

УДК 597.553.2:597–113(265.51)

А.В. Заволокин¹, В.И. Радченко², В.В. Кулик^{1*}

¹ Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;

² North Pacific Anadromous Fish Commission, Canada, Vancouver, B.C.,
889 West Pender Street, Suite 502

ДИНАМИКА ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЭПИПЕЛАГИЧЕСКОГО СООБЩЕСТВА ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

На основе экосистемного моделирования с помощью пакета программ Экопас проведен сравнительный анализ трофической структуры сообщества верхней эпипелагиали в западной части Берингова моря и оценена роль лососей в динамике трофических потоков при разном уровне их численности. Построено две модели, описывающие трофическую структуру сообщества в период высокого обилия минтая и низкого обилия лососей в 1980-е гг. (на примере 1986 г.) и в период резкого снижения численности минтая и роста численности лососей до исторически высочайшего уровня в 2000-е гг. (2006 г.). Кроме того, для оценки возможных изменений в трофических потоках была смоделирована гипотетическая ситуация, когда обилие лососей было увеличено в полтора раза относительно уровня 2006 г. За последние 30 лет в результате сильного сокращения численности минтая объем потребления пищи всем nekтоном уменьшился в два раза. После снижения численности минтая лососи остались практически единственными многочисленными хищниками четвертого трофического уровня в эпипелагиали открытых вод Берингова моря. С 1980-х к 2000-м гг. их обилие возросло на порядок. Смоделированные сценарии дальнейшего увеличения обилия лососей (в полтора раза относительно уровня 2000-х гг.) показали, что современный уровень обилия кормовых ресурсов способен поддерживать существование популяций лососей при еще более высокой их численности. Полученные выводы свидетельствуют о высоком обилии кормовых ресурсов и достаточной экологической емкости западноберингоморских вод для тихоокеанских лососей в современный период их высокой численности.

Ключевые слова: трофическая структура, Экопас, моделирование, тихоокеанские лососи, Берингово море.

Zavolokin A.V., Radchenko V.I., Kulik V.V. Dynamics of trophic structure for the epipelagic community in the western Bering Sea // Izv. TINRO. — 2014. — Vol. 179. — P. 204–219.

Changes of quantitative composition and trophic structure of the nekton community in the western Bering Sea are considered for the last decades and role of pacific salmon in dynamics of trophic flows is evaluated in dependence on their abundance using the ecosystem

* Заволокин Александр Владимирович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: zavolokin@tinro.ru; Радченко Владимир Иванович, кандидат биологических наук, исполнительный директор, e-mail: vlad@npafc.org; Кулик Владимир Владимирович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: kulik@tinro.ru.

Zavolokin Alexander V., Ph.D., head of laboratory, e-mail: zavolokin@tinro.ru; Radchenko Vladimir I., Ph.D., executive director, e-mail: vlad@npafc.org; Kulik Vladimir V., Ph.D., leading researcher, e-mail: kulik@tinro.ru.

model Ecopath. Two models are developed that describe trophic structure of the community in two cases: 1) low biomass of salmon and high biomass of walleye pollock (in 1980s, the year 1986 is analyzed as an example) and 2) decreased pollock biomass and increasing salmon biomass (in 2000s, the year 2006 as an example). Besides, a hypothetical situation is modeled with the salmon biomass multiplied by 1.5 relative to its level in 2006. Significant decrease of pollock abundance between 1980s and 2000s caused twofold reduction of total food consumption by nekton species; the heightened consumption by salmon and squids in the 2000s compensated only a small part of this reduction. However, the tenfold increase of salmon biomass changed their main diets with lowering of the prey trophic level from amphipods and squids to euphausiids, copepods, and pteropods. Now the salmon are the only numerous predator group of the fourth trophic level in the upper pelagic layer of offshore waters in the western Bering Sea. Due to their high trophic plasticity, they can feed by wide range of prey belonged to 2–3rd trophic levels that supplies them by a large amount of food. Even in the modeled case of increasing of the salmon biomass in 1.5 times relative to the level of 2000s, the current level of forage resources is able to support their populations. There is concluded that carrying capacity of the western Bering Sea is excessively sufficient for pacific salmon in periods of their high abundance.

Key words: trophic structure, Ecopath, ecosystem modeling, pacific salmon, Bering Sea.

Введение

Берингово море — важнейшая нагульная акватория для тихоокеанских лососей. В теплое время года помимо созревающих рыб и покатной молоди, происходящих из рек берингоморского бассейна, сюда мигрирует на нагул многочисленная молодь лососей из других регионов воспроизводства. В результате летом и в начале осени в Беринговом море концентрируется большое количество лососей, плотность их скоплений здесь одна из наиболее высоких по сравнению со всеми другими районами их морского и океанического обитания (Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2008а). Самые большие концентрации лососей в среднем за летне-осенний период наблюдаются в глубоководных районах моря.

В последние три десятилетия численность тихоокеанских лососей в Беринговом море, как и в целом в Северной Пацифике, резко выросла, сейчас она находится на исторически высочайшем уровне (Irvine et al., 2012). В связи с этим интересно оценить, как меняются пелагические трофические потоки при разном уровне численности лососей.

