

Научная статья

УДК 597-153:574.583

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-710-727

EDN: MMYLJG



**ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПЛАНКТОННЫХ
СООБЩЕСТВ И ПИТАНИЯ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ
В ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНАХ БЕРИНГОВА И ОХОТСКОГО МОРЕЙ
(СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ)**

Е.П. Дулепова, В.В. Напазаков*

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

Аннотация. На основании многолетних данных (1986–2022 гг.) проанализированы состав, структура и продукция планктонных сообществ, а также питание тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*) в период нагульных миграций в глубоководных районах Берингова и Охотского морей. Выявлены значительные региональные различия в структуре, биомассе и продуктивности макропланктона. Показано, что с позиций кормовой обеспеченности лососей наиболее эффективно функционируют планктонные сообщества Охотского моря. Установлены различия в батиметрическом и внутрисезонном распределении планктонных групп. Отмечено, что в питании молоди горбуши и нагуливающейся кеты доминируют амфиоподы, копеподы и щетинкочелюстные, при этом интенсивность питания и состав кормовых объектов варьируют между регионами. Подчеркивается, что в исследуемых районах высокая продукция планктонных хищников и постоянный привнос зоопланктона извне обеспечивают устойчивую кормовую базу для лососей даже в условиях низкой общей продукции сообщества зоопланктона. Полученные результаты имеют большое значение для понимания условий нагула лососей, механизмов формирования урожайности их поколений, а также управления их запасами.

Ключевые слова: Берингово море, Охотское море, глубоководные районы, зоопланктон, тихоокеанские лососи, питание, продукция, кормовая база

Для цитирования: Дулепова Е.П., Напазаков В.В. Особенности функционирования планктонных сообществ и питания тихоокеанских лососей в глубоководных районах Берингова и Охотского морей (сравнительный анализ) // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 4. — С. 710–727. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-710-727. EDN: MMYLJG.

* Дулепова Елена Петровна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, elenadulepova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6971-9329; Напазаков Владимир Валерьевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, vladimir.napazakov@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0007-7206-159X.

Features of functioning for plankton communities and feeding for pacific salmon in the deep-water areas of Bering and Okhotsk Seas (comparative analysis)

Elena P. Dulepova*, Vladimir V. Napazakov**

*, ** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* D.Biol., principal researcher, elena.dulepova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6971-9329

** Ph.D., head of laboratory, vladimir.napazakov@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0007-7206-159X

Abstract. Species composition, functional structure and production of plankton communities is considered on the long-term data collected in 1986–2022 together with diet and ration for two species of pacific salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* and *Oncorhynchus keta*) during their feeding in the deep waters of Bering Sea and Okhotsk Sea. Significant regional differences are found for the macroplankton. The functioning of plankton communities in the Okhotsk Sea is more efficient for maintenance of the salmon feeding. Both salmon species consume mainly amphipods, copepods and arrowworms. Bathymetric distribution of plankton and seasonal succession of the plankton communities are different between the seas, so the feeding intensity, daily ration and species composition of diet vary considerably between them, as well. However, high production of large-sized planktonic predators and active transport of zooplankton from outside areas are noted for both regions that provides a stable food base for salmon even in cases when the total production of zooplankton community is low there. The results obtained are important for understanding the feeding abilities for salmon species and the mechanisms of their year-classes yield formation as a basis for the stocks management.

Keywords: Bering Sea, Okhotsk Sea, deep water, zooplankton, pacific salmon, feeding, production of zooplankton, food base

For citation: Dulepova E.P., Napazakov V.V. Features of functioning for plankton communities and feeding for pacific salmon in the deep-water areas of Bering and Okhotsk Seas (comparative analysis), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 4, pp. 710–727. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-710-727. EDN: MLFOEE.

Введение

Значимость тихоокеанских лососей для российского рыбного промысла, как и их роль в экосистемах дальневосточных морей, трудно переоценить. Одним из наиболее важных этапов жизни лососей считается раннеморской период, когда молодь находится в глубоководных котловинах Берингова и Охотского морей. Эти районы служат их основными нагульными ареалами, обеспечивая необходимую кормовую базу до выхода в Тихий океан [Шунтов, Темных, 2008]. Начиная с 1986 г. и по настоящее время практически ежегодно в этих районах проводится мониторинг состояния планктонных сообществ, сопровождающийся сбором данных по питанию тихоокеанских лососей. Вся полученная в районах глубоководных котловин информация имеет большое значение не только для понимания формирования урожайности поколений лососей, но и для сравнительного анализа особенностей функционирования планктонных сообществ.

Целью настоящего исследования является выявление специфичных черт формирования кормовых ресурсов, а также особенностей питания лососей во время их нагула в рассматриваемых районах. Все это позволяет представить современную картину формирования кормовой базы лососей и обеспеченности их пищей.

Материалы и методы

В работе использованы многолетние материалы лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб по планктону с 1986 г. и по питанию лососей начиная с 1990 г. по настоящее время. Планктонные и трофологические пробы были собраны в глубоководных районах 9 (центральная котловина) и 12 (южная котловина) Охотского моря, а также в районах 8 (западная часть Алеутской котловины) и 12 (Командорская котловина) Берингова моря в период с августа по ноябрь (см. таблицу, рис. 1). Исследу-

Количество планктонных (200–0 м) и трофологических проб, собранных в годы мониторинга в августе–ноябре в глубоководных районах Охотского и Берингова морей по статистическим районам

Number of planktonic (200–0 m) and trophological samples collected in the deep-water areas of the Okhotsk and Bering Seas in August–November, by biostatistical area

Статистический район	Средняя глубина, м	Планктон (кол-во проб)	Питание (кол-во проб)	
			Горбуша	Кета
9 (Охотское море)	1122	279	915	1156
12 (Охотское море)	2834	210		
8 (Берингово море)	2645	215	802	2123
12 (Берингово море)	3080	300		

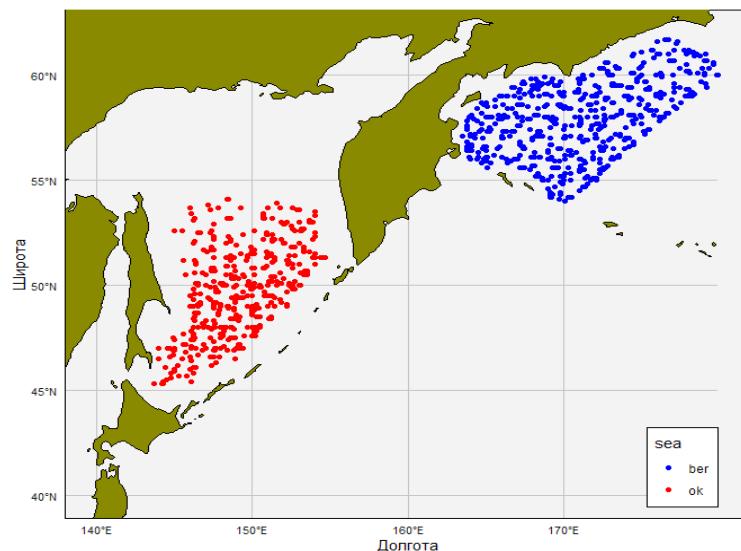


Рис. 1. Схема планктонных и траловых станций в глубоководных районах Охотского и Берингова морей

Fig. 1. Scheme of plankton and trawl surveys in the deep-water areas of Okhotsk and Bering Seas

емые районы были выделены ранее на основе точной морфометрической информации, полученной с использованием современных ГИС-технологий [Волвенко, 2003].

В ходе комплексных экосистемных съемок ТИНРО, проводимых в пелагии Охотского и Берингова морей, была получена информация по качественным и количественным характеристикам зоопланктона, а также трофологическим характеристикам тихоокеанских лососей в глубоководных районах. На основе результатов многолетних съемок в лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб ТИНРО были созданы базы данных «Зоопланктон» и «Трофология» в формате Excel [Волков, 2019], которые послужили основой настоящей работы.

Сбор и обработка проб зоопланктона проводились согласно традиционной методике, используемой при проведении экосистемных съемок [Волков, 2008]. В основе этой методики лежат: 1 — принцип механического разделения планктонной пробы на размерные фракции (мелкую, среднюю и крупную); 2 — применение для различных групп планктона дифференцированных коэффициентов уловистости; 3 — оценка кормовой базы нектона применительно ко времени суток. В результате обработки зоопланктона получается информация о количестве зоопланктона, его качественном составе и размерной структуре: мелкая фракция (животные от 0,8 мм до 1,2 мм), средняя (1,2–3,2 мм) и крупная (> 3,2 мм).

