Известия ТИНРО

2017 **Том 188**

УДК 574.584(265.5)

С.В. Найденко, А.А. Хоружий*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

ТРОФОДИНАМИКА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ЭПИПЕЛАГИАЛИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА В ЛЕТНИЙ И ЗИМНИЙ ПЕРИОДЫ

На основе данных, собранных в экспедициях ТИНРО-центра в тихоокеанских водах Курильских островов и восточной Камчатки летом 2004–2016 гг. и в зоне Субарктического фронта в зимний и ранневесенний периоды 2009–2011 гг., проанализированы трофические отношения нектона и планктона с учетом пространственной, сезонной и межгодовой динамики нектонных сообществ. В тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки не только отмечалась межгодовая изменчивость состава нектонного сообщества, но и в течение одного (в частности летнего) сезона в пределах обследованной акватории (и в разных ее участках) происходила постоянная смена в составе и обилии консументов верхних трофических уровней. Наиболее значительные изменения наблюдали в связи с высокой численностью субтропических мигрантов, особенно в 2014–2016 гг. Соответственно в пищевые цепи вовлекались новые элементы, при этом изменялись величина и пути переноса вещества на верхние трофические уровни: в первую очередь копепод, а во вторую — эвфаузиид, амфипод и мелкоразмерного нектона. Существенных межгодовых изменений в распределении потоков вещества в районе зимних исследований отмечено не было. Приведенные оценки суточного и сезонного транспорта вещества с нижних на верхние трофические уровни, а также степени использования кормовых зоопланктонных ресурсов указывают на то, что при учтенной в 2000-х гг. биомассе нектона превышения допустимой нагрузки на запасы кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали районов исследований не произошло.

Ключевые слова: СЗТО, Субарктический фронт, верхняя эпипелагиаль, планктон, нектон, трофические отношения, трофическая сеть, пищевая обеспеченность, потоки вещества.

Naydenko S.V., Khoruzhiy A.A. Trophodynamics of nekton communities in the epipelagic layer of the North-West Pacific in summer and winter seasons // Izv. TINRO. — 2017. — Vol. 188. — P. 181–203.

Trophic links between nekton and plankton are analyzed using the data collected in trawl surveys conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in the Pacific waters at Kuril Islands and East Kamchatka in June-July of 2004–2016 and in the central and western parts of the Subarctic Front zone and adjacent subarctic waters in February-April of 2009–2011. Spatial, seasonal and interannual dynamics of nekton communities are detected, as well as changes in their composition and abundance. The most significant changes were caused by mass migrations of subtropical species, as in summer of 2014–2016. In these cases, new components were

* *Найденко Светлана Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: naydenko@tinro.ru; Хоружий Алексей Александрович, научный сотрудник, e-mail: alex.khoruzhiy@gmail.com.*

Naydenko Svetlana V., Ph.D., leading researcher, e-mail: naydenko@tinro.ru; Khoruzhiy Alexey A., researcher, e-mail: alex.khoruzhiy@gmail.com.

involved in the food web and energy flows between the low and upper trophic levels were changed, in the first place concerning to copepods, then to euphausiids, amphipods, and small-sized nekton prey. There were no such significant interannual changes in the energy flows in winter. The estimates of daily and seasonal energy flows between low and upper trophic levels, as well as the consumption rate of forage resources indicate no excess of allowable grazing pressure upon forage resources in the upper pelagic layer of the surveyed areas.

Key words: North-West Pacific, Pacific waters at Kuril Islands, epipelagic layer, plankton, nekton, trophic link, food web, feeding, energy flow.

Введение

В пелагических сообществах между планктонными и нектонными организмами складываются многочисленные трофические связи, которые формируют систему трофических уровней, описываемую законами трофодинамики. Одним из них является закономерность перераспределения вещества и энергии по трофическим уровням в зависимости от состава и количественного соотношения элементов трофической сети. Изучение структурных характеристик трофической сети и происходящих в ней изменений является важным аспектом исследований, необходимых для понимания особенностей функционирования пелагических сообществ, мониторинга состояния и рационального использования их ресурсов. Однако работ по этой тематике, касающихся северо-западной части Тихого океана (далее по тексту СЗТО), опубликовано немного (Иванов О.А., 1998; Беляев, 2000, 2003; Найденко, 2002; Иванов А.Н., 2005; Чучукало, 2006), причем все они базируются главным образом на материалах, собранных в экспедициях ТИНРО-центра во второй половине 1980-х и первой половине 1990-х гг. В 2000-е гг. летом в тихоокеанских водах Курильских островов и восточной Камчатки и в зимне-весенний период в зоне Субарктического фронта (далее по тексту САФ) были собраны обширные гидробиологические, ихтиологические и трофологические материалы, которые позволяют оценить трофическую структуру в разных участках СЗТО в разные сезоны и периоды лет. Некоторые результаты этих исследований, в частности о состоянии кормовой базы и пищевой обеспеченности нектона, уже были опубликованы (Шунтов, 2001, 2016; Шунтов, Темных, 2008; Кузнецова, 2010; Кузнецова, Ефимкин, 2010; Шунтов и др., 2010а, б; Кузнецова и др., 2011а, б; Найденко, Кузнецова, 2011; Найденко и др., 2012; Найденко, Хоружий, 2013, 2014; Заволокин и др., 2014а, б), но многие вопросы, касающиеся трофической структуры сообществ этого района, до сих пор остаются неизученными.

Целью настоящей работы был анализ пространственной, сезонной и межгодовой динамики структурных характеристик трофической сети нектонных сообществ верхней эпипелагиали СЗТО.

Материалы и методы

Материалом для статьи послужили данные, собранные в комплексных экспедициях ТИНРО-центра в СЗТО в летний и зимний периоды. Район летних исследований включал акваторию тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки (далее по тексту КВК) между 40 и 56° с.ш. В этом районе было проведено 12 комплексных экспедиций в период с 2004 по 2016 г. Исследования проводили в одни и те же сроки, в июне — начале июля, но в 2015–2016 гг. в связи с поиском и оконтуриванием скоплений японской скумбрии *Scomber japonicus* и дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* были проведены дополнительные исследования в июле-августе. Район зимних исследований включал акваторию между 37 и 50° с.ш., куда входили западная часть (между 152 и 172° в.д.) зоны САФ с прилегающими к ней субарктическими водами и центральная часть (между 174° в.д. и 170° з.д.) зоны с прилегающими к ней приалеутскими водами (рис. 1). В этом районе исследования в центральной части САФ были проведены в феврале-марте 2009 г,. а в западной — в феврале — начале апреля 2009–2011 гг.

Осреднение полученной информации для летнего периода проводили отдельно по 7 биостатистическим районам, выделенным в пределах тихоокеанских вод КВК и

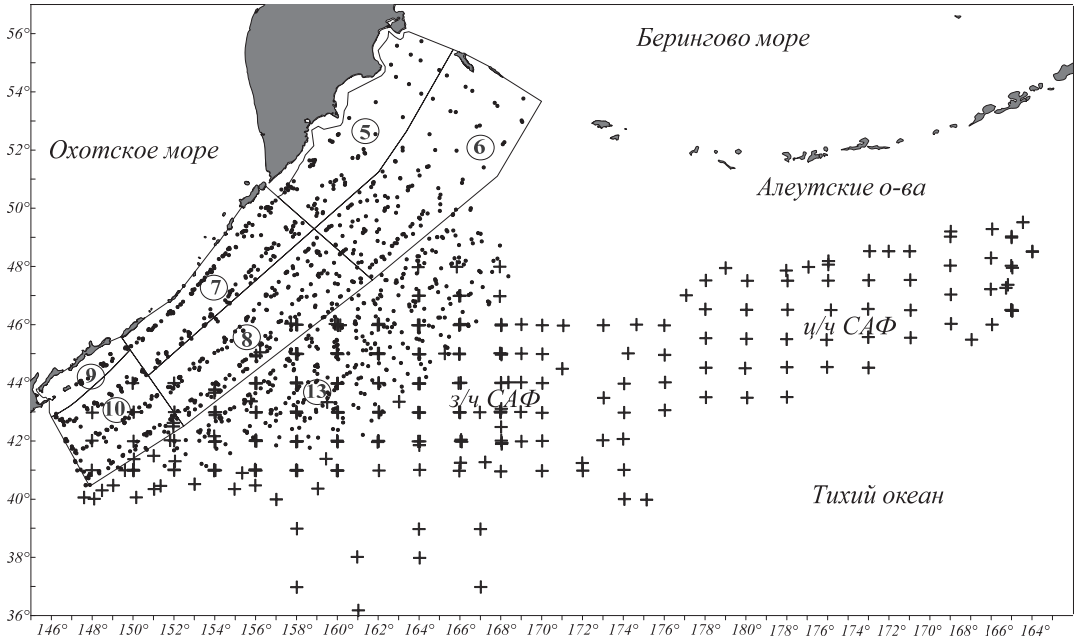

Рис. 1. Схема района работ в тихоокеанских водах Курильских островов и восточной Камчатки в июне-июле 2004–2016 гг. и в центральной и западной частях зоны САФ (включая сопредельные воды) в феврале-апреле 2009–2011 гг. В *кружочках* — номера биостатистических районов; *з/ч САФ* — западная часть зоны Субарктического фронта; *ц/ч САФ* — центральная часть зоны Субарктического фронта. *Точки* — траления в летний период; *крестики* — траления в зимний период. Нанесены границы биостатистических районов

Fig. 1. Scheme of surveys in the Pacific waters at Kuril Islands and East Kamchatka in summer of 2004–2016 and in the central and western parts of the Subarctic Front zone and adjacent subarctic waters in winter of 2009–2011. Legend: *in the circles* — number of biostatistical areas; *з/ч САФ* — western part of the Subarctic Front zone; *ц/ч САФ* — central part of the Subarctic Front zone; *points* — trawls in summer; *crosses* — trawls in winter; *lines* — boundaries of biostatistical areas

также для всей акватории в целом (Шунтов и др., 1986, 1988; Нектон…, 2005; Макрофауна…, 2011), а для зимнего — отдельно для центральной и западной частей зоны САФ.

Траления выполнялись на однотипных НИС «ТИНРО» и «Профессор Кагановский» разноглубинными тралами 80/376, 80/396 м с мелкоячейной вставкой в кутце. Скорость тралений в среднем составила 4,6 уз при средней площади облова трала за 1 час 0,417 км^2. Вертикальное раскрытие трала в среднем составляло 33,1 м, горизонтальное — 48,5 м.

Численность и биомассу видов нектона рассчитывали по стандартной методике, принятой в практике аналогичных экосистемных съемок (Аксютина, 1968; Волвенко, 1998; Нектон…, 2005; Макрофауна…, 2011).

Биомассы всех мезопелагических видов, совершающих вертикальные миграции в ночное время суток (в частности все миктофиды и некоторые кальмары), были пересчитаны только по ночным тралениям.

Все таблицы, графики и рисунки, использованные в работе, были построены по материалам нектонной базы данных ТИНРО-центра. Видовые названия рыб проверялись и уточнялись в соответствии с классификацией, принятой по Эшмайеру с учетом последних on-line обновлений (Eschmeyer W.N. (ed). Genera, species, references (http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp). Electronic version accessed 2016), список кальмаров уточнялся по К.Н. Несису (1982).

Гидробиологические исследования проводили параллельно с океанографическими и нектонными по стандартной методике, принятой в ТИНРО-центре (Волков, 1996, 2008). Сбор и обработку проб планктона осуществляли непосредственно в рейсах сотрудники лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра.