Накопленные в ходе комплексных съемок ТИНРО-центра данные по обилию пелагического нектона, количественному составу его рационов и обилию зоопланктона позволили оценить объемы потребления пищи лососями и сопоставить их с потреблением других рыб и кальмаров, а также с общей биомассой кормовой базы (Чучукало, 2006; Найденко, 2007; Шунтов, Темных, 2008а, 2011; Шунтов и др., 2010а; Naudenko, 2010), причем было показано, что роль лососей в функционировании пелагических морских и океанических сообществ остается сравнительно небольшой даже в годы высокой их численности. За последние 30 лет в эпипелагиали Берингова моря их средняя доля в общем потреблении пищи nekтоном находилась в пределах 1–5 % (Шунтов, Темных, 2011).

Одним из направлений продолжения таких работ является экосистемное моделирование, которое получает все более широкое развитие для многих районов Мирового океана, в том числе дальневосточных морей (Audin et al., 2002; Радченко, 2011). Несмотря на существенные ограничения, связанные с отсутствием полной информации по обилию всех компонентов экосистемы (в особенности низших трофических уровней) и их роли в трофических потоках, моделирование позволяет исследовать динамику процессов и их сбалансированность. В отличие от ранее применяемых подходов для анализа трофической структуры эпипелагических сообществ, экосистемные модели учитывают продукцию гидробионтов, а также трофические связи между всеми элементами системы, что позволяет более обоснованно судить о пищевой обеспеченности рыб. Недостаток же информации по отдельным элементам отчасти компенсируется укрупнением блоков и установлением различных доверительных границ для исходных данных разной точности.

В настоящей работе на основе модели Экопас (Ecopath) проведен сравнительный анализ трофической структуры сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря и оценена роль лососей в динамике трофических потоков при разном уровне их численности.

Материалы и методы

Для моделирования трофической структуры экосистемы Берингова моря использована модель Экопас (Polovina, 1985; Christensen, Pauly, 1992; Pauly et al., 2000), широко применяемая при моделировании морских и пресноводных экосистем на протяжении 30 лет. В ее основе лежит балансовая модель трофической структуры, построенная на основе ряда простых линейных уравнений, описывающих переносы вещества или энергии между всеми элементами системы. Базовое уравнение, связывающее каждую функциональную группу (i) с ее потребителями (j), имеет вид

$$B_i \left(\frac{P}{B}\right)_i EE_i + IM_i = \sum_j \left(B_j \left(\frac{Q}{B}\right)_j DC_{ij}\right) + EM_i + C_i,$$

где B — биомасса; P/B — отношение продукции к биомассе; IM и EM — иммиграция и эмиграция; Q/B — отношение потребления к биомассе; DC — матрица пищевых спектров; C — вылов и выбросы при рыболовстве; EE — экотрофический коэффициент. После введения в модель первых 7 параметров может быть оценен последний — экотрофический коэффициент EE , описывающий долю производимой продукции, утилизируемой другими компонентами системы. Оценивание экотрофического коэффициента — первый шаг тестирования модели, позволяющий оценить сбалансированность исходных данных. Величина EE не может быть больше 1, так как это будет означать, что объем продуцируемого видом или группой видов вещества меньше, чем его суммарное потребление другими видами.

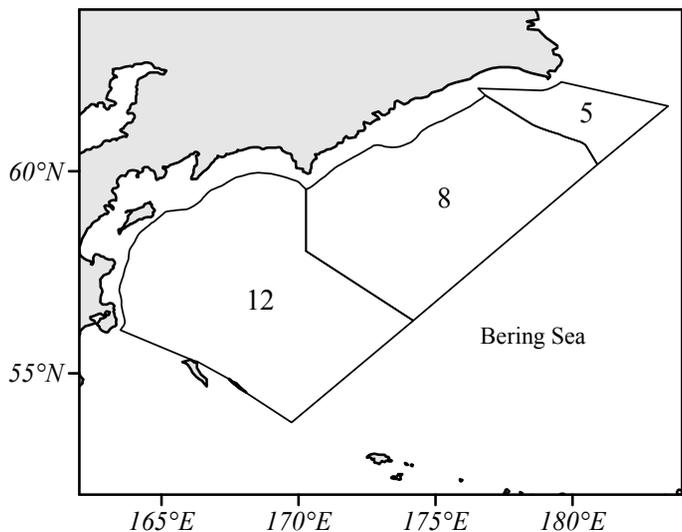
В некоторых случаях при отсутствии информации по таким исходным параметрам, как B , P/B или Q/B , один из этих неизвестных параметров может быть оценен с использованием ориентировочного значения EE . В подобных случаях значение экотрофического коэффициента для организмов, составляющих заметную долю рационов многих хищников, принимается равным 0,95 (Essington, 2007). В нашей модели это было сделано для мезопелагических рыб, поскольку величина их потребления пелагическими хищниками значительно превышала траловые оценки их биомассы.

В настоящей работе построено две модели, описывающих экосистему верхней эпипелагиали в российских водах Берингова моря в 1986 и 2006 гг. Эти два года выбраны как наиболее характерные для двух резко различающихся периодов: 1980-е гг. — период абсолютного доминирования минтая и относительно низкого обилия лососей — и 2000-е гг. — период пониженной численности минтая и высокой численности лососей. Кроме того, для анализа изменений в трофических потоках и оценки пищевой обеспеченности рыб была смоделирована ситуация, когда обилие лососей в полтора раза превышает максимально зарегистрированный уровень.