Для расчета такой функциональной характеристики зоопланктона, как продукция, использовались известные методы с учетом ранее определенной удельной продукции и биомассы [Заика, 1983]. В данном случае продукция популяций за сезон (90 сут) равна:

$$P = \bar{C} \cdot \bar{B} \cdot 90,$$

где \bar{C} — среднесезонная суточная удельная продукция; \bar{B} — средняя за сезон биомасса.

Показатели суточной удельной продукции массовых видов, доминирующих в той или иной таксономической группе в осенний сезон, были получены непосредственно для районов исследования [Шебанова и др., 2010, 2011, 2014; Шебанова, 2016]. При расчетах структурно-функциональных характеристик зоопланктона были использованы ранее применяемые методики анализа трофического статуса зоопланктеров [Дулепова, 2002], позволившие выделить два функциональных элемента — «хищный» и «нехищный» зоопланктон. В группировку «хищный» зоопланктон были включены гиперииды, хетогнаты, полихеты, гребневики и медузы. Эври- и фитофаги (в основном копеподы и эвфаузииды) были выделены в группу «нехищный» зоопланктон. Продукция каждой функциональной группировки рассчитывалась на основе данных о ее качественном составе, соотношении доминирующих видов и сведений об их удельной суточной продукции.

Оценка видового состава и структуры планктонных сообществ, а также закономерностей пищевого поведения лососей (по индексу наполнения желудков — ИНЖ, %оо) проведена на основе многолетних данных с применением метода непрямой ординации — неметрического многомерного шкалирования (nMDS, non-metric multidimensional scaling), основанного на анализе матрицы сходства. Статистическая обработка выполнялась в среде R* с использованием пакетов vegan 2.5-7 [cran.r-project.org, <https://github.com/vegandevs/vegan.2020>] и ggplot2**. Цель использования nMDS заключалась в выявлении сходства и различий между изучаемыми объектами. Для количественной оценки несходства выборок применялась метрика Брэй-Кертиса, что позволило функции metaMDS из пакета vegan отобразить ранговые различия между объектами в виде нелинейной проекции на двумерное пространство. Качество ординации оценивалось по индексу «стресс», варьирующему от 0 до 1. В нашем случае значения находились в пределах 0,1–0,2, что считается допустимым уровнем соответствия исходным данным (cran.r-project.org/doc/contrib/Herve-Aide-memoire-statistique.pdf. Version 06/2023).

Результаты и их обсуждение

Структурные и функциональные характеристики зоопланктона. Берингово и Охотское моря входят в число наиболее высокопродуктивных регионов Мирового океана. Районы глубоководных котловин этих морей отличаются значительной циркуляционной активностью, которая способствует переносу и накоплению зоопланктона в местах завихрений [Чернявский и др., 1996; Грузевич и др., 1997; Khen et al., 2013].

Планктонную часть кормовой базы лососей в рассматриваемых районах Берингова и Охотского морей формируют широко распространенные виды с размерами свыше 3,2 мм, имеющие ценное кормовое значение и принадлежащие в основном к следующим таксономическим группам: копеподы (*Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica*, *M. okhotensis*), эвфаузиевые (*Thysanoessa raschii*, *Th. longipes*, *Th. inermis*, *Th. inspinata*), амфиподы (*Themisto pacifica*, *Primno macropa*, *Hyperia galba*), щетинкочелюстные (*Parasagitta elegans*), птероподы (*Clione limacina*, *Limacina helicina*) и медузы (*Aglantha digitale*). В группу прочих входят мизиды, декаподы, кумовые, остракоды, полихеты и аппендикулярии, биомасса которых в целом не превышает 2 % от биомассы макроzoопланктона. На протяжении всего периода исследований видовой состав зоопланктона рассматриваемых сообществ, в отличие от их структуры, остается практически неизменным. Структура сообществ под влиянием климато-океанологических и биоценотических факторов меняется довольно сильно (рис. 2). Наиболее значительными были изменения в 1990-е гг., когда в Северной Пацифике произошли кардинальные экосистемные перестройки [Shuntov et al., 1996;

* R Core Team. R. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2021.

** Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. 2nd ed. N.Y.: Springer Verlag, 2016. 268 p.

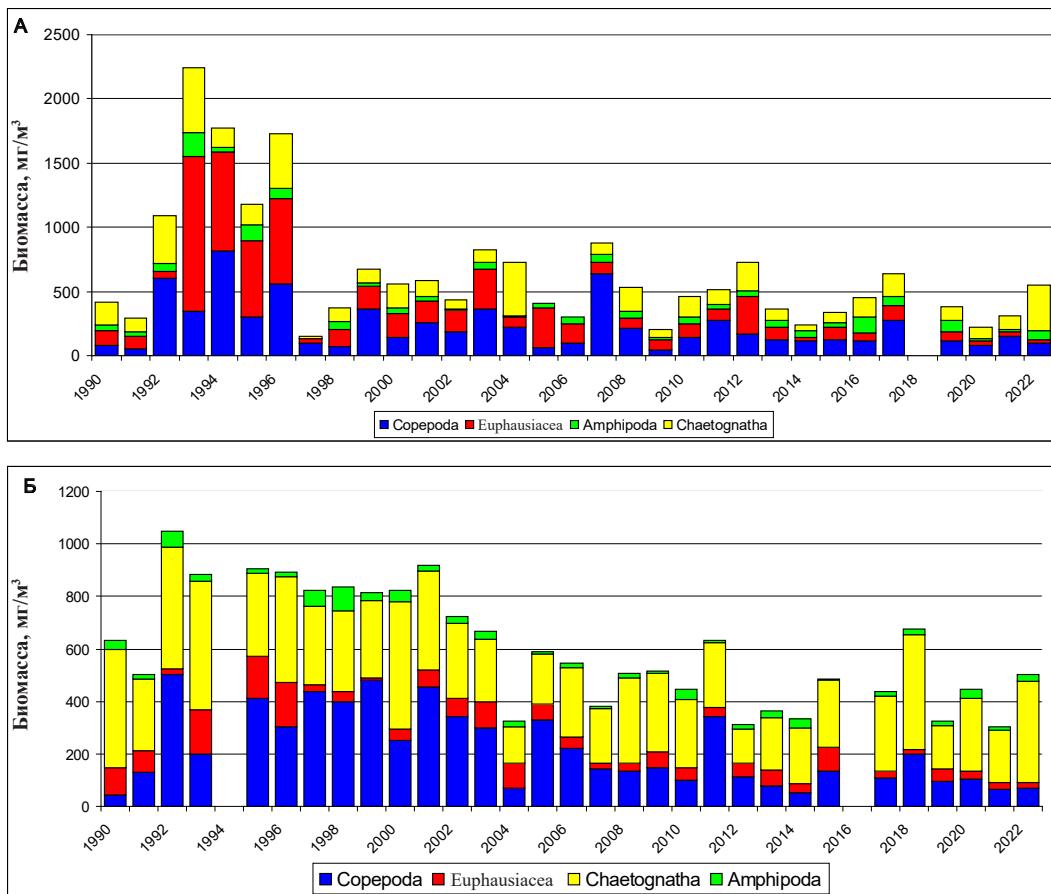


Рис. 2. Динамика таксономического состава макроzoопланктона в глубоководных районах Охотского (А) и Берингова (Б) морей [Дулепова, 2024; Дулепова, Напазаков, 2024]

Fig. 2. Dynamics of macrozooplankton taxonomic composition in the deep-water areas of Okhotsk (A) and Bering (B) Seas [Dulepova, 2024; Dulepova and Napazakov, 2024]

Шунтов и др., 2007]. Именно в это время наблюдалось снижение рыбопродуктивности и увеличение доли хищного зоопланктона, компенсирующего возникший недостаток потребителей зоопланктона.

Кроме климато-океанологических факторов, на формирование структуры и динамику сообщества макроzoопланктона (и, соответственно, на кормовую базу рыб) оказывают влияние биоценотические связи между компонентами сообщества [Дулепова, 2021]. Это касается щетинкочелюстных и копепод, взаимоотношения которых происходят по типу «хищник–жертва». Именно поэтому в планктонах сообществах глубоководных котловин зачастую прослеживается противофазность динамики биомассы щетинкочелюстных и крупных копепод, что, безусловно, сказывается на уровне продукционного потенциала кормовых ресурсов нектона, включая молодь лососей.