Для анализа структурных изменений, происходящих в планктонном сообществе, представителей зоопланктона с некоторой условностью отнесли к трем трофическим группировкам: «преимущественно фитофаги», «преимущественно зоофаги» и «эврифаги». Трофическую принадлежность планктеров устанавливали на основании обширных литературных сведений о составе пищевых рационов и данных о морфологии и специализации ротового аппарата животных (Беклемишев, 1954; Камшилов, 1955; Гейнрих, 1963; Миронов, 1967; Арашкевич, 1969, 1978; Вышкварцева, 1977; Грезе, 1977; Петипа, 1981; Косихина, 1982; Слабинский, 1982; Сорокин, 1985; Раймонт, 1988; Пономарева, 1990; Gilmer, Harbison, 1991; Gibbons, 1992; Shin-ichi, Takashi, 1993; Shin-ichi, Yasuhisa, 1994; Kotori et al., 1995; Pakhomov, Perissinotto, 1996; Nakamura, Turner, 1997; Долганова, 2001).

Сбор и первичная обработка материалов по питанию рыб выполнены по стандартным методикам, принятым в ТИНРО-центре (Руководство…, 1986; Чучукало, 2006; Волков, 2008). Сбор и обработку проб на питание также проводили непосредственно в рейсах сотрудники лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра.

Для оценки пищевой обеспеченности были использованы:

— *показатель З/Н*, рассчитанный как отношение запаса зоопланктона (т/м^2) в верхнем слое эпипелагиали к биомассе нектона (т/м^2) в этом же слое, показывающий, сколько единиц потенциальных планктонных ресурсов приходится на единицу нектона;

— *коэффициент использования кормовой базы*, рассчитанный как отношение рациона нектона (суточного или сезонного) к биомассе кормовых организмов (без учета продукции).

Потребление кормовых ресурсов (как общих, так и отдельных кормовых групп) рыбами и кальмарами (за сутки или сезон) рассчитывали по следующей формуле:

$$B = b \cdot R \cdot n,$$

где B — потребляемая биомасса, т; b — средняя биомасса нектонных видов за определенный период, т; R — суточный рацион, %; n — количество суток.

Поскольку потребленная гидробионтом пища представляет собой вещество (в форме химических элементов и их соединений) и энергию (в виде химических связей органических соединений), то под потоком вещества и энергии понимали количество пищи, идущей по цепям питания от одного трофического уровня к другому (более высокому).

Трофические уровни (*TL* — trophic level) планктонных и нектонных видов рассчитывались в программе TrophLab (ver. of June 2000) по формуле:

$$TL = 1 + \textit{среднее значение TL пищевых компонентов},$$

где среднее значение *TL* пищевых компонентов рассчитывалось по вкладу каждого из пищевых компонентов, что может быть выражено формулой

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

где DC_{ij} — доля жертвы (j) в пище потребителя (i); TL_j — средний трофический уровень каждой жертвы j; G — число пищевых компонентов в пище i (Gascuel and Pauly, 2009).

При построении схем трофических сетей использовался графический редактор (свободного доступа) для визуализации данных Gephi 0.8.2. В данных схемах трофические связи рассчитаны только между планктоном и нектоном. Под количественно рассчитанными парными связями между функциональными элементами трофической сети по типу «пищевой ресурс → потребитель» принимали количество кормового объекта, потребленного одним видом нектона.

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

Результаты и их обсуждение

Основные элементы трофической структуры

Основные элементы трофической структуры пелагических сообществ — продуценты (фитопланктон) и консументы различных порядков и трофических группировок (зоопланктон и нектон).

Летом в тихоокеанских (прибрежных и открытых) водах Курильских островов и восточной Камчатки наиболее важными продуцентами органического вещества, формирующими 1-й трофический уровень, из крупноразмерного (сетного) фитопланктона становятся виды родов Coscinodiscus, Thalassiotrix, Thalassiosira, Ceratium, Chatoceros, Rhizosolenia и Nitzschia. Биомасса сетного фитопланктона в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали изменялась в разные годы от 171 до 937 мг/м^3, а в слое 0–200 м — от 28 до 247 мг/м^3. Зимой в центральной и западной частях зоны САФ биомасса фитопланктона была низкой, составляя в слое пелагиали 0–50 м в разные годы 23–42 мг/м^3 и в слое 0–200 м — 19–29 мг/м^3. Встречались в основном виды родов Coscinodiscus, Thalassiotrix, Chaetoceros, в меньшей степени виды рода Ceratium и единично рода Rhizosolenia. В целом зимний период характеризуется невысокой биомассой и продуктивностью сетного фитопланктона и незначительным видовым его разнообразием.

Основу биомассы 2-го трофического уровня (растительноядные организмы, консументы I порядка) формируют главным образом растительноядные виды зоопланктона. Летом биомасса трофической группировки «преимущественно фитофаги» в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали в разные годы составляла 492–1560 мг/м^3 и в слое эпипелагиали 0–200 м — 202–840 мг/м^3 (рис. 2). Доминирующими видами растительноядного планктона были копеподы *Neocalanus plumchrus, N. cristatus* и *Eucalanus bungii,* доля которых в верхнем слое эпипелагиали часто достигала 98 % общей биомассы фитофагов. При этом наиболее часто повышенную биомассу этой группировки во всех биостатистических районах отмечали в четные годы, особенно высокой она была в 2008 и 2016 гг. (рис. 3).

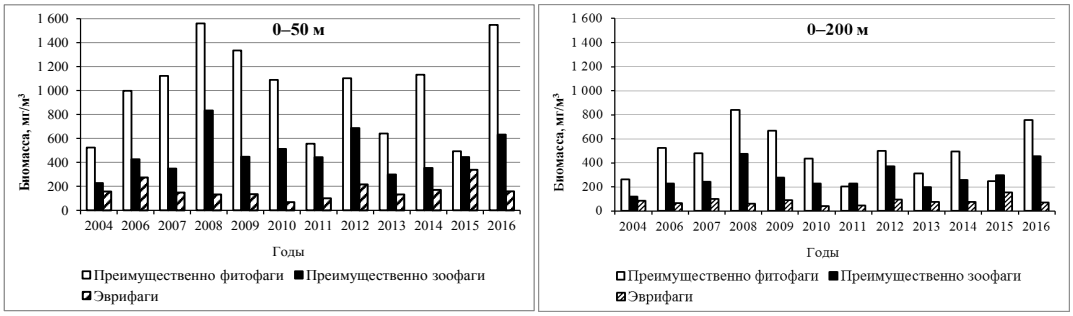

Рис. 2. Межгодовая динамика биомассы трофических группировок планктона в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки летом 2004–2016 гг.

Fig. 2. Interannual dynamics of plankton trophic groups biomass in the upper epipelagic layer of the Pacific waters at Kuril Islands and East Kamchatka in summer of 2004–2016

Зимой в зоне САФ биомасса фитофагов составляла в западной части 215–576 мг/м^3 в слое 0–50 м и 103–478 мг/м^3 в слое 0–200 м, а в центральной — соответственно 554 и 104 мг/м^3 (рис. 4) и в целом была ниже, чем в районе летних исследований.

Трофический уровень 3 (плотоядные организмы, консументы II порядка, или хищники I порядка) слагали главным образом зоопланктонные виды, условно отнесенные к двум трофическим группировкам: «преимущественно зоофаги» и «эврифаги». Основу трофической группировки «преимущественно зоофаги» составляли щетинкочелюстные (*Sagitta elegans*) и в меньшей степени хищные копеподы (*Oithona similis* и *Pareuchaeta japonica*), гипериды (*Themisto pacifica*) и желетелые (в основном *Aglantha digitale*). Биомасса зоофагов в районе летних исследований в разные годы изменялась от 227 до 834 мг/м^3 в слое 0–50 м и от 120 до 476 мг/м^3 в слое 0–200 м (см. рис. 2, 3). Наибольшую

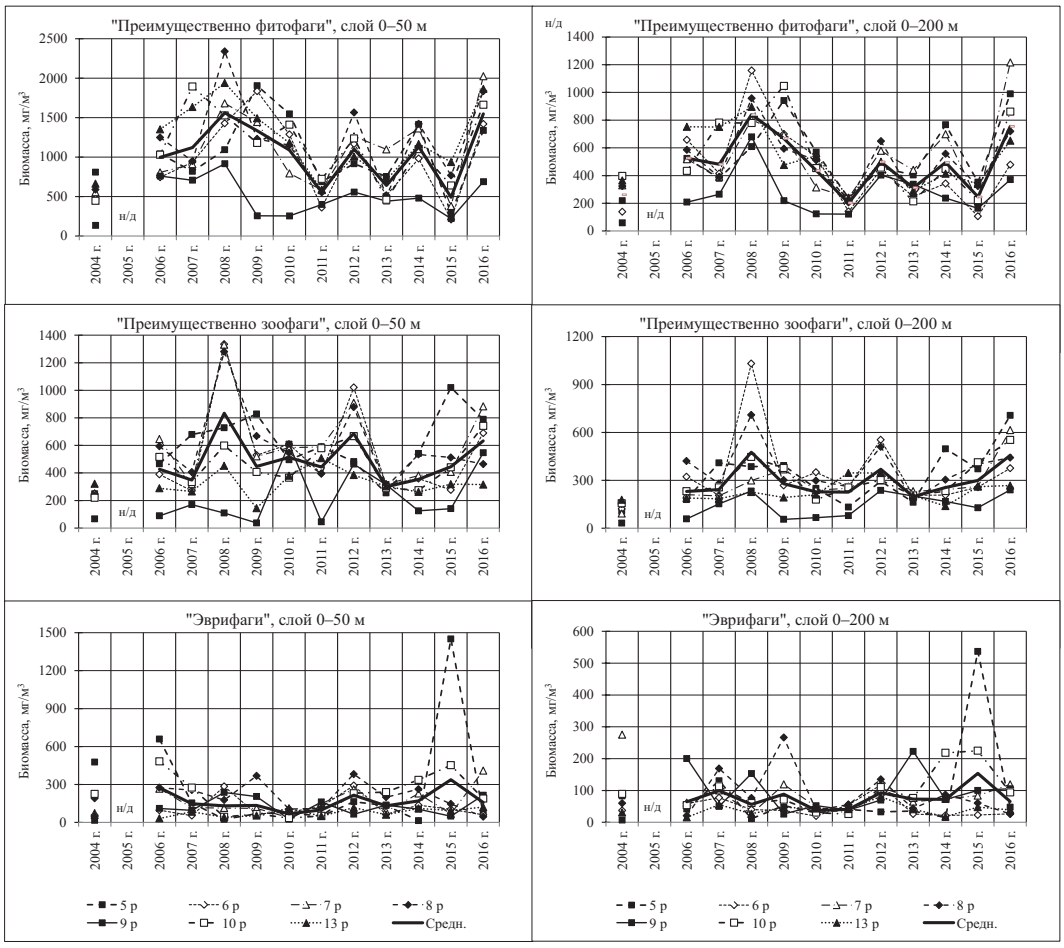

Рис. 3. Межгодовая динамика биомассы трофических группировок планктона в верхней эпипелагиали разных биостатистических районов тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки в летний период в 2004–2016 гг.

