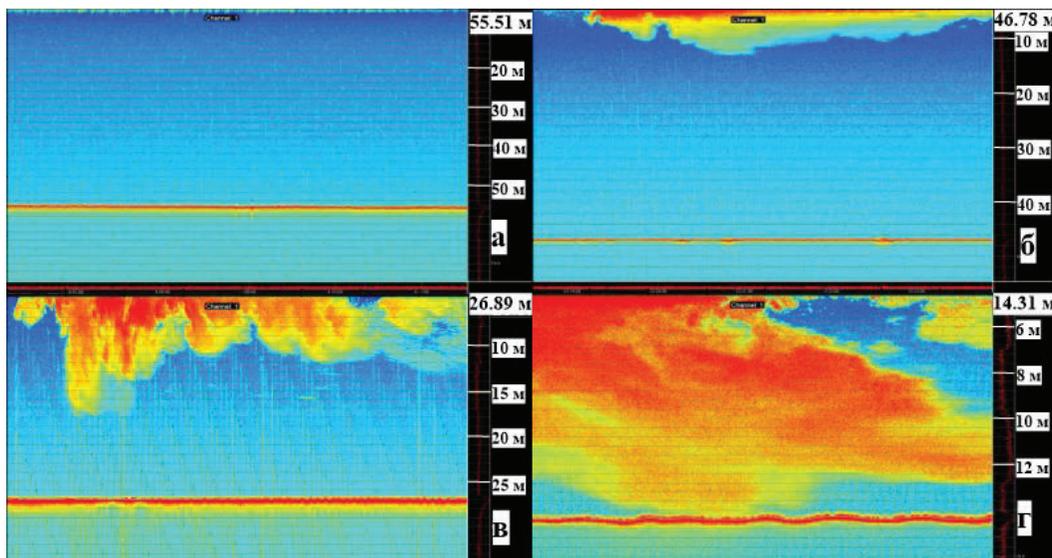


Рис. 11. Эхограммы звукорассеивающих слоев на частоте 200 кГц, полученные эхолотом Echotrac E20: **а** — северная часть акватории перед входом в зал. Академии (15 сентября, 4:11, 54,351° с.ш. 139,084° в.д., станция 3); **б** — северная часть зал. Академии (15 сентября, 23:21, 54,242° с.ш. 138,141° в.д., станция 18); **в** — Ульбанский залив (16 сентября, 23:30, 53,935° с.ш. 137,864° в.д., станция 37); **г** — Ульбанский залив (19 сентября, 12:10, 53,615° с.ш. 137,468° в.д., станция 58)

Fig. 11. Echograms of the sound-diffusing layer obtained by Echotrac E20 echosounder at 200 kHz: **а** — northward from the entrance to Academy Bay (September 15, 4:11, 54.351° N 139.084° E, St. 3); **б** — in the northern Academy Bay (September 15, 23:21, 54.242° N 139.141° E, St. 18); **в** — in the Ulban Bay (September 16, 23:30, 53.935° N 137.864° E, St. 37); **г** — in the Ulban Bay (September 19, 12:10, 53.615° N 137.468° E, St. 58)

Максимальная биомасса сетного зоопланктона (см. рис. 6, г) не согласуется с толщиной отраженных слоев эхограмм, полученных эхолотом Echotrac E20 на частоте 200 кГц. Эхограммы (см. рис. 11) были получены в ночное время, за исключением кутовой части залива (рис. 11, г). Толщина отраженного сигнала дает качественную характеристику о количестве зоопланктона в разных местах залива. Следует отметить, что вертикальный масштаб эхограмм на рис. 11 изменяется в зависимости от глубины места. Поэтому простое зрительное сравнение эхограмм может привести к ошибочному выводу о толщине отражающего слоя. Эхограмма на рис. 11 (а) соответствует глубине 55,5 м, толщина верхнего отражающего слоя 5,0 м. Для северной части зал. Академии эхограмма, представленная на рис. 11 (а), является типичной и была получена в области высокого содержания биомассы сетного зоопланктона (см. рис. 6, г). Толщина отражающих слоев для эхограмм на рис. 11 (б–г) была соответственно 13, 17 и 14 м. В последнем случае толщина отражающего слоя соответствовала глубине места, т.е. морские организмы заполнили собой всю водную толщу. Отметим, что ближайшими к эхограммам были станции 3, 18, 37 и 58, для которых получены содержания биомассы сетного зоопланктона соответственно 478, 135, 89 и 19 мг/м<sup>3</sup>, или 10,1, 8,0, 11,0, 0,19 г/м<sup>2</sup>. Иначе говоря, биомасса сетного зоопланктона ни в единицах концентраций (мг/м<sup>3</sup>), ни в единицах содержания