В качестве района исследований выбраны наиболее важные для нагула лососей акватории в западной части Берингова моря — Командорская котловина, западная часть Алеутской котловины и наваринский район (рис. 1). Временной период в модели, для которого осреднялись все исходные данные, принят равным полугоду. Выбор пространственных границ модели определен слоем преимущественного распределения большинства лососей в летний и осенний сезоны, а временного периода модели — сезонностью существования моделируемой экосистемы и временем обитания лососей в исследуемых районах. Началом теплого сезона в верхней эпипелагиали Берингова моря, по-видимому, следует считать май, когда средняя температура верхнего 10-метрового слоя начинает превышать среднюю температуру слоя 0–300 м; обратная трансформация происходит в ноябре (Арсеньев, 1967). С завершением весенних переходных процессов, сопровождающихся частыми штормами, и началом радиационного прогрева начинается формироваться поверхностная водная масса Берингова моря (ПВМ). За из-

Рис. 1. Карта района исследований в западной части Берингова моря: 12 — Командорская котловина; 8 — западная часть Алеутской котловины; 5 — наваринский район

Fig. 1. Scheme of the study area: 12 — Commander Basin; 8 — western Aleutian Basin; 5 — Cape Navarin area



менениями океанологических условий следуют сезонные изменения в планктонных, а следом и в nekтонных сообществах, в частности начинаются нагульные миграции на акваторию моря тихоокеанских лососей (Радченко и др., 1995). В течение теплого сезона слой, занимаемый ПВМ, в котором вертикальные градиенты температуры не превышают $0,01\text{ }^{\circ}\text{C}$, имеет толщину 20–50 м и характеризуется температурой $7\text{--}10\text{ }^{\circ}\text{C}$ на поверхности и $4\text{--}6\text{ }^{\circ}\text{C}$ на нижней границе и соленостью около 32–33 ‰ (Атлас ..., 2007). Условные границы модели верхней эпипелагиали Берингова моря в пределах слоя 0–50 м примерно соответствуют слою распространения ПВМ. При этом для достижения поставленной цели пришлось пренебречь тем обстоятельством, что часть продукции групп, слагаемых видами, совершающими вертикальные суточные миграции, формируется вне рассматриваемой системы. В ноябре-декабре происходит разрушение сезонного термоклина в результате интенсивного ветрового перемешивания, а затем и формирование ледового покрова. Это сопровождается снижением обилия и значительными изменениями в количественном составе планктонных и nekтонных сообществ. Практически все лососи к этому времени уже уходят из западной части Берингова моря в тихоокеанские воды на зимовку.

Входные параметры модели представлены в табл. 1–4. Исходные данные по обилию рыб, головоногих моллюсков и планктона взяты из архивных материалов ТИНРО-центра. Они были собраны в рейсах БАТМ «Бабаевск» 11.09–12.10.1986 г. и СТМ «ТИНРО» 24.08–23.09.2006 г. Данные по обилию китов получены из работы А.Е. Кузина (2003). С учетом того, что исследуемая акватория ограничивалась в основном глубоководными районами Берингова моря, использовалась информация по биомассе белокрылой морской свиньи, касатки и кашалота (зубатые киты) и горбача, финвала и малого полосатика (усатые киты). Обилие птиц оценено с использованием работ В.П. Шунтова (1988, 1998), Г.П. Смирнова и А.Г. Велижанина (1986) и Ю.Б. Артюхина (1991).

Оценки состава рационов и интенсивности питания рыб и кальмаров основаны на материалах рейсов 1986 и 2006 гг. Для каждой функциональной группы рассчитывались средневзвешенные величины, учитывающие обилие входящих в каждую группу видов. В частности, для групп «посткатадромная молодь лососей» и «взрослые лососи» количественный состав и величина рационов отражают прежде всего питание наиболее массовых видов — горбуши, кеты и нерки — и в значительно меньшей степени питание малочисленных кижуча и чавычи. Состав и величина рационов китов и птиц заимствованы из работы К. Айдина, В.В. Лапко, В.И. Радченко и П. Ливингстон (Audin et al., 2002), в которой представлены результаты сравнительного анализа экосистем восточной и западной частей Берингова моря. Из этой же работы взят количественный состав рационов планктона, а также их Р/В-коэффициенты, которые, в свою очередь, заимствованы из более ранних публикаций по питанию зоопланктона (Беклемишев,

Таблица 1

Входные параметры модели Экопас, описывающие 19 функциональных групп экосистемы в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в 1986 г.