Fig. 3. Interannual dynamics of plankton trophic groups biomass in the upper epipelagic layer of the Pacific waters at Kuril Islands and East Kamchatka in summer of 2004–2016, by biostatistical areas

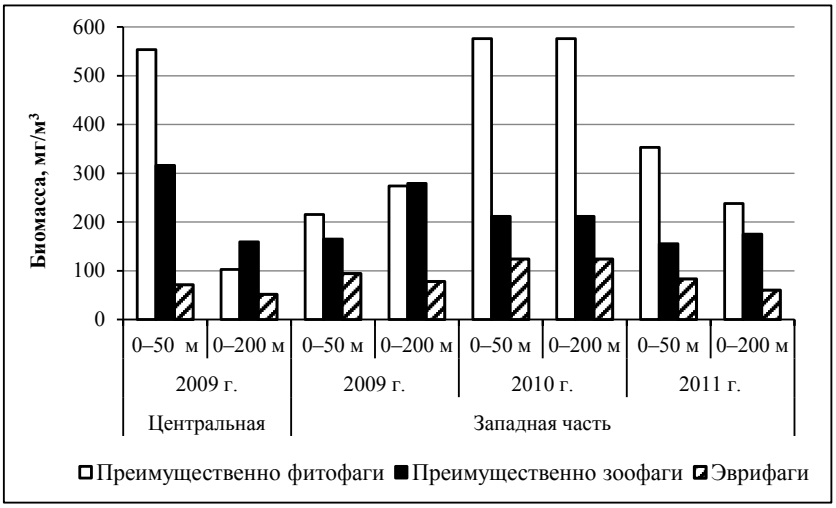

Рис. 4. Межгодовая динамика биомассы трофических группировок планктона в верхней эпипелагиали центральной и западной частей зоны САФ (и прилегающих водах) зимой 2009–2011 гг.

Fig. 4. Interannual dynamics of plankton trophic groups biomass in the upper epipelagic layer in the central and western parts of the Subarctic Front zone and adjacent subarctic waters in winter of 2009–2011

биомассу данной трофической группировки отмечали летом 2008 и 2012 гг. за счет высокой биомассы щетинкочелюстных. Биомасса эврифагов, среди которых доминировали эвфаузииды (*Euphausia pacifica* и виды рода Thysanoessa), была ниже, чем биомасса зоофагов и фитофагов, и в разные годы изменялась от 68 до 338 мг/м^3 в слое 0–50 м и от 37 до 152 мг/м^3 в слое 0–200 м (рис. 2, 3). Зимой в зоне САФ и сопредельных водах биомасса зоофагов и эврифагов была ниже, чем в районах летних исследований (см. рис. 4).

Нектонные виды, являющиеся консументами II и более высоких порядков, обычно включаются в пищевые цепи на любом уровне, соответственно один и тот же вид (его разные размерные группы) может занимать несколько трофических уровней одновременно. Летом в составе сообщества верхней эпипелагиали в тихоокеанских водах КВК из нектонных видов, отнесенных к 3-му и 4-му трофическим уровням, наибольшую биомассу имели: из тихоокеанских лососей — горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* и кета *O. keta*; из мезопелагических рыб — светлоперый стенобрах *Stenobrachius leucopsarus*, диаф-тета *Diaphus theta*, японский нотоскопел *Notoscopelus japonicus* и серебрянка *Leuroglossus schmidti*; из рыб низкобореального субтропического фаунистического комплекса — японский анчоус *Engraulis japonicus* и сайра *Cololabis saira*, а в 2014–2016 гг. японская скумбрия и южноазиатская *Scomber australasicus* и дальневосточная сардина; а из кальмаров в основном северный *Boreoteuthis borealis* и тихоокеанский *Todarodes pacificus*. В некоторые годы (2008, 2012) заметную долю в составе нектонного сообщества имел минтай *Theragra chalcogramma* (рис. 5). На долю всех этих видов в разные годы приходилось от 80 до 95 % общей биомассы нектона (Хоружий, Найденко, 2014; Хоружий и др., 2015). Следует отметить, что почти все вышеперечисленные виды нектона являются временными обитателями эпипелагиали данного района. Виды низкобореального субтропического фаунистического комплекса появляются в тихоокеанских водах КВК во время сезонных миграций. Тихоокеанские лососи проходят через данный район во время миграций к местам нереста или нагуливаются, а некоторая их часть в данном районе зимует. Мезопелагические виды совершают перемещения в верхнюю эпипелагиаль из более глубоких слоев пелагиали.

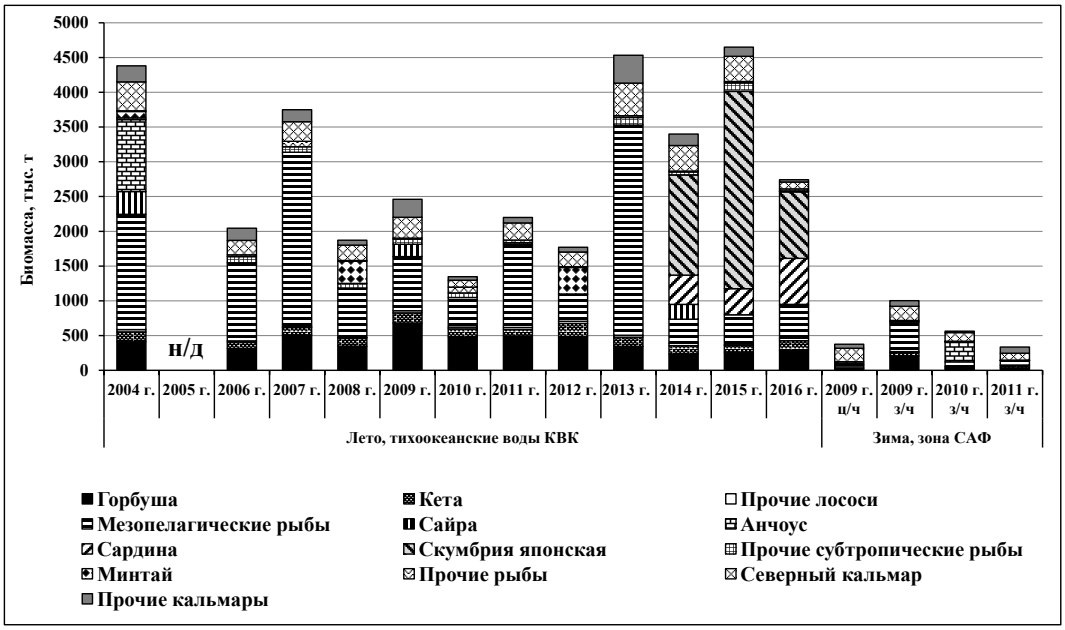

Рис. 5. Состав и биомасса нектона в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод КВК в июне-июле 2004–2016 гг. и в зоне САФ в феврале-апреле 2009–2011 гг.: *ц/ч* — центральная часть САФ; *з/ч* — западная часть САФ

Fig. 5. Species composition and abundance (10^3 t) of nekton in the upper epipelagic layer of the Pacific waters at Kuril Islands and East Kamchatka in June-July of 2004–2016 and in the Subarctic Front zone in February-April of 2009–2011: *ц/ч* — central part of the Subarctic Front zone; *з/ч* — western part of the Subarctic Front zone

В зоне Субарктического фронта и сопредельных водах зимой 2009–2011 гг. среди нектона наиболее важными представителями 3-го и 4-го трофических уровней были мезопелагические рыбы, северный кальмар, горбуша и кета, а в водах субтропической структуры — японский анчоус (только в 2010 г.) (рис. 5). Их доля в разные годы составляла 69–94 % общей биомассы нектона (Старовойтов и др., 2010а, б; Найденко и др., 2011; Glebov et al., 2011).

Основу верхних (4–5-й) трофических уровней в обоих районах слагали хищные рыбы — кинжалозуб *Anotopterus nikparini*, алепизавр *Alepisaurus ferox*, короткопёрый скопелозавр *Scopelosaurus harryi*, рыба-лента *Trachipterus ishikawai* и акулы *Lamna ditropis, Squalus acanthias*. Биомасса хищных рыб, учтенная по траловым съемкам, в районе летних исследований в разные годы составляла от 10,0 до 152,0 тыс. т, а в районе зимних — от 4,5 до 17,0 тыс. т.

Потоки вещества в эпипелагическом сообществе в зависимости от состава и обилия его основных элементов

Продуценты и консументы различных порядков взаимодействуют между собой через трофические цепи: одни виды потребляют другие, образуя потоки вещества разной величины с одного трофического уровня на другой. За счет этих потоков формируется и поддерживается трофическая структура того или иного сообщества. В верхней эпипелагиали районов летних и зимних исследований основные потоки вещества от 1-го трофического уровня (фитопланктон) к консументам верхних трофических уровней (нектон) двигались главным образом через 4 группы зоопланктона — консументов 2- и 3-го трофических уровней — эвфаузиид, копепод, птероподи амфипод. Величина этих потоков была обусловлена в первую очередь составом и обилием консументов верхних трофических уровней, т.е. рыб и кальмаров. Летом (июнь-июль) в тихоокеанских водах Курильских островов и восточной Камчатки биомасса нектона в верхней пелагиали в разные годы изменялась от 1 до 5 т/км^2 и была наибольшей в 2004, 2007 и 2013–2015 гг., а самая наименьшая отмечалась в 2010 и 2012 гг. (рис. 5, табл. 1). Соответственно менялись пути и величина потоков вещества и другие характеристики трофической структуры. Ниже на примере нескольких ситуаций показано, какие именно изменения происходят в трофической сети в связи с перестройками в составе и обилии нектонных сообществ.

В июне-июле 2004 г. в тихоокеанских водах КВК значительную биомассу имели рыбы низкобореального субтропического фаунистического комплекса (японский анчоус и в меньшей степени сайра), мезопелагические рыбы (серебрянка, японский нотоскопел, диаф-тета), лососи (среди которых преобладала горбуша), а из кальмаров — северный (рис. 5). В их питании, как и в другие годы исследований, доминировали эвфаузииды *Thysanoessa longipes* и *Euphausia pacifica*, копеподы *N. cristatus*, амфипода *Themisto japonica* и птероподы (последние главным образом в питании лососей). Именно через эти элементы трофических цепей проходили основные потоки вещества. Следует отметить, что при высоком обилии нектона (4,6 т/км^2), но низком в этот год запасе зоопланктона и соответственно низком показателе З/Н (табл. 1) величина и состав пищевого рациона наиболее массовых видов рыб и кальмаров не изменились. Наглядно схема потоков вещества между трофическими уровнями 2,0 и 4,5 в сообществе верхней эпипелагиали исследуемой акватории в июне 2004 г. показана на рис. 6. В целом к рыбам и кальмарам через эвфаузиид проходило около 45 % всей пищи, потребляемой нектоном в верхней эпипелагиали за сутки, а через копепод, птероподи амфипод — соответственно 26, 8 и 7 %. При этом среди трофических группировок планктона доля эврифагов (сформированная главным образом эвфаузиидами) составляла 17 % и была чуть выше среднемноголетней (11 %), а доля преимущественно фитофагов (среди которых доминировали копеподы) была почти на уровне среднемноголетней, составляя 58 %. Остальная часть пищи (около 16 %) поступала через второстепенные пути. Общий перенос вещества от зоопланктона и мелкоразмерного нектона к рыбам и кальмарам составил 0,144 т/км^2/сут (рис. 7). Около 28 % этого переноса пришлось

на путь от зоопланктона к анчоусу, главным образом через «эвфаузииды → анчоус» и «копеподы → анчоус» (см. рис. 6). Перенос вещества к горбуше, сайре и северному кальмару был на одном уровне, составляя 13, 13 и 11 % общего переноса. Доля всех мезопелагических рыб в общем переносе составила 19 %.