Проведенный статистический анализ всей имеющейся информации выявил некоторые различия в ряде характеристик макроzoопланктона в исследуемых районах. Одно из них — значительная пространственная неоднородность зоопланктона в глубоководной зоне Охотского моря. Так, средняя плотность биомассы зоопланктона для района 12 (756,70 мг/м³) значимо выше, чем для района 9 (624,85 мг/м³), с разностью средних величин в интервале от 17,999 до 245,700 мг/м³ (95 %-ный доверительный уровень). В Беринговом море несходство средних плотностей биомассы зоопланктона между регионами 8 (593,04 мг/м³) и 12 (589,48 мг/м³) оказалось статистически незначимым ($p = 0,9133$). Вы-

явленные различия в составе планктона глубоководной части Охотского моря обусловили необходимость раздельного расчета описательных статистик для районов 9 и 12.

Вполне очевидно, что указанная пространственная неоднородность распределения зоопланктона в глубоководной зоне Охотского моря связана с гидрологическими особенностями каждого из рассматриваемых подрайонов [Чернявский и др., 1996; Дарницкий, Булатов, 1997]. Например, в южной части глубоководной зоны Охотского моря (район 12) присутствуют водные массы различного происхождения, за счет чего в этой зоне наблюдается сложная динамика в их распределении, которая влияет на формирование здесь повышенной продуктивности [Грузевич и др., 1997].

Обработка данных позволила оценить среднемноголетнюю структуру и количественные характеристики зоопланктона в глубоководных районах (рис. 3). В Охотском море среднемноголетняя биомасса планктона для осени была оценена в $673,5 \text{ мг}/\text{м}^3$, что заметно выше, чем в районах Берингова моря ($591,0 \text{ мг}/\text{м}^3$). Эти показатели практически совпали с результатами более ранних исследований [Волков, 2008], что свидетельствует об определенной устойчивости в функционировании планктонных сообществ.

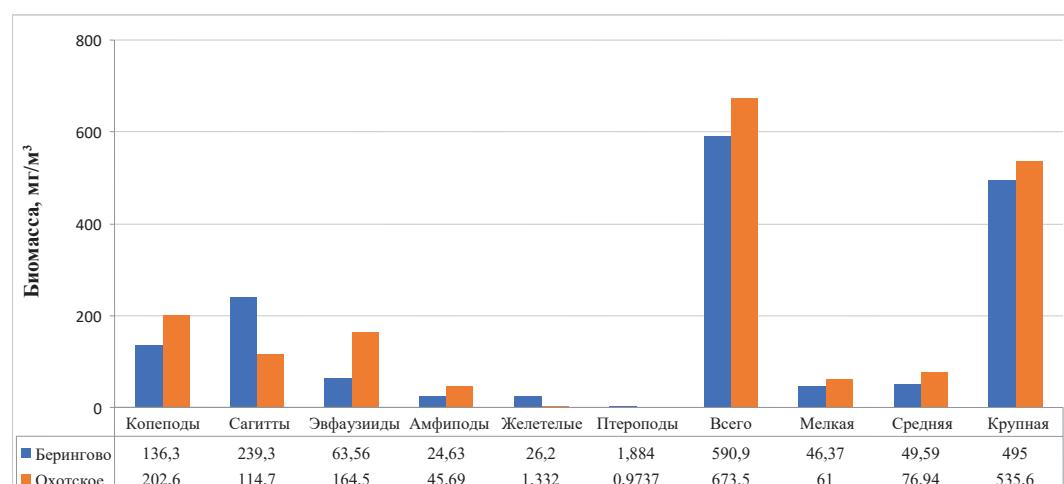


Рис. 3. Среднемноголетние значения биомассы фракций и основных таксонов в глубоководных районах Охотского и Берингова морей

Fig. 3. Average biomass for the main size fractions and taxa of zooplankton in the deep-water areas of Okhotsk and Bering Seas

Структура макропланктона двух рассматриваемых регионов, безусловно, сильно отличается: биомасса всех крупных таксонов, формирующих кормовую базу лососей (за исключением щетинкочелюстных), в Охотском море выше, чем в Беринговом.

Динамику биомассы основных доминирующих групп зоопланктона в районах можно рассмотреть с позиций взаимосвязи между ними, а также сезонности и изменений по глубине. Результаты nMDS-анализа структуры и динамики планктонного сообщества представлены на рис. 4–6. Точками являются отдельные пробы, а эллипсы обозначают области сходных данных для статистических районов. Красные векторы отражают корреляции и показывают влияние биомассы основных групп планктона ($\text{мг}/\text{м}^3$) на структуру сообщества, синие — градиент общей биомассы планктона как внешней переменной.

В глубоководных районах как Охотского, так и Берингова морей выявлена отрицательная корреляция между биомассой копепод и эвфаузиид (рис. 4), что выражается в противоположной направленности их векторов на диаграмме ординации. Биомасса копепод и сагитт демонстрирует положительную корреляцию, на что указывает параллельная направленность соответствующих векторов. Это объясняется тесной связью между указанными группами по принципу «хищник–жертва» [Дулепова, 2021].

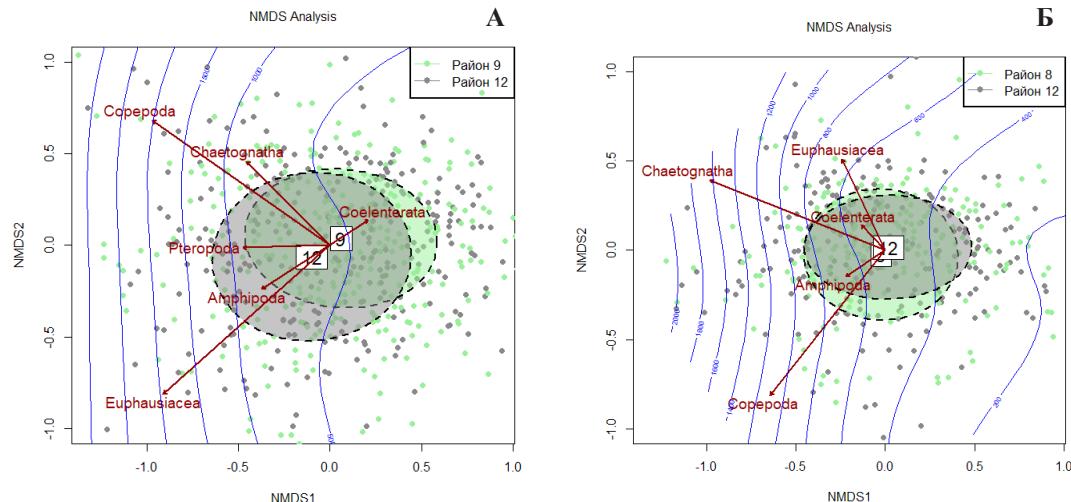


Рис. 4. Результаты nMDS-анализа, отражающие взаимосвязи в динамике биомассы основных групп кормового зоопланктона в глубоководных районах Охотского (А) и Берингова (Б) морей, синие изолинии — биомасса крупной фракции зоопланктона, $\text{мг}/\text{м}^3$

Fig. 4. Results of nMDS analysis reflecting the relationships in the biomass dynamics for the main groups of forage zooplankton in the deep-water areas of Okhotsk (A) and Bering (B) Seas. Blue isolines show the biomass of large-sized fraction, mg/m^3

Батиметрическое распределение биомассы различных групп планктона существенно различается между рассматриваемыми регионами (рис. 5). В Охотском море (рис. 5, А) биомасса эвфаузиид, амфиопод и птеропод положительно коррелирует с глубиной, тогда как у копепод и сагитт зависимость от глубины выражена слабо. Биомасса кишечнополостных, напротив, отрицательно коррелирует с глубиной. В Беринговом море (рис. 5, Б) характер распределения биомассы планктона более сложный. Копеподы и амфиоподы демонстрируют обратную зависимость: их биомасса увеличивается с уменьшением глубины. Эвфаузииды, как и в Охотском море, сохраняют положительную корреляцию биомассы с глубиной. Для сагитт и кишечнополостных достоверных корреляций не обнаружено. Выявленные различия в батиметрическом распределении