в столбе фотического слоя ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) никак не согласуется с толщиной отражающего слоя для эхограмм. Неопределенности в оценках биомассы сетного зоопланктона известны [Шунтов, 2001], как правило, они и приводят к заниженным результатам. Однако основная причина в качественном расхождении между биомассой сетного зоопланктона и толщиной эхограмм, представленных на рис. 11 (б–г), обусловлена тем, что отраженные слои вызваны скоплением мелких рыб, а не копеподами. Наиболее существенное различие наблюдается для станции 58, где биомасса сетного зоопланктона была  $0,19 \text{ г}/\text{м}^2$ , а эхограмма демонстрировала наличие огромного количества организмов в воде (рис. 11, г). Для более разреженных слоев просматриваются очертания рыб (рис. 12). У дна — крупные рыбы, а в верхнем слое — мелкие. Скопления мелких рыб чаще регистрируются эхолотом в южной части зал. Академии. Следует отметить, снимки на рис. 11 (г) и 12 были произведены в одной и той же точке с разницей в три минуты, что указывает на высокую скорость движения организмов. Корабль в это время стоял на якорю в ожидании лодки.

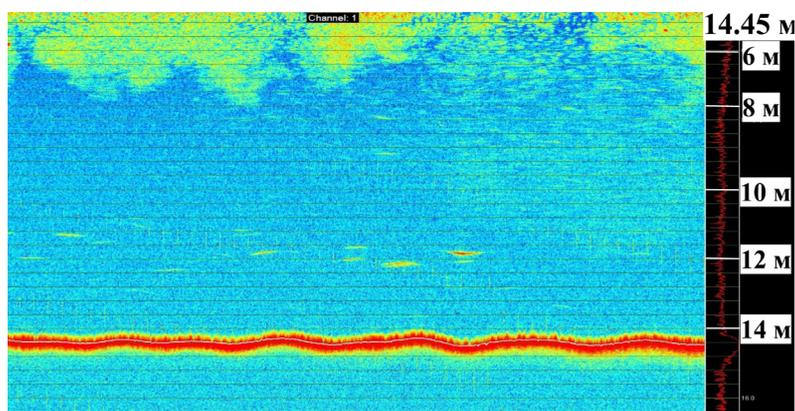


Рис. 12. Отражение акустического сигнала на частоте 200 кГц, зарегистрированное эхолотом Echosound E20 в Ульбанском заливе 19 сентября в 12 час 13 мин в координатах  $53,615^\circ$  с.ш.  $137,468^\circ$  в.д. У дна — крупная рыба, в верхнем отраженном слое — мелкая

Fig. 12. Echosound signal from Echosound E20 echosounder at 200 kHz obtained in the Ulbansky Bay ( $53.615^\circ$  N  $137.468^\circ$  E) in September 19, 12 h 13 min. Large-sized fish is detected near the bottom and small-sized fish in the upper sound-diffusing layer

Места скопления китов и пути их миграции тесно связаны с питанием этих животных [Линдгольм, 2008 (1886)]. В настоящее время наиболее крупные стада (до 50 голов) были отмечены в кутовой части Ульбанского залива [Rogachev et al., 2008; Шпак, Парамонов, 2015, 2018; Мельников, Федорев, 2016]. В соответствии с общепринятой точкой зрения, основной пищей гренландских китов является зоопланктон (например, Lowry et al. [1984, 2004]). В этом случае пищевая цепь для них может быть записана укороченной схемой, в которой отсутствуют рыбы (схема (1)). Южнее косы Бетти для осени 2020 г. средняя концентрация зоопланктона составляла  $43 \text{ мг}/\text{м}^3$ , а ПП —  $1,3 \text{ гС}/(\text{м}^2\text{сут})$ . Общая площадь вершины залива южнее этой косы — около  $150 \text{ км}^2$ . Приняв среднюю глубину в 10 м, элементарные расчеты дают 66 т сырой биомассы зоопланктона и около 200 т ежесуточной продукции сырой биомассы зоопланктона для данной акватории. Если допустить, что ежедневно кит потребляет зоопланктона в объеме  $1,5\text{--}2,0 \text{ т}$  (2 % от массы кита) [Reilly et al., 2004], то максимальное количество китов, которое может быть обеспечено питанием, равно 30 голов. В этих расчетах не учитывается, что молодь рыб может выступать конкурентом в пищевой цепи по отношению к китам, поедая мелкий зоопланктон. В 2022 г. мы одновременно наблюдали 23 китов на акватории площадью примерно  $5 \text{ км}^2$ . Для этой акватории общая биомасса зоопланктона составляет около 2,5 т, а суточная продукция равна 7 т. Очевидно, что этой биомассы зоопланктона недостаточно для наблюдаемого количества китов. Также возникает более общий вопрос,