Table 1

ECOPATH input parameters describing the upper pelagic ecosystem with 19 functional groups for the western Bering Sea in the year 1986

Вид/группа	B, т/км ²	P/B	Q/B	EE
Зубатые киты (Toothed whales)	0,0173	0,010	4,15	
Усатые киты (Baleen whales)	0,0646	0,010	8,75	
Птицы (Seabirds)	0,0010	0,400	43,50	
Кинжалозуб (Daggertooth)	0,00001	0,250	2,50	
Акулы (Sharks)	0,0004	0,200	2,00	
Минтай (Pollock)	3,5410	1,200	5,00	
Взрослые лососи (Adult salmon)	0,0775	0,900	4,55	
Молодь лососей (Juv. salmon)	0,0172	3,000	9,15	
Головоногие (Cephalopods)	0,3020	1,600	5,35	
Мезопелагические рыбы (Mesopel. fish)		0,475	1,75	0,95
Прочие мелкие рыбы (Forage fish)	0,3144	1,250	6,50	
Медузы (Jellyfish)	1,7800	0,750	1,50	
Щетинкочелюстные (Chaetognaths)	10,7000	3,000	6,00	
Амфиподы (Amphipods)	3,4110	1,750	7,00	
Эвфаузииды (Euphausiids)	9,8190	1,550	8,50	
Копеподы (Copepods)	23,6000	4,750	13,10	
Прочий зоопланктон (Other zooplankton)	2,1500	2,500	7,50	
Фитопланктон (Phytoplankton)	3,0000	117,000		
Детрит (Detritus)	0,1000			

Таблица 2

Входные параметры модели Экопас, описывающие 19 функциональных групп экосистемы в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в 2006 г.

Table 2

ECOPATH input parameters describing the upper pelagic ecosystem with 19 functional groups for the western Bering Sea in the year 2006

Вид/группа	B, т/км ²	P/B	Q/B
Зубатые киты (Toothed whales)	0,0173	0,010	4,15
Усатые киты (Baleen whales)	0,0335	0,010	8,75
Птицы (Seabirds)	0,0010	0,400	43,50
Кинжалозуб (Daggertooth)	0,00001	0,250	2,50
Акулы (Sharks)	0,0008	0,200	2,00
Минтай (Pollock)	0,0850	1,200	6,25
Взрослые лососи (Adult salmon)	0,7940	0,900	4,55
Молодь лососей (Juv. salmon)	0,0593	3,000	9,15
Головоногие (Cephalopods)	0,4787	1,600	5,35
Мезопелагические рыбы (Mesopel. fish)	1,5620	0,475	1,75
Прочие мелкие рыбы (Forage fish)	0,1950	1,250	6,50
Медузы (Jellyfish)	2,5851	0,750	1,50
Щетинкочелюстные (Chaetognaths)	9,7860	3,000	6,00
Амфиподы (Amphipods)	2,0670	1,750	7,00
Эвфаузииды (Euphausiids)	7,9970	1,550	8,50
Копеподы (Copepods)	20,2790	4,750	13,10
Прочий зоопланктон (Other zooplankton)	1,1000	2,500	7,50
Фитопланктон (Phytoplankton)	3,0000	117,000	
Детрит (Detritus)	0,1000		

1954; Sheader, Evans, 1975; Павлютин, 1987; Раймонт, 1988; Пономарева, 1990) и его продукции (Андреева, 1977; Кожевников, 1979; Погодин, 1990; Дулепова, 1993, 2002). Данные по питанию кинжалозуба и акул получены из работ А.А. Баланова и В.И. Радченко (1998) и В.И. Чучукало (2006).

Таблица 3
 Матрица пищевых спектров 17 функциональных групп экосистемы верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в 1986 г.
 Table 3
 Diet matrix for 17 functional groups in ESORATN model for the western Bering Sea in the year 1986

Кормовой объект	Хищник																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. Зубатые киты	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2. Усатые киты	0,0012	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3. Птицы	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4. Кинжалозуб	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5. Акулы	-	-	-	0,001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6. Минтай	0,3008	0,1042	0,2577	-	0,050	0,094	0,161	-	0,027	-	-	-	-	-	-	-	-
7. Взрослые лососи	0,0963	-	-	0,350	0,300	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8. Молодь лососей	0,0481	-	0,010	0,050	0,300	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9. Головоногие	0,3129	0,1042	0,0515	0,050	0,200	0,010	0,239	0,037	0,012	-	-	0,010	-	-	-	-	-
10. Прочие мелкие рыбы	0,2407	0,1771	0,2371	0,499	0,150	0,010	0,005	0,009	0,004	-	-	-	-	-	-	-	-
11. Мезопелагические рыбы	-	-	-	0,050	-	0,02895	0,054	0,001	0,009	-	-	0,010	-	-	-	-	-
12. Медузы	-	-	0,0309	-	-	0,00003	0,0001	0,0004	-	-	-	-	-	-	0,050	-	-
13. Прочий зоопланктон	-	-	-	-	-	0,010	0,011	0,001	0,012	0,001	-	0,155	0,050	0,010	0,030	-	-
14. Щетинкочелюстные	-	-	-	-	-	0,070	0,002	0,015	-	0,3654	-	0,098	-	-	0,110	-	-
15. Амфиподы	-	0,0729	0,0515	-	-	0,115	0,353	0,575	0,006	0,2145	0,0636	0,025	-	0,030	0,015	-	-
16. Эвфаузииды	-	0,260	0,2577	-	-	0,371	0,175	0,353	0,929	0,3811	0,9157	0,222	-	0,040	0,010	0,005	-
17. Копеподы	-	0,2813	0,1031	-	-	0,292	0,002	0,009	0,001	0,0383	0,0207	0,111	-	0,780	0,551	0,200	0,060
18. Фитопланктон	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,246	0,700	-	0,054	0,645	0,820
19. Детрит	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,123	0,250	0,140	0,180	0,150	0,120