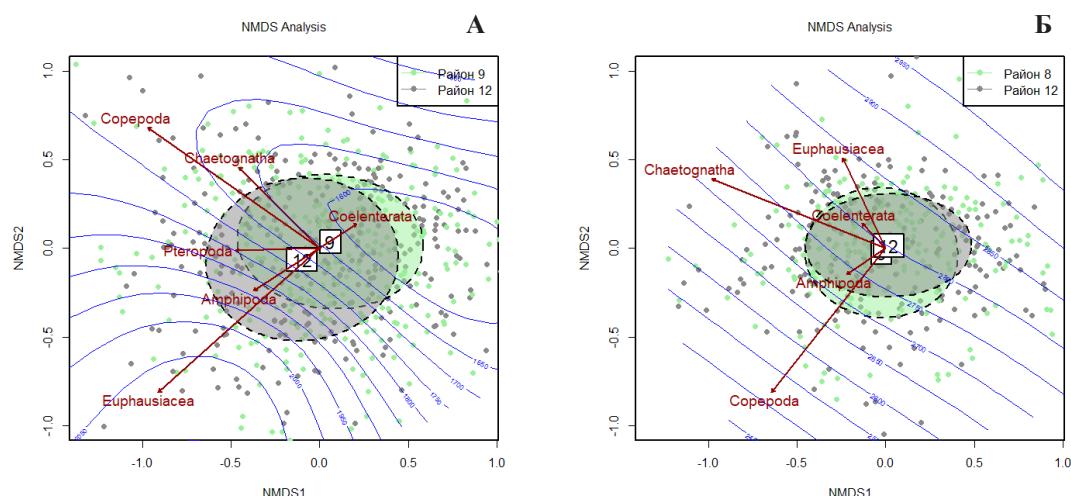


Рис. 5. Результаты nMDS-анализа, демонстрирующие зависимость биомассы основных групп зоопланктона от глубины в Охотском (А) и Беринговом морях (Б), синие изолинии — изобаты, м

Fig. 5. Results of nMDS analysis demonstrating the biomass dependence on depth for the main groups of zooplankton in the Okhotsk (A) and Bering Seas (B). Blue isolines correspond to isobaths, m

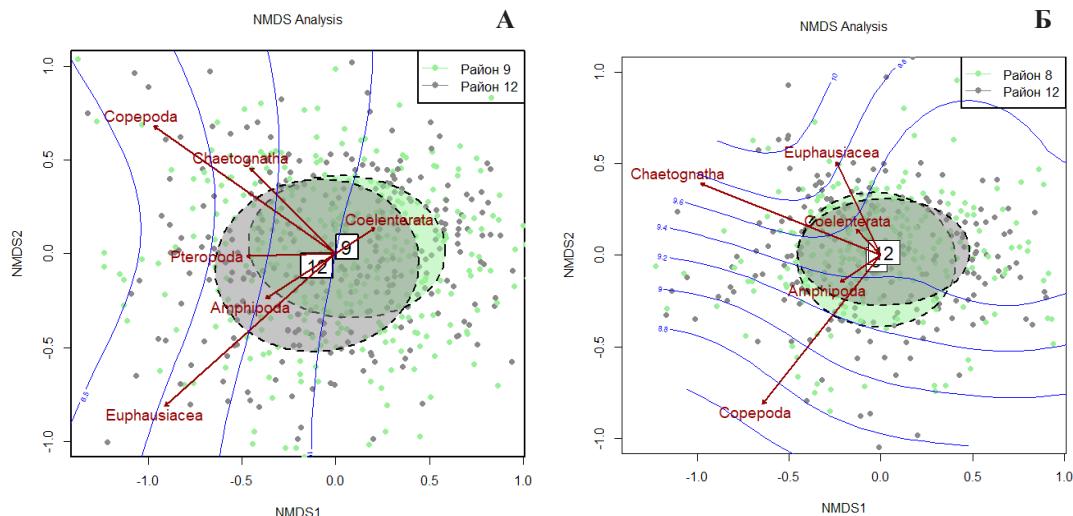


Рис. 6. Результаты nMDS-анализа внутрисезонной динамики биомассы зоопланктона в Охотском (А) и Беринговом (Б) морях, синие изолинии — месяцы, август-ноябрь

Fig. 6. Results of nMDS analysis for seasonal dynamics of zooplankton biomass in the Okhotsk (A) and Bering (B) Seas. Blue isolines show months from August to November

биомассы планктона подтверждают высказанное ранее А.Ф. Волковым [1996] мнение о структурных различиях планктонных сообществ разных морских бассейнов.

При анализе состояния планктонных ресурсов глубоководных районов важно учитывать внутрисезонную динамику развития планктонных сообществ. В Охотском море динамика биомассы основных групп планктона (copepod, хетогнат, птеропод и амфиопод) снижается от лета к зиме, тогда как у кишечнополостных наблюдается противоположная картина. В Беринговом море копеподы и амфиоподы также снижают биомассу к зиме, однако для эвфаузиид прослеживается выраженная противоположная динамика (рис. 6).

Таким образом, проведенный анализ качественных и количественных характеристик планктонных сообществ и их динамики в районах Охотского и Берингова морей выявил как общие закономерности, так и региональные особенности в распределении и динамике основных таксонов, составляющих кормовую базу лососей. Установленные тенденции характерны для осеннего планктона и служат основой для дальнейшей оценки кормовой обеспеченности молоди горбуши и нагульной кеты в рассматриваемых районах.

Все изложенное выше позволило не только наглядно представить осредненную таксономическую структуру сообщества макропланктона (рис. 7), но и оценить производственные характеристики функциональных элементов сообщества.

В районах Охотского и Берингова морей соотношения трофических группировок в макрозоопланктоне диаметрально противоположны: если в Охотском море по биомассе доминирует нехищный зоопланктон (70 % от общей биомассы), то в Беринговом море преобладают планктонные хищники (60 %).

Среднемноголетняя биомасса «нехищного» зоопланктона в глубоководных районах Охотского моря оценивается в 373 мг/м³, что гораздо выше, чем в аналогичных районах Берингова моря (203 мг/м³).

Продукция основных таксонов, формирующих трофические группировки в глубоководных районах, представлена на рис. 8, на котором видно, что в глубоководных районах Охотского моря продукция основных групп макрозоопланктона (за исключением сагитт и желетелых) была выше, чем в аналогичных районах Берингова моря.

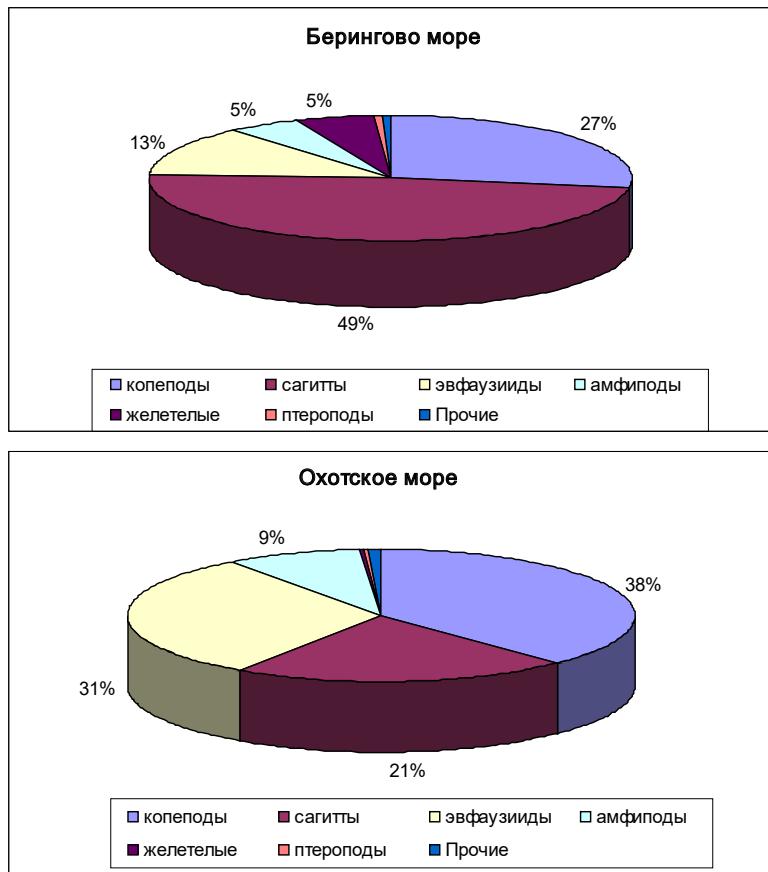


Рис. 7. Таксономическая структура макроопланктона по биомассе в глубоководных районах Охотского и Берингова морей