почему киты предпочитают менее продуктивную (см. рис. 6, 8, 10) мелководную часть вершины залива более продуктивной глубоководной части зал. Академии. На наш взгляд, важную роль в питании китов играют энергозатраты. В этом случае все решает агрегация пищи и общая биомасса пищевой основы, которая позволяет китам длительное время питаться на одном месте, а высокая агрегация биомассы (концентрация) снижает энергозатраты. Если принять гипотезу, что, помимо зоопланктона, киты используют в пищу молодь рыб, то она объясняет, почему с наблюдаемыми особенностями продукционных характеристик, включая эхограммы отраженных сигналов, киты выбирают для питания мелководную вершину залива. Анализы содержимого желудков гренландских китов указывают на наличие в них небольших рыбок [Lowry, Frost, 1984] и рыбных костей, масса которых была около 6 % от содержимого желудка [Pomerleau et al., 2011]. В соответствии с анатомическими особенностями усатых китов вода, содержащая пищу, подвергается тангенциальной фильтрации в пасти кита, что позволяет получать добычу в размере от 1 мм (например, мелкие копеподы) до более крупных объектов — рыб длиной до 20 см [Werth, Potvin, 2024].

### **Заключение**

Для осеннего сезона (сентябрь 2020 г.) были определены продукционные характеристики зал. Академии, такие как содержание хлорофилла *a* в эвфотическом слое, первичная продукция, плотность биомассы фитопланктона и зоопланктона, получены эхограммы акустического сигнала на частоте 200 кГц.

Распределение содержания хлорофилла *a* в столбе воды, ПП, плотность фито- и зоопланктона указывают на то, что северная часть зал. Академии была более продуктивной. Более высокая продукция северной части залива была обусловлена поступлением биогенных веществ из Охотского моря в связи с общей эстуарной циркуляцией вод залива.

Установлено кажущееся противоречие между измеренной биомассой сетного зоопланктона и толщиной отраженного слоя эхограмм. Аномальная толщина эхограмм в южной и средней частях залива была обусловлена не копеподами, а скоплением мелких рыб — сеголеток лосося. Эти скопления чаще наблюдались эхолотом в эстуарной части залива.

Несоответствие районов частой встречаемости гренландских китов (южная часть зал. Академии) с областью высокой ПП и высокой плотностью сетного зоопланктона (северная часть залива) мы объясняем другим источником питания животных помимо зоопланктона. Таким источником питания могут быть скопления мелких рыб в южной части залива.

### **Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)**

Авторы выражают благодарность научному составу и экипажу 59-го рейса НИС «Академик Опарин» за помощь в проведении экспедиционных работ.

The authors are grateful to the scientific staff and crew of the 59<sup>th</sup> cruise of RV Akademik Oparin for their assistance in the expedition work.

### **Финансирование работы (FUNDING)**

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ, 21-55-53015 и госбюджетных тем 121021500052-9 и 121021700346-7.

The study is conducted under financial support of the Russian Foundation for Basic Research (grant 21-55-53015) and state budget (topics 121021500052-9 and 121021700346-7).

### **Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)**

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The study does not use animals as subjects. The authors declare that they have no conflict of interest.

### Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

С.А. Зверев, С.П. Кукла, А.Ф. Сергеев, П.П. Тищенко — зондирование водной толщи, отбор проб, их консервация, эхолотный промер; Л.Е. Васильева, О.А. Еловская, Ю.В. Федорец — анализ проб на фито-зоопланктон; П.П. Тищенко, П.Я. Тищенко — расчет ПП; все авторы — сбор литературных данных, интерпретация полученных результатов, подготовка статьи и окончательное утверждение версии для печати.