Таблица 4
 Матрица пищевых спектров 17 функциональных групп экосистемы верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в 2006 г.
 Table 4
 Diet matrix for 17 functional groups in ESOPLATN model for the western Bering Sea in the year 2006

Кормовой объект	Хищник																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. Зубатые киты	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2. Усатые киты	0,001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3. Птицы	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4. Кинжалозуб	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5. Акулы	-	-	-	0,001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6. Минтай	0,050	0,020	0,090	-	0,050	0,001	0,015	0,011	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7. Взрослые лососи	0,260	-	-	0,350	0,300	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8. Молодь лососей	0,140	-	0,190	0,050	0,300	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9. Головоногие	0,430	0,110	0,220	0,050	0,200	-	0,068	0,004	0,022	-	0,013	0,010	-	-	-	-	-
10. Прочие мелкие рыбы	0,119	0,180	0,470	0,499	0,150	-	0,036	0,007	0,004	-	-	-	-	-	-	-	-
11. Мезопелагические рыбы	-	-	-	0,050	-	-	0,186	0,001	0,009	0,002	-	0,005	-	-	-	-	-
12. Медузы	-	-	0,020	-	-	-	0,082	-	-	-	-	-	-	-	0,060	-	-
13. Прочий зоопланктон	-	0,030	-	-	-	-	0,092	0,210	0,012	0,070	0,035	0,100	0,050	0,010	0,030	-	-
14. Щетинкочелюстные	-	-	-	-	-	0,002	0,041	0,038	-	0,013	0,010	0,101	-	-	0,110	-	-
15. Амфиподы	-	0,070	0,010	-	-	0,080	0,103	0,360	0,006	0,210	0,180	0,020	-	0,030	0,005	-	-
16. Эвфаузииды	-	0,270	-	-	-	0,070	0,328	0,273	0,941	0,300	0,676	0,223	-	0,040	0,010	0,005	-
17. Копеподы	-	0,320	-	-	-	0,847	0,050	0,096	0,006	0,405	0,086	0,111	-	0,780	0,551	0,200	0,060
18. Фитопланктон	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,253	0,700	-	0,054	0,645	0,820
19. Детрит	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,175	0,250	0,140	0,180	0,150	0,120

При необходимости исходные данные были скорректированы с учетом района исследований, сезонных изменений и особенностей вертикального распределения гидробионтов для получения среднеполугодовых значений. В частности, обилие взрослых лососей было оценено с учетом других рейсов, проведенных летом и осенью в Беринговом море. В течение рассматриваемых сезонов оно менялось по параболе, возрастая от начала к концу лета и снижаясь осенью. Биомасса молоди лососей была разделена на два, поскольку они проводят в берингоморских водах не более трех месяцев. Аналогичным образом была скорректирована биомасса сайры. При расчетах биомасс молоди и мелких видов рыб и кальмаров использовали скорректированные коэффициенты уловистости для компенсации недоучета мелкоразмерного нектона при траловых обловах. Они основаны на сопоставлении модельных и траловых оценок обилия мелких рыб и кальмаров в Беринговом море (Заволокин, Глебов, 2009).

Результаты и их обсуждение

На протяжении последних трех десятилетий трофическая структура нектонных сообществ эпипелагиали в российских водах Берингова моря значительно менялась. В период высокой численности минтая в 1980-е гг. он был главным потребителем кормовых ресурсов (Шунтов и др., 1993), на его долю приходилось до 85 % общего выедания корма нектоном (Найденко, 2007). В 1990-е и 2000-е гг. численность минтая заметно сократилась. В то же время выросло обилие некоторых других пелагических обитателей — лососей и кальмаров (Шунтов, Темных, 2008б), в результате чего произошла переориентация трофических потоков на третьем-четвертом трофических уровнях. В 2000-е гг. одним из основных потребителей эпипелагических кормовых ресурсов стали лососи, при этом объем потребления пищи нектоном сильно снизился (Найденко, 2007).

Отмеченные изменения были характерны для всей западной части Берингова моря, в том числе для его глубоководных котловин, являющихся основным нагульным районом лососей. По данным летних и осенних съемок ТИПРО, в 1986–1989 гг. биомасса минтая в глубоководных районах, куда он в больших количествах распространялся на нагул, находилась в пределах 5–15 т/км² (рис. 2), а в последующем резко снизилась. Только в отдельные годы наблюдались «всплески» его биомассы, связанные главным образом с миграциями рыб из восточной части Берингова моря в северо-западную. В