В 2007 г. в верхней эпипелагиали района исследований было отмечено высокое обилие мезопелагических рыб, среди которых доминировали главным образом светлоперый стенобрах (1678 тыс. т, или 1,1 т/км^2) и в меньшей степени диаф-тета и серебрянка. Доля мезопелагических рыб в суточном выедании нектоном пищи в этом слое составляла 48 %. Так как в питании мезопелагических рыб большое значение имели копеподы (в частности *N. cristatus, E. bungii* и *Metridia pacifica*), то значительная часть вещества на трофические уровни 3,2–3,4 поступала именно через этот путь. Не меньшим был транспорт вещества к нектону и через эвфаузиид (*E. pacifica* и *Th. longipes*), амфипод (*T. japonica*) и птеропод, которые не только присутствовали в питании мезопелагических рыб, но и составляли весомую долю рациона не менее важных потребителей кормовых ресурсов — горбуши и кальмаров (рис. 6). Общий перенос вещества от зоопланктона и мелкоразмерного нектона к рыбам и кальмарам составил 0,085 т/км^2/сут (рис. 7), из которого на долю копепод пришлось 40 %, а на долю эвфаузиид — 39 %. Доля пищи, поступающей через птеропод, амфипод и второстепенные пути, составила соответственно 5, 3 и 13 %. Следует отметить, что при биомассе мезопелагических рыб в 2,5 млн т на пути «копеподы → мезопелагические рыбы» и «эвфаузииды → мезопелагические рыбы» приходилось соответственно 17,1 и 15,7 т/сут. А при меньшей почти в 2 раза биомассе остальных видов нектона (1,3 млн т) ими копепод и эвафузиид потреблялось ненамного меньше — соответственно 12,8 и 13,1 т/сут. Это объясняется более низкой (по сравнению с другими видами нектона) величиной пищевого рациона мезопелагических рыб. В данной трофической

Таблица 1

Показатели обилия нектона и зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки в июне-июле 2004–2016 гг.

Table 1

Abundance of nekton and zooplankton in the epipelagic layers of 0–50 and 0–200 m in the Pacific waters at Kuril Islands and East Kamchatka in June-July of 2004–2016

Показатель	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	Средн. ± SE
Биомасса нектона в слое 0–50 м, млн т	4,4	2,0	3,8	1,9	2,5	1,3	2,2	1,8	4,5	3,4	4,7	2,7	2,9 ± 0,3
Биомасса нектона в слое 0–50, т/км^2	**4,6**	**2,7**	**3,2**	**1,9**	**2,2**	**1,1**	**2,2**	**1,5**	**3,5**	**2,8**	**5,0**	**2,8**	**2,8 ± 0,3**
Биомасса зоопланктона в слое 0–50 м, мг/м^3	908	1 699	1 619	2 526	1 917	1 670	1 099	2 004	1 072	1 657	1 275	2 338	1 647 ± 145
Биомасса зоопланктона в слое 0–200 м, мг/м^3	464	820	823	1 373	1 035	701	469	961	583	823	699	1 278	836 ± 83
Запас зоопланктона в слое 0–50 м, млн т	51	90	77	130	87	105	54	116	73	95	63	142	91 ± 8
Запас зоопланктона в слое 0–200 м, млн т	110	183	154	253	187	187	100	225	147	145	135	268	174 ± 15
Биомасса зоопланктона в слое 0–50 м, т/км^2	**50**	**89**	**88**	**141**	**98**	**140**	**57**	**107**	**55**	**87**	**64**	**129**	**92 ± 9**
Биомасса зоопланктона в слое 0–200 м, т/км^2	108	199	174	275	179	153	106	209	110	118	137	244	178 ± 17
Отношение запаса зоопланктона к биомассе нектона в слое 0–50 м (З/Н)	**12**	**44**	**21**	**70**	**35**	**78**	**25**	**65**	**16**	**28**	**13**	**52**	**38 ± 7**
Площадь района, тыс. км^2	1 013,6	917,1	883,0	920,5	1 042,7	1 226,2	945,7	1 077,4	1 332,0	1 229,0	986,1	1 097,4	1 055,9

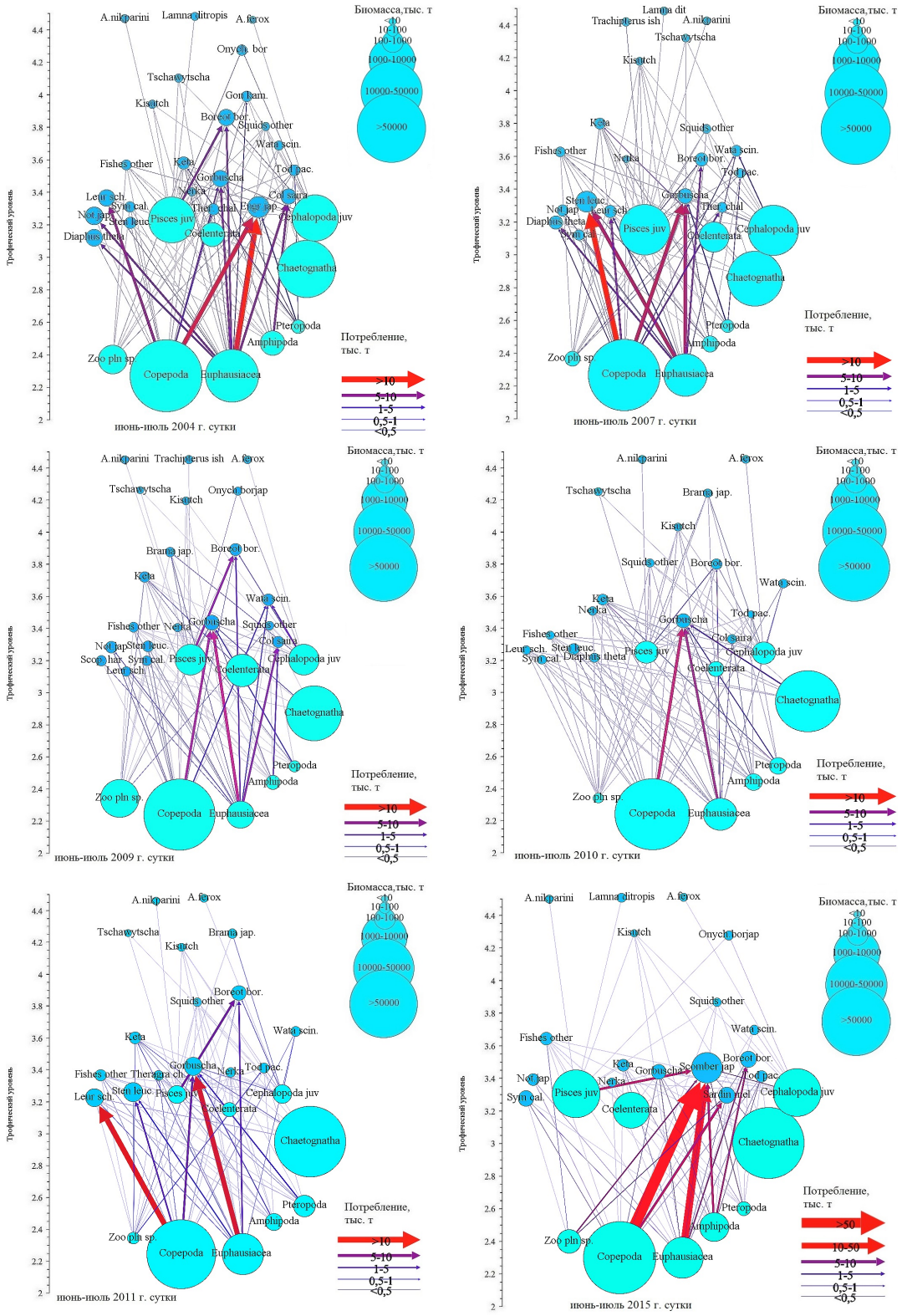

Рис. 6. Схема основных трофических связей зоопланктона и нектона в сообществе верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки в июне — начале июля 2004, 2007, 2009–2011 и 2015 гг.

Fig. 6. Scheme of trophic links between zooplankton and nekton in the community of the upper epipelagic layer in the Pacific waters at Kuril Islands and East Kamchatka in June-July of 2004, 2007, 2009–2011, and 2015

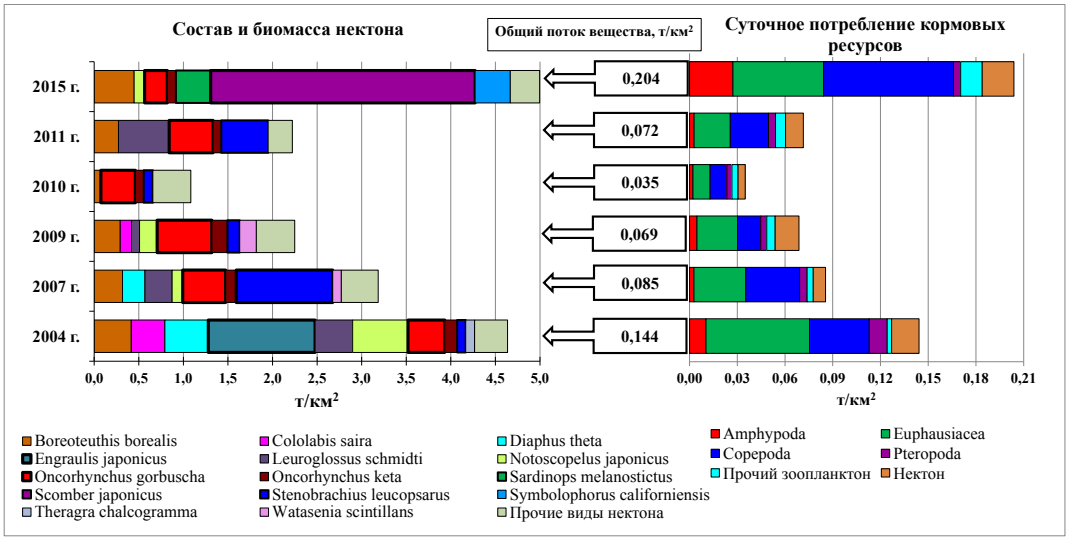

Рис. 7. Состав и биомасса (т/км^2) нектона и суточное потребление (т/км^2) нектоном кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки в июне — начале июля 2004, 2007, 2009–2011 и 2015 гг.

Fig. 7. Species composition and abundance (t/km^2) of nekton and its daily consumption of forage resources in the upper epipelagic layer of the Pacific waters at Kuril Islands and East Kamchatka in June-July of 2004, 2007, 2009–2011, and 2015

сети наиболее высоким был перенос вещества через пути «копеподы → светлоперый стенобрах» и «эвфаузииды → светлоперый стенобрах», а также «копеподы → горбуша» и «эвфаузииды → горбуша». Следовательно, не только обилие консументов верхних звеньев трофической сети, но и их состав определяли величину тех или иных потоков в системе.

2009 г. характеризовался как год очень мощных подходов тихоокеанских лососей к российским берегам. В июне-июле в тихоокеанских водах КВК было учтено 860 тыс. т лососей, а общая биомасса рыб составила 2,5 млн т, или 2,2 т/км^2 (Шунтов, Темных, 2009). Кроме лососей, составляющих 35 % этой биомассы, почти такую же долю имели мезопелагические рыбы (32 %), а доля кальмаров и субтропических рыб (главным образом сайры) была ниже (соответственно 23 и 10 %). При таком соотношении нектонных видов, но с учетом их интенсивности питания, основными потребителями ресурсов были лососи и кальмары, на доли которых приходилось соответственно 37 и 32 % пищи, потребленной за сутки в верхнем слое эпипелагиали, а доли сайры и мезопелагических рыб составляли по 13 %. Общий транспорт вещества к рыбам и кальмарам оценен в 0,069 т/км^2/сут (рис. 7), эвфаузииды в нем составили 37 %, нектонная пища — 22 %, а копеподы — 21 %. При этом основными были пути «эвфаузииды → горбуша» и «копеподы → горбуша», «нектон → северный кальмар» и «эвфаузииды → северный кальмар», а также «эвфаузииды → сайра» (см. рис. 6). За счет потребления кальмарами собственной молоди формировались циклические связи в пределах одной цепи. В целом же за счет потребления нектонной пищи (включая каннибализм и циклические связи), главным образом кальмарами, лососями и японским морским лещом, осуществлялась связность трофических цепей в парах «нектонный вид-жертва → нектонный вид-потребитель».