S.A. Zverev, S.P. Kukla, A.F. Sergeev, P.P. Tishchenko — water profiling and sampling, the samples preservation, echo sounding; L.E. Vasilyeva, O.A. Elovskaya, Yu.V. Fedorets — phyto- and zooplankton biomass measurements; P.P. Tishchenko, P.Ya. Tishchenko — primary production calculation; P.Ya. Tishchenko, P.P. Tishchenko, L.E. Vasilyeva, O.A. Elovskaya, S.A. Zverev, S.P. Kukla, A.F. Sergeev, Yu.V. Fedorets — literature data analysis, the obtained results discussing and interpretation, the text writing and illustrating.

### Список литературы

**Волков А.Ф.** Интегральные схемы количественного распределения массовых видов зоопланктона дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана по среднемноголетним данным (1984–2006 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 135–143.

**Долганова Н.Т.** Состав, сезонная и межгодовая динамика планктона северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 810–889.

**Звалинский В.И.** Количественное описание морских экосистем. I. Общие подходы // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 132–153.

**Золотухин С.Ф.** Предварительная оценка нерестового фонда кеты и горбуши Тугуро-Чумиканского района (Охотское море) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 622–628.

**Иванков В.Н., Иванкова Е.В., Кульбачный С.Е.** Внутривидовая экологическая и темпоральная дифференциация у тихоокеанских лососей. Эколого-темпоральные расы и темпоральные популяции кеты *Oncorhynchus keta* // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 163. — С. 91–105.

**Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона** / сост. Е.П. Каредин. — Владивосток : ТИНРО, 1982. — 29 с.

**Канзепарова А.Н.** Особенности биологии и современное состояние запасов горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) северо-западного побережья Охотского моря : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 2018. — 148 с.

**Коновалова Г.В.** Сезонная характеристика фитопланктона в Амурском заливе Японского моря // Океанол. — 1972. — Т. 12, № 1. — С. 123–128.

**Коновалова Г.В.** Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биол. моря. — 1984. — Т. 10, № 1. — С. 13–23.

**Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю.** Структура фитопланктона мелководий северо-западной части Японского моря // Биол. моря. — 1988. — № 5. — С. 10–20.

**Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю., Паутова Л.А.** Атлас фитопланктона Японского моря. — Л. : Наука, 1989. — 160 с.

**Кульбачный С.Е.** Экология и структура популяций кеты северо-западной части континентального побережья Охотского моря : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2010. — 148 с.

**Линдгольм О.В.** Китовый промысел // Русское судоходство торговое и промысловое на реках, озерах, и морях. — СПб., 1888. — № 33. — С. 5–20.

**Линдгольм О.В.** Киты и влияние на них приливов и течений в Охотском море // Дальний Восток (Хабаровск). — 2008 (1886). — № 6. — С. 177–180.

**Мельников В.В., Федорец Ю.В.** Распределение зоопланктона и полярного кита *Balaena mysticetus* Linnaeus, 1758 в заливе Академии Охотского моря // Биол. моря. — 2016. — Т. 42, № 3. — С. 189–194.

**Микулич Л.В., Родионов Н.А.** Весовая характеристика некоторых зоопланктеров Японского моря // Тр. ТОИ ДВНЦ АН СССР. — 1975. — № 9. — С. 75–83.