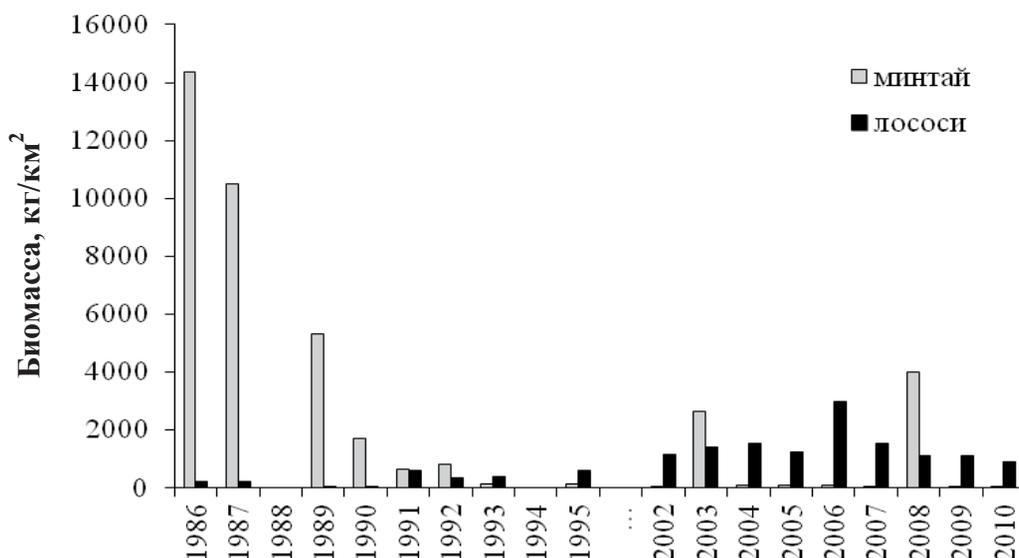


Рис. 2. Динамика биомассы минтая и лососей в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря (районы 5, 8 и 12) в летне-осенний период в 1980–2000-е гг.

Fig. 2. Changes in biomass (kg/km²) of walleye pollock and pacific salmon in the upper pelagic layer of the western Bering Sea (biostatistical areas 5, 8 and 12) in summer and fall of 1980–2000s

1990-е и 2000-е гг. обилие лососей постепенно возрастало, в последнее десятилетие средняя плотность их распределения доходила до 3 т/км². Прежде всего это было связано с ростом численности молоди лососей старше одного морского года жизни из других районов воспроизводства, мигрирующей в Берингово море на летне-осенний нагул, хотя численность их берингоморских стад также возросла (Шунтов, Темных, 2011).

В рассмотренном ряде лет максимальная биомасса минтая отмечена в 1986 г., а лососей — в 2006 г., поэтому эти годы выбраны в качестве наиболее контрастных лет для анализа изменений в трофических потоках в сообществах открытых вод Берингова моря. На рис. 3 представлена модель трофической структуры верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в 1986 и 2006 гг. При всей приблизительности некоторых из заложенных в ее основу оценок она дает генерализованную картину, подчеркивающую известные представления о том, что основные переносы вещества и энергии происходят на низших и средних трофических уровнях. На этом фоне изменения в обилии минтая и лососей и величине потребления ими корма в эти два года выглядят сравнительно незначительными.

Наиболее мощный трофический поток направлен от фитопланктона к самой массовой группе зоопланктона — копеподам (рис. 3). Также значительным было потребление фитопланктона эвфаузидами и копепод щетинкочелюстными. Заметим, что биомасса последних в представленной модели снижена в два раза относительно традиционных оценок (Волков, 1996) для того, чтобы получить сбалансированное состояние модели. В противном случае потребление щетинкочелюстными копепод значительно превышает их продукцию. Наши оценки согласуются с результатами исследования сравнительной уловистости различных типов планктонных сетей, которые указывают на двукратное завышение биомассы щетинкочелюстных (Горбатенко, Долганова, 2006).

В 2006 г. по сравнению с 1986 г. потребление всеми рыбами и кальмарами кормовых ресурсов в летне-осенний период уменьшилось на 13 т/км² — с 24 до 11 т/км². Главную роль в этом сыграл минтай. Объем выедания им корма в глубоководных котловинах и наваринском районе сократился с 17,7 до 0,5 т/км² (табл. 5), поскольку его нагульные миграции за пределы шельфа после 1990-х гг. практически полностью прекратились. Потребление пищи лососями в связи с ростом их численности увеличилось с 0,4 до 3,6 т/км². Также заметно возросло выедание корма кальмарами (на 0,9 т/км²), мезопе-

Таблица 5

Потребление пищи различными видами и группами нектона и зоопланктона в западной части Берингова моря за летне-осенний период в 1986 и 2006 гг., т/км²

Table 5

Food consumption by nekton and zooplankton in the western Bering Sea in the summer and fall of 1986 and 2006, t/km²

Вид/группа	1986 г.	2006 г.	d
Зубатые киты	0,072	0,072	+
Усатые киты	0,565	0,293	-0,272
Кинжалозуб	+	+	+
Акулы	0,001	0,002	0,001
Минтай	17,705	0,531	-17,174
Взрослые лососи	0,353	3,613	3,260
Молодь лососей	0,157	0,543	0,385
Головоногие	1,616	2,561	0,945
Мезопелагические рыбы	2,227	2,734	0,507
Прочие мелкие рыбы	2,044	1,267	-0,776
Медузы	2,670	3,878	1,208
Щетинкочелюстные	64,200	58,716	-5,484
Амфиподы	23,877	14,466	-9,411
Эвфаузииды	83,461	67,974	-15,487
Копеподы	309,160	265,655	-43,505
Прочий зоопланктон	16,125	8,250	-7,875

Примечание. d — разница в потреблении между 1986 и 2006 гг.; + — < 0,0005.