2011 г. стал очередным годом обильных подходов и высоких уловов тихоокеанских лососей на российском Дальнем Востоке (Шунтов, Темных, 2011). Так, в тихоокеанских водах КВК в июне — начале июля их было учтено почти 620 тыс. т, но их доля в нектонном сообществе составила всего 23 %, почти в 2 раза ниже, чем доля мезопелагических рыб (54 %), среди которых доминировала серебрянка. Однако лососи за счет высокой интенсивности питания в общем переносе вещества составили 43 %, а

мезопелагические рыбы — 32 %. Из кормовых объектов лососи более всего потребляли эвфаузиид и только в 13-м районе — копепод. В целом же выедание эвфаузиид лососями составило 0,014 т/км^2 и было в 2,8 раза выше, чем копепод. Следует отметить, что в 2011 г. в пределах всей акватории тихоокеанских вод КВК отмечали очень низкую биомассу зоопланктона, в том числе и копепод, что, по всей видимости, и отразилось на питании лососей. Однако веслоногие рачки были основными кормовыми объектами в питании мезопелагических рыб, что, вероятно, обусловлено большей доступностью копепод в верхнем слое эпипелагиали в темное время суток. В частности, в рационе серебрянки, многочисленной в 13-м районе, копеподы составляли 89 %. За счет этого перенос вещества через путь «копеподы → серебрянка» был таким же значительным, как и через путь «эвфаузииды → горбуша» (рис. 6). Таким образом, если зависимость величины потоков от количественного соотношения кормовых ресурсов (в конкретном случае обилия и доступности копепод) и существует, то за счет пространственного распределения потребителей и разной суточной ритмики их питания она проявляется в гораздо меньшей степени, чем при изменении состава нектона.

Самую низкую биомассу нектона в районе летних исследований отмечали в 2010 и 2012 гг. В 2010 г. биомасса нектона, учтенная в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод КВК, составила всего 1,3 млн т, или 1,1 т/км^2 (см. рис. 7). В июне сообщество рыб и кальмаров находилось еще на ранней стадии формирования своего летнего состава и доля субтропических мигрантов, приходящих на нагул в район исследований, была низкой, кроме того, была невысокой и биомасса мезопелагических рыб (см. рис. 5). В данном слое эпипелагиали только горбуша имела высокую биомассу и, соответственно, была основным потребителем кормовых ресурсов. В ее питании копеподы и эвфаузииды имеют первостепенное значение, поэтому наиболее значительные потоки вещества проходили через пути «копеподы → горбуша» и «эвфаузииды → горбуша», при этом копепод потреблялось в 1,3 раза больше, чем эвфаузиид. В 2010 г. биомасса копепод была очень высокой, что, вероятно, и нашло отражение в более высокой по сравнению с эвфаузиидами их доле в рационе лососей. Поскольку эвфаузииды доминировали в питании многих других потребителей (кальмары и мезопелагические рыбы), то в целом величина энергетических потоков, направленных к нектону от эвфаузиид и копепод, была почти на одном уровне, составляя 30 и 26 % всей потребляемой нектоном пищи (см. рис. 6). Доля пищи, поступающей через птеропод и амфипод, составила соответственно 10 и 7 %, а через второстепенные пути — 27 %. Общий уровень потока вещества через функциональные группы трофической сети — зоопланктон и мелкоразмерный нектон — к рыбам и кальмарам был очень низким — 0,03 т/км^2/сут (см. рис. 7), в то время как запас зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали был, наоборот, высоким — 140 т/км^2 (табл. 1), поэтому нагрузка на кормовые ресурсы была минимальной.

Летом 2014–2016 гг. в районе исследований были учтены значительные нагульные скопления японской и южноазиатской скумбрии и дальневосточной сардины. Так, в июне-июле 2015 г. биомасса японской скумбрии была оценена в 2838 тыс. т, а сардины — в 374 тыс. т (см. рис 5). Основные уловы этих видов концентрировались в юго-западной части 13-го океанического (за пределами ИЭЗ России) и восточной части 10-го южнокурильского районов, т.е. на южной периферии обследованной акватории, что свидетельствует о том, что нагульные миграции видов низкобореального субтропического фаунистического комплекса в июне — начале июля только начались (рис. 8). Скумбрия и сардина хорошо приспосабливаются к составу кормовой базы, основу их рациона в районах нагула, как правило, составляют массовые кормовые объекты. В июне-июле 2015 г. в питании японской скумбрии и сардины наибольшую долю имели копеподы (главным образом *N. plumchrus* и *M. pacifica*), а доля эвфаузиид была невысокой. Соответственно в тех районах, где скумбрия и сардина были основными потребителями кормовых ресурсов (в частности в 10-м и 13-м), перенос вещества к нектону через копепод был выше, чем через эвфаузиид (рис. 9). В районах, где уловы скумбрии и сардины были единичными или нулевыми, основными потребителями кормовых ресурсов были горбуша и северный кальмар. В этих районах, например в

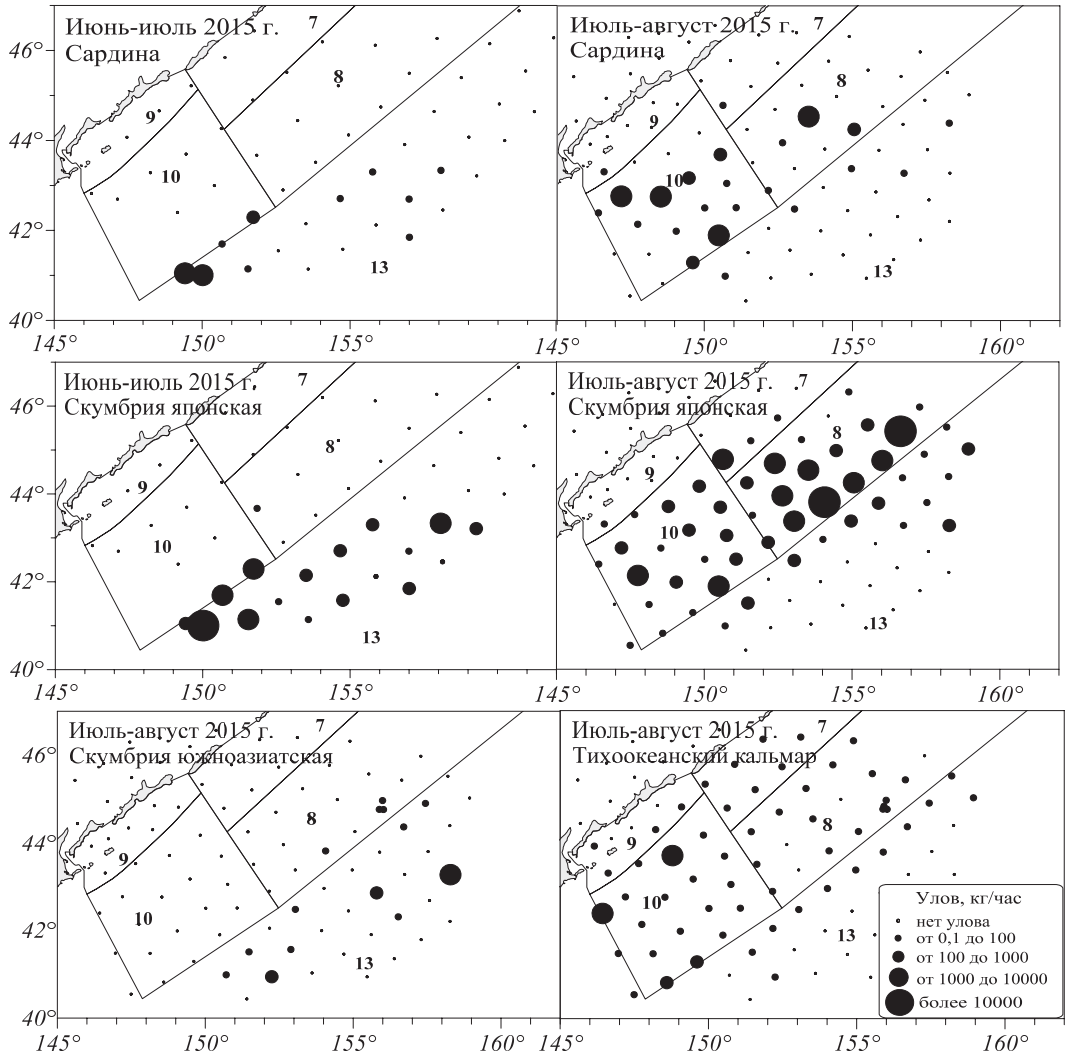

Рис. 8. Пространственное распределение уловов (кг/час траления) японской скумбрии и сардины в июне-июле и июле-августе 2015 г. и южноазиатской скумбрии и тихоокеанского кальмара в июле-августе 2015 г. в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод СЗТО. *Цифры* — номера биостатистических районов

Fig. 8. Catches in the upper epipelagic layer (kg/trawl hour) of japanese mackerel and japanese sardine in June-July and July-August 2015 and spotted mackerel and japanese common squid in July-August 2015. *Numerals* — numbers of biostatistical areas

8-м (рис. 9), основные потоки к трофическим уровням 3,0–3,8 шли через амфипод и эвфаузиид, остальные пути были второстепенными.

В целом в верхнем слое эпипелагиали исследуемых районов около 60 % пищи, потребляемой за сутки всеми рыбами и кальмарами, поступало через копепод и только 16 % — через эвфаузиид (см. рис. 6). Доля амфипод в общем потреблении пищи составила 17 % и была выше, чем в другие годы. Нектонной пиши потреблялось немного, около 4 % общего потребления. Общий перенос вещества через основные блоки — зоопланктон и нектон — к рыбам и кальмарам составил 0,204 т/км^2/сут, являясь наиболее высоким за период исследований с 2004 по 2016 г. (см. рис. 7), однако и запас зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали был относительно низким (64 т/км^2), поэтому нагрузка на зоопланктонную часть кормовых ресурсов была более высокой. Следует отметить, что в планктонном сообществе доля трофической группировки «преимущественно фитофаги» была пониженной, составляя 39 и 35 % общей био-

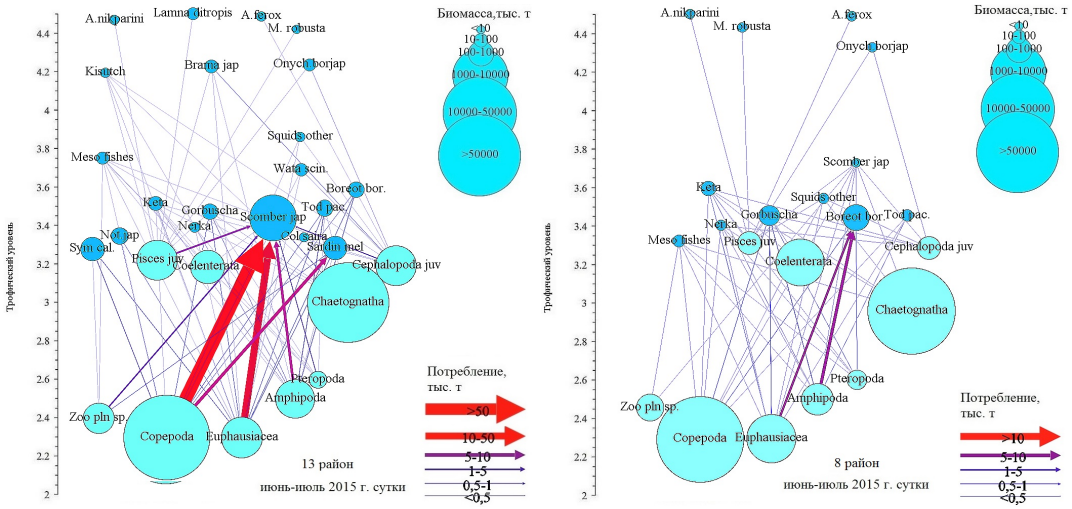

Рис. 9. Схема трофических отношений планктона и нектона в сообществе верхней эпипелагиали 13-го и 8-го биостатистических районов СЗТО в июне-июле 2015 г.