**Михайлов В.Н.** Гидрологические процессы в устьях рек : моногр. — М. : ГЕОС, 1997. — 176 с.

- Орлова Т.Ю., Селина М.С., Стоник И.В.** Видовой состав микроводорослей планктона охотоморского побережья острова Сахалин // Биол. моря. — 2004. — Т. 30, № 2. — С. 96–104.
- Петров Е.С., Новороцкий П.В., Леншин В.Т.** Климат Хабаровского края и Еврейской автономной области. — Владивосток ; Хабаровск : Дальнаука, 2000. — 174 с.
- Семкин П.Ю., Тищенко П.Я., Павлова Г.Ю. и др.** Влияние речного стока на гидрохимические характеристики вод Удской губы и залива Николая (Охотское море) в летний сезон // Океанол. — 2021. — Т. 61, № 3. — С. 387–400. DOI: 10.31857/S003015742103014X.
- Семкин П.Ю., Тищенко П.Я., Павлова Г.Ю. и др.** Карбонатная система эстуариев рек Сыран и Ульбан (Ульбанский залив Охотского моря) в период летнего паводка // Водные ресурсы. — 2022. — Т. 49, № 5. — С. 650–661. DOI: 10.31857/S0321059622050145.
- Тищенко П.П., Тищенко П.Я., Еловская О.А. и др.** Условия формирования первичной продукции фитопланктона в заливе Восток (Японское море) весной 2016 г. // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 164–185. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-164-185.
- Тищенко П.П., Тищенко П.Я., Семкин П.Ю., Швецова М.Г.** Первичная продукция фитопланктона в акватории Шантарского архипелага // Биол. моря. — 2023. — Т. 49, № 1. — С. 56–65. DOI: 10.31857/S0134347523010096.
- Тищенко П.Я., Лобанов В.Б., Тищенко П.П. и др.** Гидрохимические исследования залива Академии (Охотское море) // Океанол. — 2022. — Т. 62, № 1. — С. 98–111. DOI: 10.31857/S0030157422010166.
- Тищенко П.Я., Семкин П.Ю., Тищенко П.П. и др.** Лосось как основа функционирования экосистемы залива Академии (Охотское море). Возможные угрозы ее деградации // Вестн. ДВО РАН. — 2024. — № 2(234). — С. 90–106. DOI: 10.31857/S0869769824020098.
- Федоров В.Д.** О методах изучения фитопланктона и его активности : учеб. пособие. — М. : МГУ, 1979. — 167 с.
- Численко Л.Л.** Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела : моногр. — Л. : Наука, 1968. — 106 с.
- Шпак О.В., Парамонов А.Ю.** Гренландский кит *Balaena mysticetus* Linnaeus, 1758 в западной части Охотского моря (2009–2016 гг.): особенности распределения, поведение, угрозы // Биол. моря. — 2018. — Т. 44, № 3. — С. 179–186.
- Шпак О.В., Парамонов А.Ю.** Наблюдения за гренландскими китами (*Balaena mysticetus*) в Шантарском регионе Охотского моря; потенциальные угрозы для восстановления численности популяции // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. тр. — М. : РОО «Совет по морским млекопитающим», 2015. — Т. 2. — С. 334–342.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России: в 3 томах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.** Дополнения к количественным оценкам зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Северной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 191. — С. 130–146. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-130-146.
- Fourqurean J., Johnson B., Kauffman J.B. et al.** Coastal Blue Carbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrasses meadows. — Arlington, Virginia, USA : Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature, 2014. — 181 p.
- Jeffrey S.W. and Humphrey G.F.** New Spectrophotometric Equations for Determining Chlorophylls *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub> in Higher Plants, Algae and Natural Phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanzen. — 1975. — Vol. 167, Iss. 2. — P. 191–194. DOI: 10.1016/S0015-3796(17)30778-3.
- Lowry L.F., Frost K.J.** Foods and feeding of bowhead whales in western and northern Alaska // Sci. Rep. Whales Res. Inst. — 1984. — № 35. — P. 1–16.
- Lowry L.F., Sheffield G., George J.C.** Bowhead whale feeding in the Alaskan Beaufort Sea, based on stomach contents analyses // J. Cetacean Res. Manage. — 2004. — Vol. 6, № 3. — P. 215–223. DOI: 10.47536/jcrm.v6i3.763.
- Pilgrim D.A.** Measurement and estimation of the extinction coefficient in turbid estuarine waters // Cont. Shelf Res. — 1987. — Vol. 7, Iss. 11–12. — P. 1425–1428. DOI: 10.1016/0278-4343(87)90049-5.
- Pomerleau C., Ferguson S.H., Walkusz W.** Stomach contents of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) from four locations in the Canadian Arctic // Polar Biol. — 2011. — Vol. 34(4). — P. 615–620. DOI: 10.1007/s00300-010-0914-9.
- Reilly S., Hedley S., Borberg J. et al.** Biomass and energy transfer to baleen whales in the South Atlantic sector of the Southern Ocean // Deep-Sea Res. II. — 2004. — Vol. 51. — P. 1397–1409. DOI: 10.1016/j.dsr2.2004.06.008.

**Rogachev K.A., Carmack E.C., Foreman M.G.G.** Bowhead whales feed on plankton concentrated by estuarine and tidal currents in Academy Bay, Sea of Okhotsk // *Continental Shelf Research*. — 2008. — Vol. 28, № 14. — P. 1811–1826. DOI: 10.1016/j.csr.2008.04.014.