Fig. 7. Taxonomic structure by biomass for macrozooplankton in the deep-water areas of Okhotsk and Bering Seas

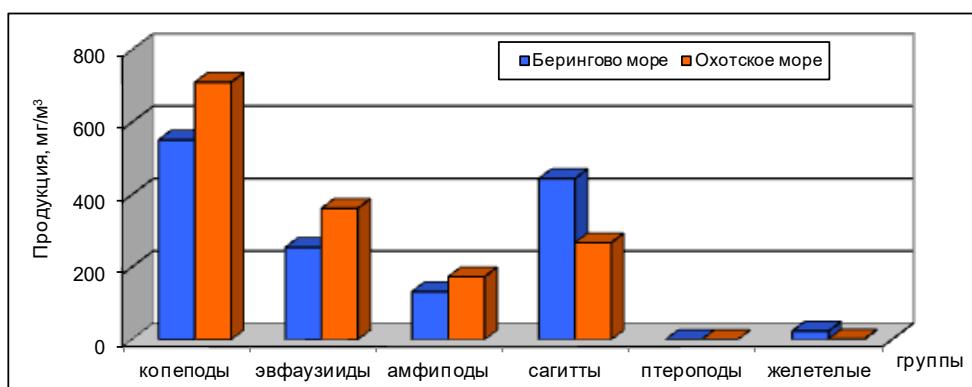


Рис. 8. Среднемноголетняя продукция основных групп макропланктона в глубоководных районах Охотского и Берингова морей, $\text{мг}/\text{м}^3$

Fig. 8. Average production of the main macroplankton groups in the deep-water areas of Okhotsk and Bering Seas, mg/m^3 per 90 days

Поскольку основу биомассы «нехищного» зоопланктона формируют эвфаузиевые и копеподы (до 98 %), именно эти группы слагают основу продукции данной трофической группировки. Роль же прочих групп весьма незначительна (от 2 % и ниже). От соотношения доминирующих в трофических группировках видов зависит величина

сезонного Р/В-коэффициента группировки зоопланктона и, соответственно, их продукция. Например, группировку «нехищный» зоопланктон в сравниваемых районах формируют такие виды, как *M. pacifica*, *N. plumchrus*, *E. bungii*, *T. longipes* и *T. raschii*. В Охотском море к числу названных выше видов добавляется еще и *M. okhotensis*. В целом удельная суточная продукция копепод в Охотском море варьирует в пределах 0,044–0,070, а у эвфаузиевых этот показатель существенно ниже (0,021–0,028).

В Беринговом море складывается совершенно иная ситуация: темпы продуцирования у эвфаузиид более значительны, чем у копепод. Эти показатели для эвфаузиид и копепод составляют соответственно 0,0368–0,0460 и 0,019–0,044. Таким образом, даже при почти идентичном видовом составе удельная суточная продукция видов, слагающих данный компонент планктонного сообщества, довольно сильно различается, что связано как со своеобразием таксономического состава, так и с влиянием климато-океанологических условий. Среднемноголетний показатель продукции «нехищного» зоопланктона в глубоководных районах Охотского и Берингова морей был оценен соответственно в 1076 и 807 мг/м³.

Что же касается хищного зоопланктона, то основа его продукции формируется почти исключительно *P. elegans* с суточной удельной продукцией 0,0206–0,0260. Тем не менее немаловажная роль в формировании продукции группировки принадлежит гипериидам (*T. pacifica*), удельная суточная продукция которых довольно высока и варьирует по районам от 0,0430 (Охотское море) до 0,0596 (Берингово море). Именно этот вид является излюбленной пищей лососей.

Среднемноголетний показатель продукции планктонных хищников в Беринговом и Охотском морях равен соответственно 602 и 361 мг/м³.

Полученные результаты дают возможность оценить эффективность функционирования сообществ зоопланктона в каждом из исследуемых районов. Этот показатель определяется величиной продукции сообщества зоопланктона с использованием следующего выражения:

$$Pz = P_2 + P_3 - A_3, \text{ или } Pz = P_2 + P_3 - P_3/K_{2,3},$$

где Pz — продукция сообщества; P_2 и P_3 — продукция соответственно нехищного и хищного зоопланктона; A_3 — ассимилированная хищным зоопланктоном часть рациона; $K_{2,3}$ — коэффициент эффективности второго порядка для хищного зоопланктона, величина которого в морских экосистемах оценивается в 0,3–0,4.

Чем ниже эффективность использования ассимилированной пищи хищниками, тем меньше будет и продукция сообщества. Но, хотя большая часть рациона хищного зоопланктона (в основном сагитт) состоит из нехищных планктеров, до 10 % рациона приходится на простейших и бактерий [Сорокин и др., 1995]. Если учесть этот факт, то, безусловно, продукция сообщества макропланктона будет несколько выше, но незначительно. Следует отметить, что она может быть даже отрицательной, но только либо для определенного сезона, либо при значительной гидродинамической активности в районе и, соответственно, привносе сообществ на высокой стадии сукцессии из других регионов [Виноградов, 1978]. В данном случае осредненные показатели продукции сообществ зоопланктона, полученные на основании анализа массива данных, неотрицательны, хотя в районах Берингова моря эта величина более чем в 10 раз ниже, чем в Охотском море, и оценивается в 77 мг/м³, тогда как в районах Охотского моря превышает 800 мг/м³. На основании проведенного анализа можно утверждать, что планктонные глубоководные сообщества Охотского моря в целом функционируют гораздо более эффективно с точки зрения кормовой обеспеченности планктоноядных рыб.

Однако в межгодовом плане все выглядит не так однозначно. В каждом из районов уровень продуцирования органического вещества компонентами сообщества из года в год довольно сильно варьирует (рис. 9, 10) и, соответственно, изменяется его общая продукция.

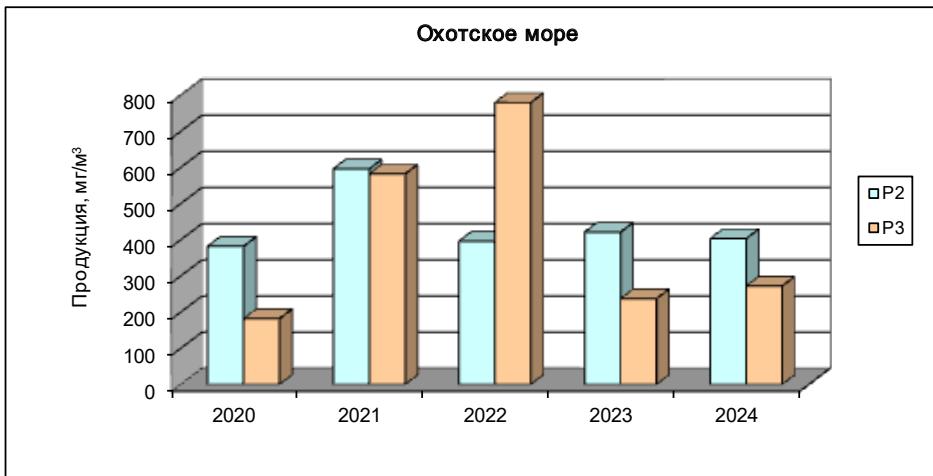


Рис. 9. Продукция трофических группировок в глубоководных районах Охотского моря: P2 — «нехищный» зоопланктон; P3 — «хищный»

Fig. 9. Production of non-predatory (P2) and predatory (P3) zooplankton in the deep-water areas of Okhotsk Sea