Fig. 9. Scheme of trophic links between plankton and nekton in the community of the upper epipelagic layer of 13th and 8th biostatistical areas of the North-West Pacific in June-July 2015

массы планктона соответственно в слоях 0–50 и 0–200 м, а доля хищного планктона, наоборот, была повышенной. Однако это связано не с превышением допустимой нагрузки на зоопланктонные ресурсы и, как следствие, с перестройками в планктонном сообществе, а с межгодовой динамикой обилия растительноядных копепод. Именно за счет низкой биомассы копепод доля трофической группировки «преимущественно зоофаги» (среди которых доминировали сагитты) в планктоне увеличилась.

Исследования, проведенные в 2015 г. в этих же районах месяцем позже (июль-август), показали, что обилие и пространственное распределение массовых видов нектона изменились по сравнению с их количественным распределением в июне-июле. Это было обусловлено в первую очередь перераспределением японской скумбрии и сардины в северо-западном направлении, а также подходом в районы исследований тихоокеанского кальмара, южноазиатской скумбрии, сайры и японского морского леща (см. рис. 8). Кроме этого, уменьшилось обилие лососей, так как они находились на заключительных этапах анадромных миграций. Наиболее высокие уловы видов низкобореального субтропического фаунистического комплекса и соответственно наиболее значительный пресс на кормовые ресурсы отмечали в 8-м биостатистическом районе. В верхней эпипелагиали этого района главным потребителем пищевых ресурсов была японская скумбрия, биомасса которой оценена в 3,3 млн т. Биомасса сардины составила всего 238 тыс. т (Хоружий и др., 2015). Причем в этом районе основу скоплений японской скумбрии слагали крупные особи со средней длиной тела 29,5 см, а у сардины — наоборот, мелкие, со средней длиной тела 13,7 см. Суточный пищевой рацион скумбрии составил 3,96 % массы тела, а сардины — 4,23 % (Кузнецова, Шебанова, 2016). Скумбрия занимает высокий трофический уровень (3,8), и основные энергетические потоки к ней поступают через мелкоразмерный нектон (главным образом это мелкая сардина, миктофиды и молодь кальмаров) и крупно- и среднеразмерный планктон (копеподы *Calanus pacificus, N. plumchrus, M. pacifica* и эвфаузииды *E. pacifica*). Нагуливаясь в 8-м районе, японская скумбрия за сутки потребляла до 29 тыс. т мелкой сардины и 17 тыс. т миктофид, а из планктона — 42 тыс. т копепод и 27 тыс. т эвфаузиид. В южнокурильском 10-м районе среди потребителей наиболее высокое обилие имел тихоокеанский кальмар (1,2 млн т), поэтому основные потоки вещества на 3,0–3,5 трофические уровни поступали через те кормовые объекты, которыми он питался, — амфипод, эвфаузиид и копепод. Часть пищевых связей тихоокеанского кальмара замыкалась на собственную молодь или молодь других видов кальмаров. Поскольку в нектонном сообществе этого района была также

существенной доля сардины (454 тыс. т), заметным был перенос вещества к нектону от 1-го трофического уровня за счет активного потребления сардиной в этом районе фитопланктона, который составлял 14 % всей пищи, выедаемой в верхней эпипелагиали нектоном за сутки. В океаническом 13-м районе (т.е. за пределами ИЭЗ России) среди всех потребителей наиболее высокую биомассу имела южноазиатская скумбрия. Почти 98 % ее учтенной численности составляли рыбы с длиной тела 20–22 см, в пищевом рационе которых доминировала нектонная пища (мелкая сардина, молодь скопелозавра и скумбрии, в том числе собственная, миктофиды и молодь кальмаров), а доля зоопланктона была низкой. Суточный пищевой рацион южноазиатской скумбрии составил 3,7 % массы тела, а потребление в сутки кормовых ресурсов — 24,6 тыс. т, из которых на долю нектона пришлось 73,0 % (Кузнецова, Шебанова, 2016). Биомасса японской скумбрии в 13-м районе была почти в 3,6 раза ниже, чем биомасса южноазиатской скумбрии (Хоружий и др., 2015). При этом основу скоплений японской скумбрии составляли главным образом мелкоразмерные особи со средней длиной тела от 18,7 до 20,8 см. Суточный пищевой рацион мелкоразмерных рыб достигал 7,0 % массы тела (Кузнецова, Шебанова, 2016). При такой высокой интенсивности питания японская скумбрия за сутки потребляла до 13 тыс. т кормовых организмов, из которых 83 % приходилось на долю зоопланктона. Соответственно, за счет потребления нектона южноазиатской скумбрией и зоопланктона японской скумбрией перенос вещества и энергии к верхним трофическим уровням в 13-м районе через нектоннные и планктонные организмы был почти одинаковым.

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

Таким образом, в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод КВК отмечалась не только межгодовая изменчивость в составе и обилии консументов, особенно 3-го и более высоких трофических уровней. Эти изменения происходили и в течение одного сезона, в частности летнего. Соответственно в пищевые цепи вовлекались новые элементы и изменялись величина и направление потоков вещества на верхние трофические уровни.

В районе зимних исследований (зона САФ) биомасса нектона в верхнем слое эпипелагиали была значительно ниже, чем в районе летних исследований, и изменялась в небольшом диапазоне — от 0,4 (2011 г.) до 1,0 т/км^2 (2009 г.) (табл. 2). Соответственно и суточное потребление нектоном пищи было невысоким, составляя всего 0,006–0,022 т/км^2/сут, из которых 95–99 % приходилось на долю лососей, кальмаров (северного и светлячка) и 5 видов миктофид. Наиболее значительные энергетические потоки шли к горбуше и северному кальмару. Так, в марте-апреле 2009 г. в западной части САФ наибольшее количество вещества и энергии на верхние трофические уровни поступало главным образом через путь копеподы (*N. cristatus*) → горбуша (рис. 10). На этот путь приходилось около 37 % всей пищи, потребленной нектоном в верхней эпипелагиали за сутки. Остальная часть вещества и энергии к горбуше, а также в целом к нектону поступала через второстепенные пути. В феврале-апреле 2011 г. основные потоки вещества и энергии проходили главным образом через пути эвфаузииды (*Thysanoessa inspinata*, *Th. longipes*, *E. pacifica*), копеподы (*N. cristatus*) → горбуша и амфиподы (*Themisto pacifica*), эвфаузииды (*E. pacifica*), копеподы (*N. cristatus*) → северный кальмар (рис. 10).

Таблица 2

Показатели обилия нектона и зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в зоне Субарктического фронта в феврале-марте 2009–2011 гг.

Table 2

Abundance of nekton and zooplankton in the epipelagic layers of 0–50 and 0–200 m in the Subarctic Front zone in February-March of 2009–2011

Показатель	Западная часть САФ				Центр. часть САФ
	2009 г.	2010 г.	2011 г.	Средн. ± SE	2009 г.
Биомасса нектона в слое 0–50 м, млн т	1,0	0,6	0,3	0,6 ± 0,2	0,4
Биомасса нектона в слое 0–50, т/км^2	**1,0**	**0,6**	**0,4**	**0,7 ± 0,2**	**0,5**
Биомасса зоопланктона в слое 0–50 м, мг/м^3	475,0	917,4	588,4	660,3 ±132,7	941,2
Биомасса зоопланктона в слое 0–200 м, мг/м^3	631,4	839,2	469,9	646,8 ± 106,9	313,0
Запас зоопланктона в слое 0–50 м, млн т	23,6	43,9	27,0	31,5 ± 6,3	38,8
Запас зоопланктона в слое 0–200 м, млн т	125,6	160,5	86,1	124,1 ± 21,5	51,6
Биомасса зоопланктона в слое 0–50 м, т/км^2	**23,8**	**45,9**	**29,4**	**33,0 ± 6,6**	**47,1**
Биомасса зоопланктона в слое 0–200 м, т/км^2	126,3	167,8	94,0	129,4	62,6
Отношение запаса зоопланктона к биомассе нектона в слое 0–50 м (З/Н)	**23,5**	**78,0**	**80,4**	**60,629 ± 18,557**	**103,2**
Площадь района, тыс. км^2	994,9	956,5	916,2	955,9	824,8

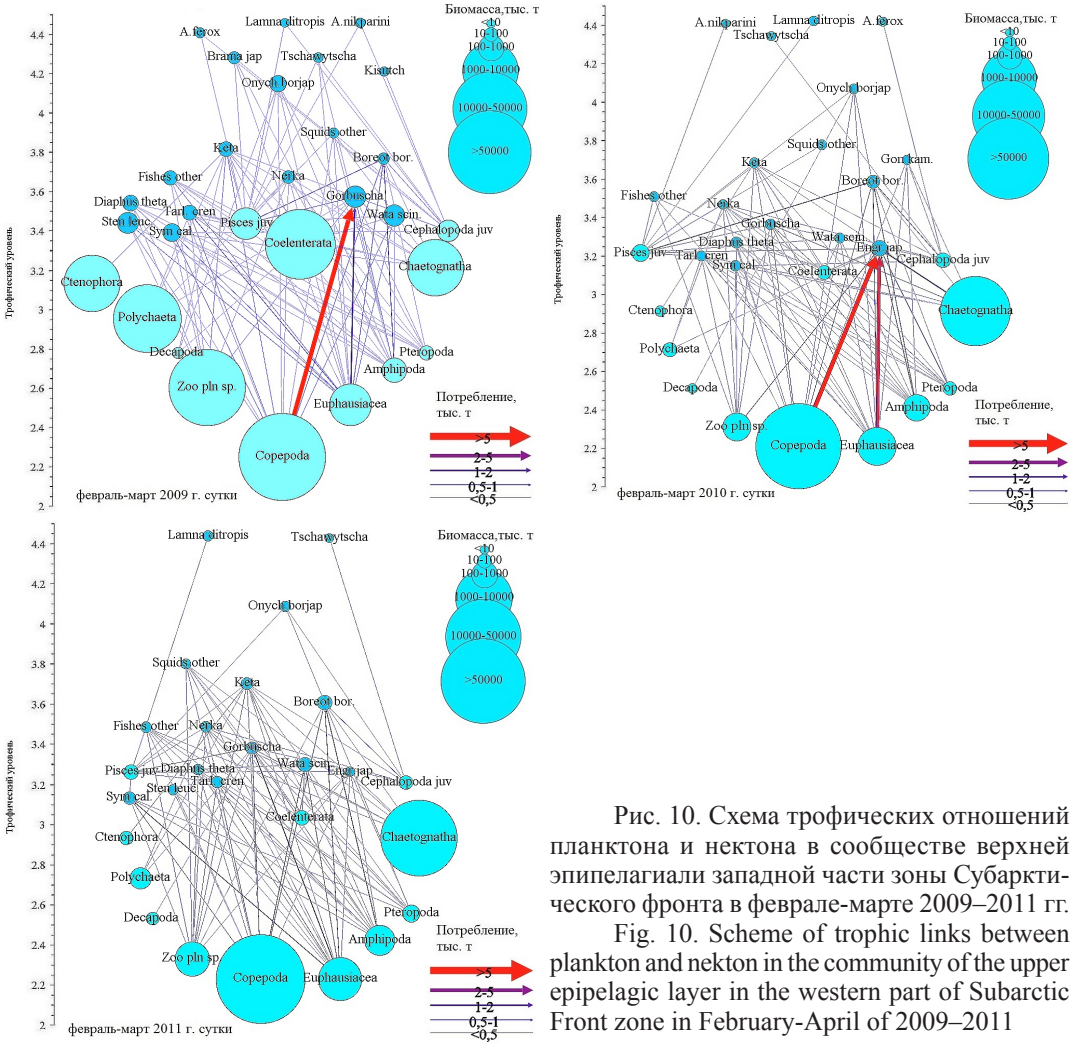

Рис. 10. Схема трофических отношений планктона и нектона в сообществе верхней эпипелагиали западной части зоны Субарктического фронта в феврале-марте 2009–2011 гг.