**Ryther J.H.** The measurement of primary production // *Limnol. and Oceanogr.* — 1956. — Vol. 1, Iss. 2. — P. 72–84. DOI: 10.4319/lo.1956.1.2.0072.

**Werth A.J., Potvin J.** Dynamic filtration in baleen whales: recent discoveries and emerging trends // *Front. Mar. Sci.* — 2024. — Vol. 11. — P. 1347497. DOI: 10.3389/fmars.2024.1347497.

**Zhang J., Tishchenko P.Ya., Jiang Z.J. et al.** Diverse nature of the seasonally coastal eutrophication dominated by oceanic nutrients: An eco-system based analysis characterized by salmon migration and aquaculture // *Mar. Pollut. Bull.* — 2023. — Vol. 193. — P. 115–150. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2023.115150.

## References

**Volkov, A.F.**, Average quantitative distribution of mass zooplankton species in the Far Eastern Seas and North-West Pacific (1984–2006), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 154, pp. 135–143.

**Dolganova, N.T.**, Composition, seasonal and interannual dynamics of plankton in the north-western part of the Japan Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 810–889.

**Zvalinskiy, V.I.**, Quantitative description of marine ecosystems. I. General approach, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 152, pp. 132–153.

**Zolotukhin, S.F.**, Preliminary estimation of chum and pink salmon spawning range in Tugur-Chumikan territory (Sea of Okhotsk), in *Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings*, Vladivostok: Dal'nauka, 2005, vol. 3, pp. 622–628.

**Ivankov, V.N., Ivankova, E.V., and Kulbachny, S.E.**, Intraspecific ecological and temporal differentiation of pacific salmon. Ecologo-temporal races and temporal populations of chum salmon *Oncorhynchus keta*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 163, pp. 91–105.

**Karedin, E.P.**, *Instruktsiya po kolichestvennoy obrabotke morskogo setnogo planktona* (Instructions for the quantitative processing of marine net plankton), Vladivostok: TINRO, 1982.

**Kanzeparova, A.N.**, Features of biology and the current state of the stocks of pink salmon (*Oncorhynchus gorbusha*) on the northwestern coast of the Sea of Okhotsk, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2018.

**Konovalova, G.V.**, Seasonal characteristics of phytoplankton in the Amursky Bay of the Sea of Japan, *Okeanol.*, 1972, vol. 12, no. 1, pp. 123–128.

**Konovalova, G.V.**, Structure of plankton phytocenosis of the East Bay of the Sea of Japan, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1984, vol. 10, no. 1, pp. 13–23.

**Konovalova, G.V. and Orlova, T.Yu.**, The structure of phytoplankton in shallow waters of the northwestern Sea of Japan, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1988, no. 5, pp. 10–20.

**Konovalova, G.V., Orlova, T.Yu., and Pautova, L.A.**, *Atlas fitoplanktona Yaponskogo morya* (Atlas of phytoplankton of the Sea of Japan), Leningrad: Nauka, 1989.

**Kulbachny, S.E.**, Ecology and structure of chum salmon populations in the northwestern part of the continental coast of the Sea of Okhotsk, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2010.

**Lindholm, O.V.**, Whale fishing, *Russkoye sudokhodstvo trgovoye i promyslovoe na rekakh, ozerakh, i moryakh*, St. Petersburg, 1888, no. 33, pp. 5–20.

**Lindholm, O.V.**, Whales and how tides and currents in the Okhotsk Sea affect them, *Dal'niy Vostok (Khabarovsk)* (Far East (Khabarovsk)), 2008 (1886), no. 6, pp. 177–180.

**Melnikov, V.V. and Fedorets, Y.V.**, The distribution of zooplankton and bowhead whales, *Balaena mysticetus* Linnaeus, 1758, in Akademiya Bay, Sea of Okhotsk, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 3, pp. 216–221. doi 10.1134/S106307401603007X

**Mikulich, L.V. and Rodionov, N.A.**, Weight characteristics of some zooplankters of the Sea of Japan, *Tr. Tikhookean. Okeanolog. Inst. Dal'nevost. Nauchn. Tsentra Akad. Nauk SSSR*, 1975, no. 9, pp. 75–83.