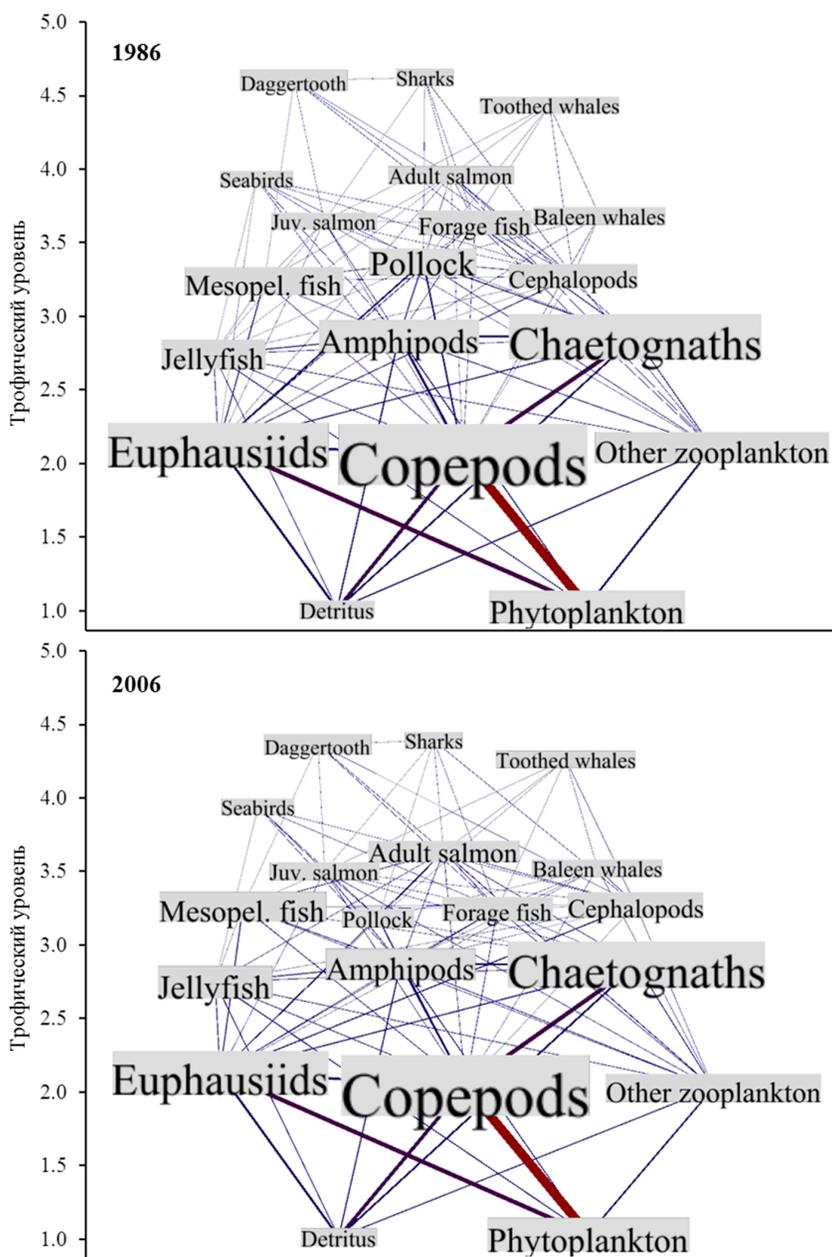


Рис. 3. Модель трофической структуры экосистемы верхней эпипелагиали западной части Берингова моря (глубоководные котловины и наваринский район) в 1986 и 2006 гг. Здесь и далее высота прямоугольников пропорциональна квадратному корню биомассы группы или вида (t/km^2); толщина линий пропорциональна квадратному корню потребления пищи ($t/km^2/год/2$). Обозначения групп и видов здесь и далее см. в табл. 1

Fig. 3. Models of trophic web in the upper pelagic layer of the western Bering Sea (deep basins and Cape Navarin area) for 1986 and 2006. Hereinafter: box heights are proportional to square root of the biomass (t/km^2); the width of each predator/prey flow is proportional to square root of the flow volume ($t/km^2/year/2$). Names of groups and species are shown in Appendix 1

лагическими рыбами (на $0,5 t/km^2$) и посткатадромной молодью лососей (на $0,4 t/km^2$). Однако все это только на треть компенсировало снижение потребления пищи nekтоном, вызванное сокращением популяций минтая.

Несмотря на значительное увеличение потребления пищи медузами (с $2,7$ до $3,9 t/km^2$ за летне-осенний период), вызванное ростом их обилия, роль этой группы зоопланктона в функционировании пелагических сообществ в целом оставалась вто-

ростепенной. Нет никаких оснований предполагать, что они могут вызывать обеднение кормовой базы пелагических рыб, в том числе и лососей (Карпенко и др., 2013), тем более что спектр питания медуз включает в основном мелкий планктон, не используемый в пищу крупными рыбами.

Добавим, что при сходном обилии группы прочих пелагических рыб ее количественный состав резко различался в 1986 и 2006 гг. В 1986 г. основу биомассы этой группы составляла сельдь, в то время как в 2006 г. обилие сельди было очень низким, а доминирующим видом стала сайра, которая в больших количествах стала заходить на нагул в юго-западную часть Берингова моря. Из других видов в группе прочих рыб в число субдоминантов в оба года входили трехиглая колюшка и молодь северного одноперого терпуга.