Fig. 10. Scheme of trophic links between plankton and nekton in the community of the upper epipelagic layer in the western part of Subarctic Front zone in February-April of 2009–2011

В сумме величина этих потоков составила около 33 % пищи, выедаемой нектоном за сутки. Заметным также был перенос вещества на верхние трофические уровни через

зоопланктон к миктофидам (главным образом к тарлетонбении и симболофору), составляющим около 26 % всей пищи, потребленной в верхней эпипелагиали за сутки. Что касается видов низкобореального субтропического фаунистического комплекса, то они встречались только в юго-западной части полигона работ в трансформированных субтропических водах при температуре поверхности от 6 до 11 °С, но и там их биомасса не во все годы была высокой. Так, в феврале-марте 2010 г. биомасса японского анчоуса была оценена в 255 тыс. т, в указанных водах он был основным потребителем пищевых ресурсов. Японский анчоус занимал трофический уровень 3,2, и основные энергетические потоки на этот уровень поступали через копепод и эвфаузиид. Но на большей части акватории, где анчоус не встречался, основная пища к консументам верхних трофических уровней поступала в первую очередь через мелкий нектон (главным образом за счет потребления его кальмарами), а во вторую — через три функциональные группы: эвфаузииды, копеподы и амфиподы.

Биомасса рыб и кальмаров, являющихся консументами верхних трофических уровней, летом в тихоокеанских водах КВК была в среднем в 4–6 раз выше, чем зимой в зоне САФ (см. табл. 1, 2). Общий перенос вещества от планктона и мелкоразмерного нектона к рыбам и кальмарам в районе летних исследований в июне — начале июля изменялся в зависимости от обилия консументов от 0,035 до 0,204 т/км^2/сут, а в июле-августе достигал 0,504 т/км^2/сут. В районе зимних исследований он не превышал 0,02 т/км^2/сут. Соответственно нагрузка на кормовую базу летом в тихоокеанских водах КВК была выше, чем зимой в зоне САФ и прилегающих к ней водах. Несмотря на то что запас зоопланктонных ресурсов в районе летних исследований был выше, чем в районе зимних, такой показатель, как отношение запаса зоопланктона к биомассе нектона в тихоокеанских водах КВК, был ниже, чем в зоне САФ, в среднем в 2 раза. Следовательно, летом на одну единицу запаса зоопланктонных ресурсов приходилось в 2 раза больше единиц биомассы их потребителей, чем зимой. За счет высокой биомассы потребителей коэффициент использования планктонных ресурсов верхнего слоя эпипелагиали в районе летних исследований был выше, чем зимой в зоне САФ.

Рассчитанный суточный коэффициент использования запасов кормового планктона верхней эпипелагиали тихоокеанских вод КВК в годы низкой численности нектона составлял 0,0003, а в годы высокой численности субтропических мигрантов, например в июне-июле и июле-августе 2015 г., был на порядок выше — соответственно 0,003 и 0,006. При этом наиболее значительно возрастало потребление копепод (в 6 раз) и нектона (в 3 раза). В пересчете на сезон коэффициент использования кормовой базы при высоком обилии нектона увеличивался до 0,4, что указывает на значительное потребление планктонных ресурсов данного района. Зимой в зоне САФ данный показатель изменялся от 0,0002 (2011 г.) до 0,0008 (2009 г.). Следует отметить, что планктонные сообщества разных слоев эпипелагиали тесно взаимосвязаны между собой посредством вертикальных миграций, за счет которых в верхнюю эпипелагиаль поднимаются различные гидробионты, являющиеся одновременно потребляемыми кормовыми объектами для более крупных организмов и потребителями более мелких. Кроме этого, в течение сезона наблюдается прирост продукции планктона, а также возможен и неучтенный привнос его течениями. Поэтому рассчитанный для верхнего слоя эпипелагиали коэффициент использования планктонных ресурсов является в определенной степени относительным.

Во временном ряду показателей, характеризующих структуру сообществ верхней эпипелагиали тихоокеанских вод КВК, в некоторых случаях отмечали определенную асинхронность: высокая биомасса нектона — низкие запасы зоопланктона и наоборот (табл. 1). Безусловно, в годы с очень высокой численностью субтропических мигрантов, лососей или мезопелагических рыб потребление ими кормовых ресурсов существенно возрастало, но не в тех масштабах, чтобы происходило значительное сокращение планктонных запасов. Например, в 2004 г. запас зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали был ниже среднемноголетнего в 1,8 раза, или на 40,0 млн т, в то время как его выедание за весь летний сезон составило всего 6,4 млн т (табл. 1). При анализе подобных ситуа-

ций необходимо учитывать сложную структуру отношений между растительноядным и хищным планктоном, динамику численности конкретных планктонных видов (наличие у них генераций со своим циклом развития), а также зависимость развития планктона от климато-океанологических изменений. Все эти факторы в совокупности влияют на общую тенденцию изменения биомассы планктона в гораздо большей степени (Шунтов, 2001, 2016). Вероятно, отмеченная асинхронность — всего лишь результат совпадения случаев высокой биомассы нектона и межгодовой динамики планктона (в частности копепод).

Известно, что структурные перестройки, происходящие на высших трофических уровнях, находят отклик на низших трофических уровнях и проявляются, например, в количественном соотношении хищного и нехищного зоопланктона (Дулепова, 1996; Шунтов и др., 1997а, б). Однако в исследуемых районах во всех случаях совокупная доля фито- и эврифагов была выше доли зоофагов (см. рис. 3). За весь период исследования изменений в соотношении трофических группировок планктона и резких колебаний численности их массовых видов, которые могли бы произойти вследствие превышения нагрузки на зоопланктонные ресурсы, отмечено не было. В целом в обоих районах при современном уровне запаса планктона и обилия их потребителей пищевую обеспеченность нектона можно считать достаточной.

В эпипелагиали тихоокеанских вод КВК почти все массовые виды нектона считаются мигрантами. Но одни виды являются обычными для определенного сезона или времени суток и в трофической сети формируют так называемые «устойчивые» связи. А другие, главным образом виды тропическо-субтропического фаунистического комплекса, которым свойственны значительные флюктуации численности, существенную роль как потребители ресурсов имеют только в периоды их высокой численности и образуют непостоянные связи. В тихоокеанских водах КВК в годы низкой биомассы субтропических мигрантов количество пищи, поступающей к нектону через «устойчивые» связи, составляло 82–96 % и каких-либо кардинальных изменений в трофической структуре нектонных сообществ не отмечалось. При высокой численности субтропических видов доля пищи, поступающей к нектону через «устойчивые» связи, снизилась, составляя, например, в 2004 г. 57 %, а в 2015 г. 15 %. Появились связи, типичные только для определенного вида-потребителя, например «фитопланктон → сардина» (ни один другой пелагический вид в таких объемах фитопланктон не потребляет), «сардина → скумбрия» или «молодь скумбрии → взрослая скумбрия». Следовательно, для этих лет характерно появление в трофической сети новых связей и соответственно изменение величины и направлений потоков вещества между отдельными ее звеньями.

Количественно рассчитанных парных связей между функциональными элементами трофической сети верхней эпипеалагиали по типу «пищевой ресурс → потребитель», которые в весовом выражении составляли бы ≥ 10 кг/км^2, в районе летних исследований насчитывалось от 1 до 5, а в районе зимних — не более 1. В тихоокеанских водах КВК основными фигурантами в этих связях в роли «потребитель» были скумбрия, анчоус, сардина, серебрянка, светлоперый стенобрах и горбуша. Связей, которые в весовом выражении составляли бы ≤ 10, но ≥ 1 кг/км^2, летом насчитывалось в среднем около 17 (от 9 в годы низкого обилия «потребителей» до 24 в годы их высокого обилия), а зимой — от 1 до 4, в среднем около 3, и «потребителями» в этих связях, кроме 6 вышеперечисленных видов нектона, были северный кальмар, японский нотоскопел, диаф-тета, тихоокеанский кальмар, кальмар-светлячок, сайра, кета и японский морской лещ. В целом через все эти трофические связи летом проходило от 70 до 94 % вещества, потребленного нектоном в верхней эпипелагиали, а зимой — до 63 %. Остальная часть вещества, поступающего с нижних на верхние трофические уровни, распределялась посредством большого количества второстепенных или случайных связей. Следует отметить, что если в количественно рассчитанных трофических связях в качестве «пищевого ресурса» указать не группы видов (например, копеподы, эвфаузииды, молодь кальмаров и т.д.), а отдельные виды, то общее количество связей многократно возрастет, а количество связей, которые в весовом выражении составляли бы ≥ 1 кг/км^2 и уж тем более ≥ 10 кг/км^2, уменьшится. Это указывает на то, что в верхней эпипелагиали

районов исследований планктонные и нектонные сообщества, пронизанные многочисленными трофическими отношениями и взаимодействиями, образуют сложнейшую и разветвленную трофическую сеть с большим числом консументов. При наличии большого количества консументов разных уровней и за счет многочисленных трофических (парных) связей между ними (в том числе циклических в виде каннибализма) достигается усиление связности пищевых цепей. А с повышением связности устойчивость экосистемы при различных видах воздействий на нее повышается (Pimm, 1979). Когда в составе эпипелагических сообществ исследуемых районов происходят изменения, то именно за счет связности пищевых цепей осуществляется перераспределение потоков вещества и энергии и, образно говоря, «обрыва» пищевых цепей не случается.

Заключение

Таким образом, в эпипелагических сообществах тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки и зоны САФ отмечалась постоянная смена в составе и обилии нектона, за счет чего в пищевые цепи вовлекались новые элементы и изменялись величина и направление потоков вещества на верхние трофические уровни. Однако структурные перестройки нектонных сообществ, отмеченные в этих районах в 2004–2016 гг., не имели такого масштаба, чтобы вносить существенные изменения в трофическую структуру. Катастрофического сокращения запасов зоопланктона, влияющего на пищевую обеспеченность нектона, или кардинального изменения транспорта вещества между трофическими уровнями не наблюдалось.

Наиболее значительные перестройки пелагических сообществ, связанные с изменениями численности субтропических видов, отмечали в СЗТО в конце 1980-х и начале 1990-х гг. (Шунтов, 1986, 2001, 2016; Дулепова, 1996; Шунтов и др., 1997а, б; Иванов О.А., 1998; Беляев, 2000, 2003; Иванов А.Н., 2005). При этом делались предположения (Беляев, 2000, 2003), что при высокой численности сардины запасы фитопланктона и растительноядного планктона сокращались настолько значительно, что это отразилось на пищевой обеспеченности скумбрии и сайры и ускорило снижение их численности. По данным А.Н. Иванова (2005) в зоне трансформированных субарктических вод, где потребление ресурсов пелагическими рыбами (главным образом сардиной) было максимальным, биомасса зоопланктона была ниже среднемноголетней. Японские исследователи (Taniguchi, 1999) также отмечали, что в годы высокой численности сардины запасы зоопланктона были низкими. Но есть и другие сведения о том, что в 1920-е и 1970-е гг. при высокой численности пелагических рыб запасы зоопланктона двукратно увеличивались (Hargreaves, 1995), т.е. появление высокочисленных видов связывали со значительными изменениями в пелагических сообществах.