**Mikhailov, V.N.**, *Gidrologicheskie protsessy v ust'yakh rek* (Hydrological Processes in River Estuaries), Moscow: GEOS, 1997.

**Orlova, T.Yu., Selina, M.S., and Stonik, I.V.**, Species structure of plankton microalgae on the coast of the Sea of Okhotsk on Sakhalin Island, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2004, vol. 30, no. 2, pp. 77–86. doi 10.1023/B:RUMB.0000025983.20298.9a

**Petrov, E.S., Novorotsky, P.V., and Lenshin, V.T.,** *Klimat Khabarovskogo kraya i Yevreyskoy avtonomnoy oblasti* (Climate of the Khabarovsk Territory and the Jewish Autonomous Region), Vladivostok; Khabarovsk: Dalnauka, 2000.

**Semkin, P.Yu., Tishchenko, P.Ya., Pavlova, G.Yu., Sagalaev, S.G., Tishchenko, P.P., Khodoronko, N.D., Shkirnikova, E.M., and Shvetsova, M.G.,** Effect of river runoff on the hydrochemical characteristics of water in Udskeya Bay and Nikolaya Bay (the Sea of Okhotsk) in summer, *Oceanology*, 2021, vol. 61, no. 3, pp. 338–350. doi 10.1134/S0001437021030139

**Semkin, P.Yu., Tishchenko, P.Ya., Pavlova, G.Yu., Tishchenko, P.P., Sagalaev, S.G., Shkirnikova, E.M., and Shvetsova, M.G.,** The carbonate system of the estuaries of the Syran and Ul'ban rivers (Ul'banskii Bay, the Sea of Okhotsk) during spring flood, *Water Resour.*, 2022, vol. 49, no. 5, pp. 869–879. doi 10.1134/S0097807822050141

**Tishchenko, P.P., Tishchenko, P.Ya., Elovskaya, O.A., Zvalinsky, V.I., and Fedorets, Yu.V.,** Conditions for primary production of phytoplankton in the Vostok Bay (Japan Sea) in spring 2016, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 164–185. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-164-185

**Tishchenko, P.P., Tishchenko, P.Ya., Semkin, P.Yu., and Shvetsova, M.G.,** Phytoplankton primary production in the coastal water surrounding Shantar Archipelago, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2023, vol. 49, no. 1, pp. 56–65. doi 10.31857/S0134347523010096

**Tishchenko, P.Y., Lobanov, V.B., Tishchenko, P.P., Semkin, P.Y., Sergeev, A.F., Anisimova, E.V., Barabanshchikov, Y.A., Melnikov, V.V., Ryumina, A.A., Sagalaev, S.G., Ulanova, O.A., Shvetsova, M.G., and Shkirnikova, E.M.,** Hydrochemical study of Academy Bay (Sea of Okhotsk), *Oceanology*, 2022, vol. 62, no. 1, pp. 80–92. doi 10.1134/s0001437022010155

**Tishchenko, P.Ya., Semkin, P.Yu., Tishchenko, P.P., Lobanov, V.B., Sergeev, A.F., Roginskaya, M.O., Anokhina, R.S., Rabanshchikov, Yu.A., Ryumina, A.A., Sagalaev, S.G., Shvetsova, M.G., Shkirnikova, E.M., and Ulanova, O.A.,** Salmon as the basis for the functioning of the ecosystem of the Academy Bay (Okhotsk Sea). Possible threats to its degradation, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2024, no. 2(2340), pp. 90–106. doi 10.31857/S0869769824020098

**Fedorov, V.D.,** *O metodakh izucheniya fitoplanktona i yego aktivnosti* (On methods of studying phytoplankton and its activity), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1979.

**Chislenko, L.L.,** *Nomogrammy dlya opredeleniya vesa vodnykh organizmov po razmeram i forme tela* (Nomograms for determining the weight of aquatic organisms by size and body shape), Leningrad: Nauka, 1968.

**Shpak, O.V. and Paramonov, A.Yu.,** The bowhead whale, *Balaena mysticetus* Linnaeus, 1758, in the western Sea of Okhotsk (2009–2016): distribution pattern, behavior, and threats, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 3, pp. 210–218. doi 10.1134/S1063074018030082

**Shpak, O.V. and Paramonov, A.Yu.,** Observations of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) in Shantar region of the Okhotsk Sea; potential threats for population recovery, in *Marine Mammals of the Holarctic*, Moscow: RPO “Marine Mammal Council”, 2015, vol. 2, pp. 334–342.