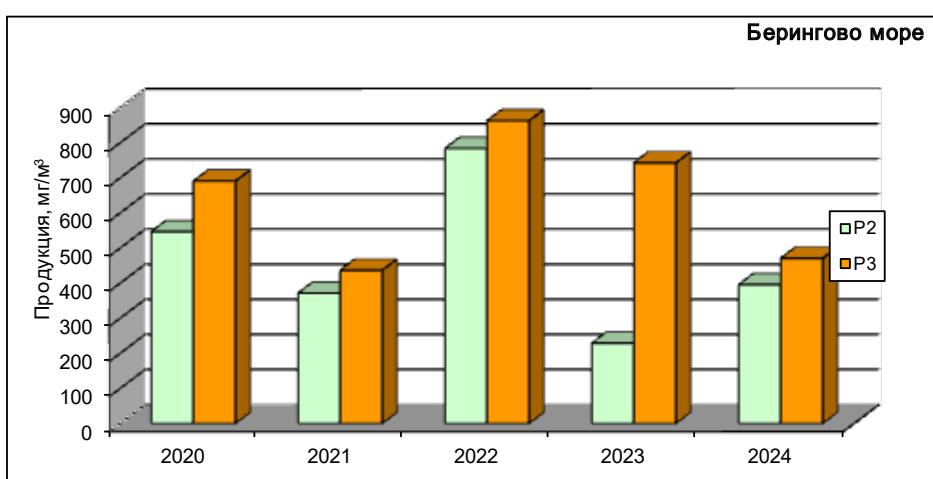


Рис. 10. Продукция трофических группировок в глубоководных районах Берингова моря. Обозначения как на рис. 9

Fig. 10. Production of non-predatory (P2) and predatory (P3) zooplankton in the deep-water areas of Bering Sea

Значительная величина продукции хищных зоопланктеров в глубоководных районах (рис. 9, 10) свидетельствует о привносе из других акваторий более зрелых планктонных сообществ на высокой стадии сукцессии. Все это, в свою очередь, отражается на величине общей продукции сообщества (рис. 11), которая во всех рассматриваемых районах отрицательна. Основополагающей фоновой причиной многолетней динамики в планктоне глубоководных районов является интенсивность течений в кольце Северо-Тихоокеанского круговорота [Шунтов 2010]. Однако нельзя не учитывать и провинциальных особенностей в динамике биомасс макропланктона.

Привлекает внимание значительная продукция планктонных хищников в обоих районах в 2022 г. Особенно в этом плане выделяется Охотское море, где до 50 % продукции этой трофической группировки формируется амфиоподами. В Беринговом море более 80 % продукции хищных планктонеров составляют сагитты. Как указывалось выше, планктонным сообществам рассматриваемых районов присуща одна общая черта —

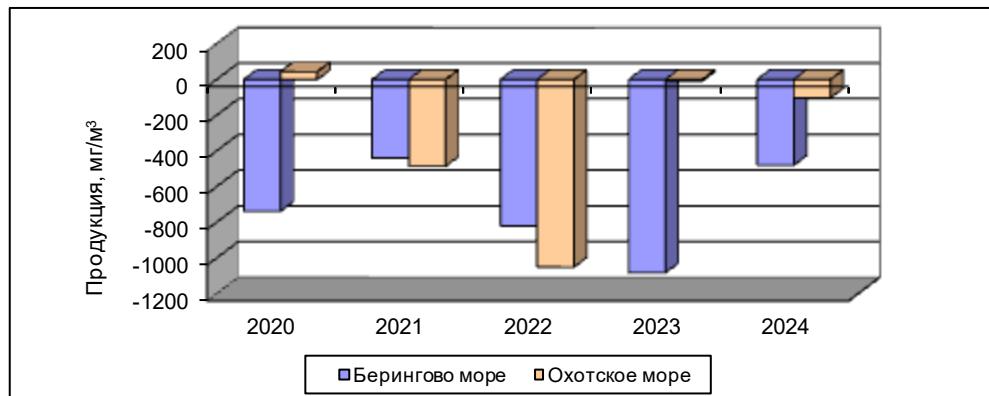


Рис. 11. Динамика общей продукции сообществ зоопланктона в глубоководных районах Охотского и Берингова морей (2020–2024 гг.)

Fig. 11. Dynamics of the total production for zooplankton communities in the deep-water areas of Okhotsk and Bering Seas (2020–2024)

постоянный привнос зоопланктона с других акваторий. За счет этого напряженные трофические отношения в сообществах могут сглаживаться. Однако есть и другая особенность такого привноса: сообщества, приносимые в глубоководные районы за счет дрейфа, перемещаясь в пространстве, развиваются во времени и находятся на более поздних стадиях сезонной сукцессии, характеризующейся значительной долей планктонных хищников. Этот факт также имеет значение, так как в питании лососей представители хищного зоопланктона (особенно амфиоподы) играют важную роль [Волков, 2024].

Все указанные выше структурные и функциональные особенности планктонных сообществ глубоководных районов, без сомнения, повлияли на состояние кормовой базы и особенности питания лососей в исследованных районах Берингова и Охотского морей.

Таким образом, проведенный анализ планктонных сообществ Охотского и Берингова морей выявил ряд существенных различий и некоторые черты сходства между этими акваториями. Охотское море характеризуется более высокой общей биомассой планктона по сравнению с Беринговым морем. Пространственное распределение планктона в обоих морях демонстрирует зависимость от глубины, однако характер этой зависимости различается как для разных групп планктона, так и между морями. Наиболее заметны различия в распределении копепод. Сезонная динамика имеет свои особенности в каждом море. В Охотском море наблюдается общая тенденция к снижению биомассы большинства групп планктона от лета к зиме, тогда как в Беринговом море этот тренд не столь однодirectional. Статистический анализ выявил значимые различия между двумя глубоководными районами в Охотском море, что указывает на большую пространственную неоднородность планктонного сообщества в этой акватории по сравнению с Беринговым морем.

Следует отметить, что выявленные тенденции характерны для осеннего планктона и далее интерпретируются в контексте оценки кормовой обеспеченности молоди горбушки и кеты.

Структура питания кеты и горбушки в глубоководных районах Охотского и Берингова морей. Анализ рационов кеты различных размерных групп и молоди горбушки в глубоководных районах Охотского и Берингова морей выполнен с применением метода nMDS (рис. 12, 13). Каждая точка на диаграммах отражает отдельную пробу, эллипсы обозначают кластеры с близким составом пищи. Красные векторы указывают направление и степень влияния основных трофических компонентов (‰), синие изолинии — корреляцию с индексом наполнения желудков (ИНЖ, ‰).

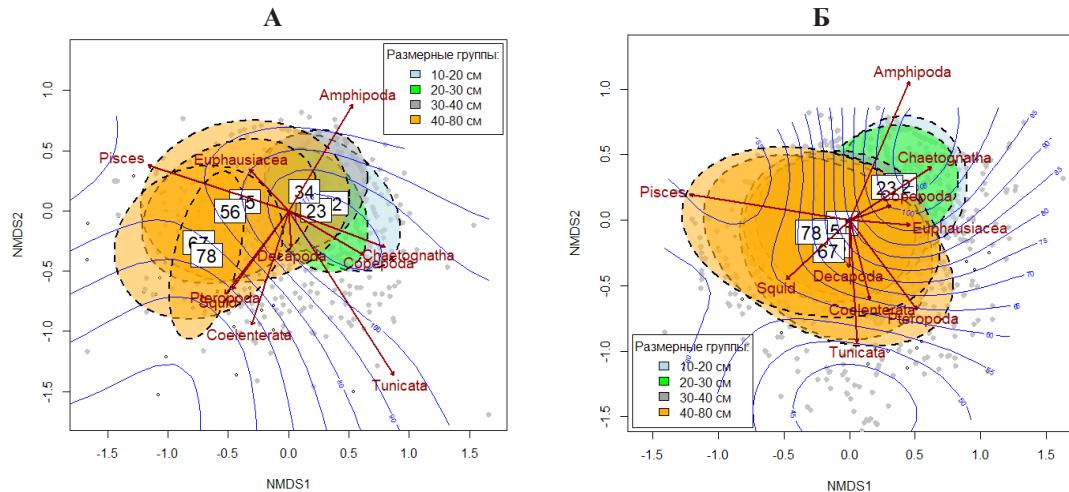


Рис. 12. Ординационная диаграмма рационов разноразмерных групп кеты в глубоководной части Охотского (А) и Берингова морей (Б) (метод nMDS-анализа)

Fig. 12. Ordination diagram of nMDS analysis for the diet of chum salmon in the deep waters of Okhotsk (A) and Bering (B) Seas, by size groups