Однако, по мнению В.П. Шунтова (2001, 2016), рассматриваемые перестройки пелагических сообществ, тем более такой огромной акватории, имеют более сложный характер, ведь в трофических отношениях большую роль играют не только сардина, скумбрия и сайра, но и другие гидробионты (в том числе и интерзональные виды). Планктонные сообщества представлены огромным количеством видов с определенной динамикой численности и сложной структурой пищевых отношений. При этом запасы планктона в СЗТО довольно значительные и тотального его выедания нектоном не наблюдается (Шунтов, 2001). Необходимо учитывать также факт, что при увеличении численности какого-либо нектонного вида районы его нагула могут расширяться. Например, во время снижения численности сардины и скумбрии в первой половине 1990-х гг. районы их нагула находились в основном в прибрежных районах и в зоне смешения субарктических и субтропических вод, в то время как в период пика своей численности сардина, а также скумбрия нагуливались во всей зоне субарктических вод (как в прибрежных, так и в океанических районах) (Иванов, 2005). По всей видимости, причин последовательной смены в СЗТО высокочисленных видов нектона немало. Возможно, в их числе и внутривидовые механизмы регуляции численности, которые обычно включаются после достижения критического уровня одного или нескольких взаимодействующих видов (Дементьева, Земская, 1985).

На современном этапе уровень рыбопродукции в районах исследований за счет роста численности видов тропическо-субтропического фаунистического комплекса начал повышаться. Если численность субтропических видов, в данном случае скумбрии и сардины, достигнет уровня 1980-х гг., то в тихоокеанских водах СЗТО и зоне САФ в летний период нагрузка на кормовые ресурсы эпипелагиали многократно возрастет. Но спрогнозировать последствия этого воздействия на планктонные сообщества ввиду малой изученности трофических отношений между планктонными видами, а также предсказать, насколько изменится пищевая обеспеченность эпипелагического нектона, весьма трудно.

Авторы искренне благодарны коллегам из ТИНРО-центра, принимавшим участие в экспедициях, в которых собирался и обрабатывался материал, используемый в настоящей работе.

Список литературы

Аксютина З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.

Арашкевич Е.Г. Некоторые характеристики питания копепод // Тр. ИОАН СССР. — 1978. — Т. 112. — С. 118–121.

Арашкевич Е.Г. Характер питания копепод северо-западной части Тихого океана // Океанол. — 1969. — Т. 9, вып. 5. — С. 857–873.

Беклемишев К.В. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях // Зоол. журн. — 1954. — Т. 33, № 6. — С. 1210–1230.

Беляев В.А. Ихтиоцен эпипелагиали зоны течения Куросио и его динамика : дис. … д-ра биол. наук. — М., 2000. — 332 с.

Беляев В.А. Экосистема зоны течения Куросио и ее динамика : моногр. — Хабаровск : Хабаровск. кн. изд-во, 2003. — 382 с.

Волвенко И.В. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съемок // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 473–500.

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

Волков А.Ф. О методике взятия проб зоопланктона // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 306–311.

Вышкварцева Н.В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s.l. (Copepoda, Calanoida). II. Функционирование ротового комплекса и питание калянусов // Экология морского планктона. — Л. : Наука, 1977. — С. 5–28 (Исслед. фауны морей; вып. 19(27)).

Гейнрих А.К. О фильтрующей способности копепод бореальной и тропической областей Тихого океана // Тр. ИОАН СССР. — 1963. — Т. 71. — С. 60–71.

Грезе И.И. Амфиподы Черного моря и их биология : моногр. — Киев : Наук. думка, 1977. — 156 с.

Дементьева Т.Ф., Земская К.А. Значение факторов, не зависящих от плотности, в формировании численности популяций у рыб с большой плодовитостью // Теория формирования численности и рациональное использование стад промысловых рыб. — М : Наука, 1985. — С. 36–45.

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

Дулепова Е.П. Динамика структурных характеристик зоопланктонных сообществ Сахалино-Курильского района // Биол. моря. — 1996. — Т. 22, № 5. — С. 295–299.

Заволокин А.В., Кулик В.В., Заварина Л.О. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северо-западной части Тихого океана. 1. Динамика пищевых спектров и интенсивности питания // Биол. моря. — 2014а. — Т. 40, № 2. — С. 113–123.

Заволокин А.В., Кулик В.В., Заварина Л.О. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северо-западной части Тихого океана. 2. Сравнительная характеристика и общее состояние // Биол. моря. — 2014б. — Т. 40, № 3. — С. 212–219.

Иванов А.Н. Состав и структура нектонного сообщества эпипелагиали субарктического фронта северо-западной части Тихого океана : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2005. — 207 с.

Иванов О.А. Эпипелагическое сообщество рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана в 1986–1995 гг. // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 3–54.

Камшилов М.М. Питание гребневика *Beroe cucumis* Fab. // ДАН СССР. — 1955. — Т. 102, № 2. — С. 399–402.

Косихина О.В. Исследование питания Chaetognatha // Экол. моря. — 1982. — Вып. 11. — С. 79–83.

Кузнецова Н.А. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 146–152.

Кузнецова Н.А., Ефимкин А.Я. Характеристика планктонных сообществ в западной части субарктического фронта Северной Пацифики в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 164–177.

Кузнецова Н.А., Овсянников Р.Г., Радченко К.В. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011а. — С. 159–169.

Кузнецова Н.А., Радченко К.В., Овсянников Р.Г. Состояние планктонных сообществ в районе зимовок тихоокеанских лососей в СЗТО в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей да Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011б. — С. 148–158.

Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Состояние планктонного сообщества и трофические отношения рыб в северо-западной части Тихого океана и южной части Охотского моря в июле-августе 2015 г. // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — С. 163–182.

Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009 / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — 616 с.

Миронов Г.Н. Питание планктонных хищников. III. Пищевая потребность и суточные рационы Aurelia aurita (L.) // Биология и распределение планктона южных морей. — М. : Наука, 1967. — С. 124–137.

Найденко С.В. Трофическая структура нектона эпипелагиали южнокурильского района в летний период в первой половине 1990-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 618–652.

Найденко С.В., Ефимкин А.Я., Карякин А.К. и др. Состав, биомасса и распределение рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта в зимне-весенний период 2010 г. // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 165. — С. 15–32.

Найденко С.В., Кузнецова Н.А. Трофические отношения и пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенние периоды 2009–2011 гг. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 210–215.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Пищевая обеспеченность нектона эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 240–260.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Состояние кормовой базы и трофическая структура нектонных сообществ верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды начала 2000-х гг. // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 119–126.

Найденко С.В., Хоружий А.А., Заволокин А.В. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — С. 152–158.

Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 544 с.

Несис К.Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1982. — 360 с.

Петипа Т.С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах : моногр. — Киев : Наук. думка, 1981. — 242 с.

Пономарева Л.А. Биология эвфаузиид Мирового океана : моногр. — М. : Наука, 1990. — 211 с.

Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана : моногр. — М. : Агропромиздат, 1988. — Т. 2, ч. 1. — 544 с.; Т. 2, ч. 2. — 356 с.

Руководство по изучению питания рыб / сост. А.Ф. Волков, В.И. Чучукало. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 32 с.

Слабинский А.М. О питании массовых видов сагитт в заливе Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 80–83.

Сорокин Ю.И. Продукция бактерий и микрозоопланктона // Биологические ресурсы океана. — М. : Агропромиздат, 1985. — С. 71–86.

Старовойтов А.М., Найденко С.В., Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в центральной части Северной Пацифики в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 160. — С. 89–104.

Старовойтов А.М., Найденко С.В., Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в северо-западной части Северной Пацифики в ранневесенний период // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 160. — С. 105–117.

Хоружий А.А., Найденко С.В. Видовая структура и межгодовая динамика биомассы нектона в верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 16–36.

Хоружий А.А., Сомов А.А., Емелин П.О. и др. Появление высокоурожайных поколений японской скумбрии и дальневосточной сардины в прикурильских водах северо-западной части Тихого океана // Рыб. хоз-во. — 2015. — № 6. — С. 74–77.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.; 2016. — Т. 2. — 604 с.

Шунтов В.П. Состояние изученности многолетних циклических изменений численности рыб дальневосточных морей // Биол. моря. — 1986. — № 3. — С. 3–14.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообществ рыб пелагиали тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов // Биол. моря. — 1988. — № 4. — С. 54–62.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Матвеев В.И. и др. Особенности формирования продуктивных зон в Охотском море в осенний период // Биол. моря. — 1986. — № 4. — С. 57–65.

Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. Современный статус и тенденции многолетней динамики биологических ресурсов дальневосточных морей // Тез. докл. 1-го конгресса ихтиологов России. — М. : ВНИРО, 1997а. — С. 97–98.

Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С. Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. — 1997б. — Т. 122. — С. 3–15.

Шунтов В.П., Найденко С.В., Заволокин А.В. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 3. Суточная ритмика питания, состав рационов и избирательность питания тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 161. — С. 3–24.

Шунтов В.П., Темных О.С., Найденко С.В. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы нектона // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 161. — С. 25–52.

Шунтов В.П., Темных О.С. Анализ предпосылок и результатов лососевой путины–2011 // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 3–9.

Шунтов В.П., Темных О.С. Рекордная лососевая путина — 2009 // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 3–11.

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

Gascuel D. and Pauly D. EcoTroph: modelling marine ecosystem functioning and impact of fishing // Ecological Modelling. — 2009. — Vol. 220. — P. 2885–2898.

Gibbons M.S. Diet feeding and vertical migration of *Sagitta serratodentata* Krohn tasmania Thomson (Chaetognatha) in the southern Benguela // J. Plankton Res. — 1992. — Vol. 14, № 2. — P. 249–259.

Gilmer R.W., Harbison G.R. Diet of *Limacina helicina* (Gastropoda: Thecosomata) in Arctic waters in midsummer // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1991. — Vol. 77, № 2–3. — P. 125–134.

Glebov I.I., Naydenko S.V., Kuznetsova N.A. et al. Composition and structure of epipelagic nekton and plankton communities in the Western parts of Subarctic Frontal Zone in Winter-Spring 2011 (Result of 2011 Research Cruise of R/V «TINRO») : NPAFC Doc. — 2011. — № 1331 (Rev. 1). — 28 p. (Available at http://www.npafc.org)

Hargreaves B. PICES-GLOBEC International Program on Climate Change and Carrying Capacity // PICES Sci. Rep. — 1995. — № 3. — P. 61–62.

Kotori M., Tamura M., Hanamura Y. An incidence of surface swarming of *Euphausia pacifica* off the coast of western Hokkaido, Japan // Bull. Plankton Soc. Jap. — 1995. — Vol. 42, № 1. — P. 80–84.

Nakamura Y., Turner J.T. Predation and respiration by the small cyclopoid copepod *Oithona similis*: how important is feeding on ciliates and heterotrophic flagellates? // J. of Plankton Res. — 1997. — Vol. 19, № 9. — P. 1275–1288.

Pakhomov E.A., Perissinotto R. Trophodynamics of the hyperiid amphipod *Themisto gaudichaudi* in the South Georgia region during late austral summer // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1996. — Vol. 134, № 1–3. — P. 91–100.

Pimm S.L. Complexity and stability: another look at MacArthu's original hypothesis // Oikos. — 1979. — Vol. 33, № 3. — P. 351–357.

Shin-ichi U., Takashi O. Diet variations in gut pigments of marine cladocerans in the Inland Sea of Japan // Bull. Plankton Soc. Jap. — 1993. — Vol. 40, № 1. — P. 67–69.

Shin-ichi U., Yasuhisa K. Predatory feeding behavior of Tortanus (Copepoda: Calanoida): life-stage differences and the predation impact on small planktonic crustaceans // J. Crustac. Biol. — 1994. — Vol. 14, № 3. — P. 473–483.

Taniguchi A. Differences in the structure of the lower trophic levels of pelagic ecosystems in the eastern and western subarctic Pacific // Prog. Oceanogr. — 1999. — Vol. 43. — P. 289–315.

Поступила в редакцию 9.01.17 г.

Принята в печать 27.01.17 г.