**Shuntov, V.P.,** *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2001, vol. 1.

**Shuntov, V.P. and Volvenko, I.V.,** Supplements to quantitative assessments of zooplankton in the Far Eastern Seas and adjacent waters of the North Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 191, pp. 130–146. doi 10.26428/1606-9919-2017-191-130-146

**Fourqurean, J., Johnson, B., Kauffman, J.B., Kennedy, H., Lovelock, C., Megonigal, J.P., Rahman, A., Saintilan, N., and Simard, M.,** *Coastal Blue Carbon: Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrasses meadows*, Arlington, Virginia, USA: Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature, 2014.

**Jeffrey, S.W. and Humphrey, G.F.,** New Spectrophotometric Equations for Determining Chlorophylls *a*, *b*, *c*<sub>1</sub> and *c*<sub>2</sub> in Higher Plants, Algae and Natural Phytoplankton, *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 1975, vol. 167, no. 2, pp. 191–194. doi 10.1016/S0015-3796(17)30778-3

**Lowry, L.F. and Frost, K.J.,** Foods and feeding of bowhead whales in western and northern Alaska, *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 1984, no. 35, pp. 1–16.

**Lowry, L.F., Sheffield, G., and George, J.C.,** Bowhead whale feeding in the Alaskan Beaufort Sea, based on stomach contents analyses, *J. Cetacean Res. Manage.*, 2004, vol. 6, no. 3, pp. 215–223. doi 10.47536/jcrm.v6i3.763

**Pilgrim, D.A.,** Measurement and estimation of the extinction coefficient in turbid estuarine waters, *Cont. Shelf Res.*, 1987, vol. 7, no. 11–12, pp. 1425–1428. doi 10.1016/0278-4343(87)90049-5

**Pomerleau, C., Ferguson, S.H., and Walkusz, W.,** Stomach contents of bowhead whales (*Balaena mysticetus*) from four locations in the Canadian Arctic, *Polar Biol.*, 2011, vol. 34(4), pp. 615–620. doi 10.1007/s00300-010-0914-9

**Reilly, S., Hedley, S., Borberg, J., Hewitt, R., Thiele, D., Watkins, J., and Naganobu, M.,** Biomass and energy transfer to baleen whales in the South Atlantic sector of the Southern Ocean, *Deep Sea Res., Part II*, 2004, vol. 51, pp. 1397–1409. doi 10.1016/j.dsr2.2004.06.008

**Rogachev, K.A., Carmack, E.C., and Foreman, M.G.G.,** Bowhead whales feed on plankton concentrated by estuarine and tidal currents in Academy Bay, Sea of Okhotsk, *Continental Shelf Research*, 2008, vol. 28, no. 14, pp. 1811–1826. doi 10.1016/j.csr.2008.04.014

**Ryther, J.H.,** The measurement of primary production, *Limnol. and Oceanogr.*, 1956, vol. 1, no. 2, pp. 72–84. doi 10.4319/lo.1956.1.2.0072

**Werth, A.J. and Potvin, J.,** Dynamic filtration in baleen whales: recent discoveries and emerging trends, *Front. Mar. Sci.*, 2024, vol. 11, pp. 1347497. doi 10.3389/fmars.2024.1347497

**Zhang, J., Tishchenko, P.Ya., Jiang, Z.J., Semkin, P.Yu., Tishchenko, P. P., Zheng, W., Lobanov, V.B., Sergeev, A.F., and Jiang, Sh.,** Diverse nature of the seasonally coastal eutrophication dominated by oceanic nutrients: An eco-system based analysis characterized by salmon migration and aquaculture, *Mar. Pollut. Bull.*, 2023, vol. 193, pp. 115–150. doi 10.1016/j.marpolbul.2023.115150

*Lotsiya Okhotskogo morya. Vypusk 2. Severnaya chast' morya* (Pilot position of the Sea of Okhotsk. Issue 2. Northern part of the sea), Moscow: Upravleniye navigatsionno-gidrograficheskoy sluzhby Voenno-morskogo flota, 1960.

*Поступила в редакцию 14.01.2025 г.*

*После доработки 5.02.2025 г.*

*Принята к публикации 10.03.2025 г.*

*The article was submitted 14.01.2025; approved after reviewing 5.02.2025;  
accepted for publication 10.03.2025*