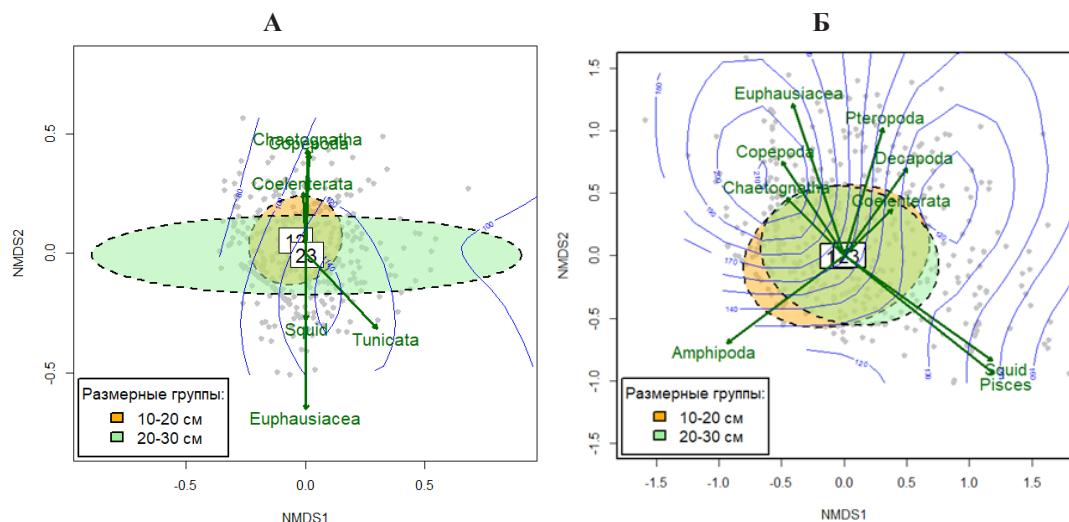


Рис. 13. Ординационная диаграмма рациона молоди горбуши (10–30 см) в глубоководной части Охотского (А) и Берингова морей (Б) (метод nMDS-анализа)

Fig. 13. Ordination diagram of nMDS analysis for the diet of juvenile pink salmon (10–30 cm length) in the deep waters of Okhotsk (A) and Bering (B) Seas

На рис. 12 представлена структура рациона кеты в Охотском и Беринговом морях. В обоих регионах доминируют амфиоподы, копеподы и сагитты. Однако интенсивность питания различается: в Охотском море средний ИНЖ составляет 90,1 %оо, в Беринговом — 71,0 %оо. С увеличением глубины в рационе появляются кальмары, кишечнополостные, аппендикулярии, птероподы и декаподы.

На рис. 13 отражены особенности питания молоди горбуши (10–30 см). В Охотском море (рис. 13, А) основными кормовыми объектами служат амфиоподы, эвфаузииды и копеподы, средний ИНЖ составляет 118,3 %оо. У особей 10–20 см в составе рациона также присутствуют сагитты. У горбуши длиной 20–30 см интенсивность питания снижается почти вдвое. В Беринговом море (рис. 13, Б) наблюдается более высокая степень наполнения желудка (154,7 %оо); в рационе доминируют эвфаузииды, птероподы, копеподы и мальки рыб. Снижение ИНЖ у горбуши 20–30 см не зафиксировано.

Таким образом, состав пищи кеты в обоих морях во многом сходен, но интенсивность питания у молоди лососей выше именно в Охотском море. Наиболее высокие значения ИНЖ характерны для особей длиной до 40 см. Влияние глубины проявляется в росте трофического разнообразия в пище с увеличением доли крупных планктонных объектов.

Для горбуши установлены следующие межрегиональные различия: в Беринговом море пищевой спектр шире, а интенсивность питания выше, чем в Охотском. В Охотском море основу рациона формировали амфиоподы, эвфаузииды и копеподы. В Беринговом море состав пищи был разнообразнее и включал в себя амфиопод, эвфаузиид, копепод, птеропод и мальков рыб. В целом все это указывает на различия в трофических условиях нагула и адаптациях к ним.

И хотя в большинстве случаев в последние годы продукция сообществ зоопланктона в рассматриваемых районах была либо весьма незначительна (2020 г.), либо отрицательна (2022 г.), молодь лососей обитает в этих районах в большом количестве до середины зимы в связи с тем, что существенный пресс лососей в районах приходится именно на хищный зоопланктон, в частности амфиопод, обладающих высоким производственным потенциалом. И насыщение среды этим ресурсом таково, что даже его использование другими представителями нектонна не сильно снижает продукцию группы из-за высокой гидродинамической активности региона и, соответственно, постоянного привноса зоопланктона извне. Ранее это было показано для Охотского моря [Дулепова, Напазаков, 2024], где в 2020 г. уровень использования таких групп, как амфиоподы, эвфаузиевые и копеподы, варьировал в пределах 0,5–8,0 % от их сезонной продукции при биомассе лососей 231 тыс. т. В 2022 г. эти показатели изменились в диапазоне 0,2–1,7 % при значительно большей биомассе лососей (307 тыс. т).

Заключение

Результаты многолетнего исследования показали, что глубоководным районам Охотского и Берингова морей присущи ярко выраженные различия как в структурной, так и в функциональной организации зоопланктонных сообществ, что оказывает влияние на питание нагуливающихся там лососей. В Охотском море зоопланктон представлен более высокой общей биомассой и продукцией, а также преобладанием «нехищного» компонента, что создает стабильную кормовую базу для планктоноядных рыб. В Беринговом море наблюдается иная структура трофических звеньев — с доминированием хищного зоопланктона за счет значительного внешнего привноса планктонных сообществ на более высокой стадии сукцессии.

Питание кеты и горбуши в этих районах отражает специфику локальных экосистем: в Охотском море отмечены самые высокие значения ИНЖ и преобладание амфиопод, эвфаузиид и копепод в составе пищи, в то время как в Беринговом море рационы более разнообразны, включают молодь рыб, кальмаров и характеризуются большей интенсивностью питания у горбуши. Для обоих морей выявлена корреляция расширения пищевого спектра, особенно у кеты, с глубиной, а также показана значимость амфиопод как ключевого трофического ресурса.

Несмотря на локально низкие значения производственного потенциала в отдельные годы и даже отрицательные величины продукции сообществ, тихоокеанские лососи продолжают активно использовать рассматриваемые районы в качестве нагульных. Это связано с высокой гидродинамической активностью районов, обеспечивающей регулярный приток зоопланктона, и способностью компонентов планктона поддерживать высокий уровень продуцирования даже при значительном трофическом давлении со стороны нектонна.

Таким образом, глубоководные районы Охотского и Берингова морей, несмотря на различия в структуре планктонных сообществ и производственных характеристиках, остаются и на предвидимое будущее будут оставаться ключевыми зонами нагула

тихоокеанских лососей. Для объективной оценки кормовых условий этих районов необходимо учитывать не только состав и трофическую структуру сообществ, но и их продукционный потенциал, включая влияние межгодовой и пространственной изменчивости.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность научным сотрудникам ТИНРО, принимавшим участие в сборе и обработке гидробиологической и другой информации, которая использована в настоящей статье.

The authors are deeply grateful to their colleagues of TINRO who collected and processed a number of zooplankton and stomach samples, which data are analyzed in the study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Авторы в равной мере принимали участие в подготовке и написании работы.

Both authors were equally involved in the data collection, processing and analysis, in the results discussion, and in writing and illustrating the text.

Список литературы

Виноградов М.Е. Оценка некоторых функциональных характеристик сообществ океанской пелагиали и их изменчивости // Элементы водных экосистем : сб. науч. тр. — М. : Наука, 1978. — С. 3–18.

Волченко И.В. Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоценологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем Востоке // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 27–42.

Волков А.Ф. Возможности и приемы при работе с базами данных ТИНРО «Зоопланктон северной части Тихого океана, Охотского, Берингова и Чукотского морей», «Трофология нектона» и «Морская биология» // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 239–261. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261.

Волков А.Ф. Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании нектона : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996. — 70 с.

Волков А.Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (поступательные инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.

Волков А.Ф. Трофологический календарь лососей Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 3. — С. 683–704. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-683-704. EDN: RCLUVF.

Грузевич А.К., Аржанова Н.В., Сапожников В.В. Мезомасштабные вихри над шельфом и материковым склоном и их влияние на формирование гидрохимической структуры Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 79–86.

Дарницкий В.Б., Булатов Н.В. Охотоморские вихри прикурильского района // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 36–39.

Дулепова Е.П. Кормовая база нектона глубоководных районов западной части Берингова моря: динамика, современное состояние и ее потребление тихоокеанскими лососями // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 399–414. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-399-414. EDN: IRPDRC.

Дулепова 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.

Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.

Дулепова Е.П., Напазаков В.В. Функциональные особенности и кормовая база лососей в глубоководных районах Охотского моря в осенний период // Рыбохозяйственный комплекс России: 300 лет российской академической науке : мат-лы 2-й Междунар. науч.-практ. конф. — М. : ВНИРО, 2024. — С. 131–138.

Зайка В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов : моногр. — Киев : Наук. думка, 1983. — 206 с.

Сорокин Ю.И., Мамаева Т.И., Сорокин П.Ю. К характеристики бактериопланктона в Беринговом море и в прилегающей северной части Тихого океана // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 280–286.

Черняевский В.И., Жигалов И.А., Матвеев В.И. Океанологические основы формирования зон высокой биологической продуктивности // Гидрометеорология и гидрохимия морей. Т. 9 : Охотское море; вып. 2 : Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продуктивности. — СПб. : Гидрометеоиздат, 1996. — С. 157–160.

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, 2016. — Ч. 1. — С. 218–222.

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.

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Дулепова Е.П. Некоторые черты биологии и производственные характеристики *Eucalanus bungii* в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 281–293.

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Дулепова Е.П. Некоторые черты биологии и производственные характеристики *Oithona similis* (Copepoda) в Охотском и западной части Берингова морей // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 231–243.

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

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

Khen G.V., Basyuk E.O., Vanin N.S., Matveev V.I. Hydrography and biological resources in the western Bering Sea // Deep-Sea Res. II. — 2013. — Vol. 94. — P. 106–120. DOI: 10.1016/j.dsr2.2013.03.034.

Shuntr V.P., Dulepova E.P., Radchenko V.I., Lapko V.V. New data about communities of plankton and nekton of the Far-Eastern seas in connection with climate-oceanological reorganization // Fish. Oceanogr. — 1996. — Vol. 5, № 1. — P. 38–44.

References

Vinogradov, M.E., Assessment of some characteristics of ocean pelagic communities and their variability, in *Sb. nauchn. tr. "Elementy vodnykh ekosistem"* (Collect. Sci. Works "Elements of aquatic ecosystems"), Moscow: Nauka, 1978, pp. 3–18.

Volvenko, I.V., Morphometric characteristic of standard biostatistical regions for biocenological researches of Russian fishing zone on Far East, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 27–42.

Volkov, A.F., Opportunities and techniques of using the databases of TINRO "Zooplankton of the north Pacific, Okhotsk, Bering, and Chukchi Seas", "Nekton trophology", and "Marine biology", *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 239–261. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261

Volkov, A.F., Zooplankton of the epipelagic zone of the Far Eastern seas: community composition, interannual dynamics, and importance in nekton nutrition, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1996.

Volkov, A.F., Technique of collecting and processing the samples of plankton and the samples on nekton feeding (step-by-step instructions), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 154, pp. 405–416.

Volkov, A.F., Trophological calendar of salmon in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 3, pp. 683–704. doi 10.26428/1606-9919-2024-204-683-704/ EDN: RCLUVF.

Gruzevich, A.K., Arzhanova, N.V., and Sapozhnikov, V.V., Mesoscale eddies over the shelf and continental slope and their influence on the formation of the hydrochemical structure of the Sea of Okhotsk, in *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Okhotskogo morya* (Complex Studies of the Sea of Okhotsk), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 79–86.

Darnitsky, V.B. and Bulatov, N.V., Okhotsk Sea eddies of the Kuril region, in *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Okhotskogo morya* (Complex Studies of the Sea of Okhotsk), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 36–39.

Dulepova, E.P., Food base of nekton in deep-sea areas of the western Bering Sea: dynamics, current state and its consumption by pacific salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 399–414, doi 10.26428/1606-9919-2024-204-399-414. EDN: IRPDRC.

Dulepova, E.P., Role of arrowworm *Sagitta elegans* (Chaetognatha) in plankton communities of the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 425–439. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-425-439

Dulepova, E.P., *Sravnitel'naya bioproduktivnost' makroekosistem dal'nevostochnykh morei* (Comparative Bioproduction of Macroecosystems in Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2002.

Dulepova, E.P. and Napazakov, V.V., Functional characteristics and food supply of salmon in deep-water areas of the Sea of Okhotsk in autumn, in *Mater. 2 Mezhdunar. nauchno-prakt. konf. "Rybokhozyastvennyy kompleks Rossii: 300 let rossiyskoy akademicheskoy nauke"* (Proc. 2nd Int. scientific-practical. conf. "Fishery complex of Russia: 300 years of Russian academic science"), Moscow: VNIRO, 2024, pp. 131–138.

Zaika, V.E., *Sravnitel'naya produktivnost' gidrobiontov* (Comparative Productivity of Aquatic Organisms), Kiev: Naukova Dumka, 1983.

Sorokin, Yu.I., Mamaeva, T.I., and Sorokin, P.Yu., On the characterization of bacterioplankton in the Bering Sea and in the adjacent northern part of the Pacific Ocean, in *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Beringova morya* (Complex Studies of Ecosystem of the Bering Sea), Moscow: VNIRO, 1995, pp. 280–286.

Chernyavsky, V.I., Zhigalov, I.A., and Matveev, V.I., Oceanological foundations for the formation of zones of high biological productivity, in *Gidrometeorologiya i hidrokhimiya morei. T. 9: Okhotskoye more* (Hydrometeorology and Hydrochemistry of Seas, vol. 9: Sea of Okhotsk), St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1996, issue 2, pp. 157–160.

Shebanova, M.A., Somatic production and life cycles of the Parasagitta elegans sagitta in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea, in *Mater. 4 mezhdunar. nauchno-tech. conf. "Aktual'nye problemy osvoeniya biologicheskikh resursov Mirovogo okeana"* (Proc. 4th Int. Sci. Tech. Conf. "The Actual Problems of Development of Biological Resources of the World Ocean"), Vladivostok: Dal'rybvtuz, 2016, part 1, pp. 218–222.

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Gorbatenko, K.M., Life cycles and somatic production of hyperiids in the Okhotsk and Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 155–176. doi 10.26428/1606-9919-2014-176-155-176

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Dulepova, E.P., Some features of *Eucalanus bungii* biology and its production characteristics in the Okhotsk and Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 162, pp. 281–293.

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Dulepova, E.P., Some biological features and productive characteristics of *Oithona similis* (Copepoda) in the Sea of Okhotsk and western Bering Sea, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2011, vol. 37, no. 7, pp. 594–603. doi 10.1134/S1063074011070066

Shuntov, V.P., Some results of the ecosystem study of biological resources in the Far Eastern seas in connection with the objectives of further studies, *Bull. N 5 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. no. 5 of Realization of the "Con-

cept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon”), Vladivostok: Tikhookean. Nauchno-Issled. Rybokhoz. Tsentr, 2010, pp. 186–195.

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

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., *Tikhookeanskie lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1.

Khen, G.V., Basyuk, E.O., Vanin, N.S., and Matveev, V.I., Hydrography and biological resources in the western Bering Sea, *Deep-Sea Res., Part II*, 2013, vol. 94, pp. 106–120. doi 10.1016/j.dsr2.2013.03.034

Shuntov, V.P., Dulepova, E.P., Radchenko, V.I., and Lapko, V.V., New data about communities of plankton and nekton of the Far-Eastern seas in connection with climate-oceanological reorganization, *Fish. Oceanogr.*, 1996, vol. 5, no. 1, pp. 38–44.

R Core Team, R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021.

Oksanen, J.O., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D.R., Minchin, P., O'Hara, R., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H., Szoecs, E., and Wagner, H., *Vegan: Community Ecology Package. R package Version 2.5-7*. URL <https://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan>. 2020. Cited September, 30, 2025.

Wickham, H., *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*, New York, 2016, 2nd ed.

Herve, M., *Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie. Construire son étude et analyser les résultats à l'aide du logiciel R. Version finale*. <http://cran.r-project.org/doc/contrib/Herve-Aide-memoire-statistique.pdf>. Cited September, 30, 2025.

Поступила в редакцию 29.09.2025 г.

После доработки 18.11.2025 г.

Принята к публикации 3.12.2025 г.

The article was submitted 29.09.2025; approved after reviewing 18.11.2025; accepted for publication 3.12.2025