Наиболее репрезентативная информация по обилию, продукционным показателям и количественному составу рационов имеется для средних и верхних трофических уровней, что позволяет рассмотреть эту часть трофической структуры более подробно. На рис. 4 показаны трофические потоки, идущие от зоопланктона и мелкоразмерного nekтона к лососям. В 1986 г. основные трофические связи замыкались на амфипод, кальмаров, эвфаузиид и молодь минтая. В 2006 г. главным кормовым объектом стали эвфаузииды, а также значительным было выедание прочего зоопланктона (птеропод и личинок декапод), мезопелагических рыб, амфипод и кальмаров. При этом сильно возросли объемы потребления всех кормовых объектов: эвфаузиид на 1,1 т/км² за полгода (лето и осень), мезопелагических рыб на 0,7, птеропод и личинок декапод на 0,3, желтелых на 0,3, амфипод на 0,3, копепод на 0,2, всех остальных на 0,5 т/км² за полгода.

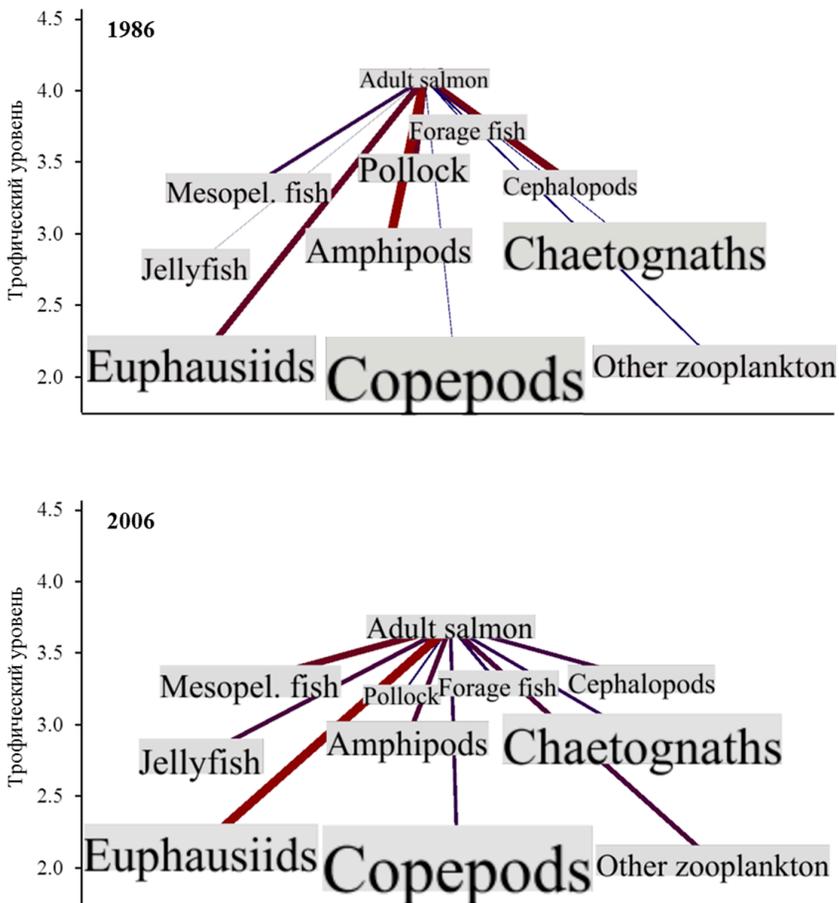


Рис. 4. Трофические потоки, направленные к лососям старше одного морского года жизни в западной части Берингова моря в 1986 и 2006 гг.

Fig. 4. Trophic flows directed toward adult salmon (age .1 and more) in the western Bering Sea in 1986 and 2006

Представленные схемы трофических потоков (рис. 4) показывают, что лососи способны эксплуатировать широкий спектр кормовых объектов со второго по третий трофический уровень. Практически все основные группы эпипелагического микро-нектона и макропланктона ниже четвертого трофического уровня входят в состав их рационов. Благодаря высокой пищевой пластичности они способны удовлетворять свои пищевые потребности за счет изменения роли различных видов пищи в их рационе. Как показывает пример 1986 и 2006 гг. (рис. 4), при росте численности лососи увеличивают потребление кормовых объектов с более низких трофических уровней (копепод, эвфаузиид и прочего зоопланктона), в результате чего смещается ниже и положение лососей в трофической сети. Учитывая высокое обилие вышеперечисленных групп зоопланктона, в особенности копепод и эвфаузиид, в прошлом обеспечивающих существование высокочисленных популяций минтая, это создает большой резерв их кормовой базы.

В 2006 г. по сравнению с 1986 г. биомасса лососей в западной части Берингова моря увеличилась в 14 раз, составив около 400 тыс. т. Представляет большой практический интерес оценить, возможен ли дальнейший рост обилия лососей и как при этом будут меняться трофические потоки. Для этого в разработанной для 2006 г. модели мы увеличили биомассу лососей в полтора раза (т.е. на 200 тыс. т), оставив все остальные группы на том же уровне обилия, и попытались уравновесить модель, варьируя состав пищи лососей.

В табл. 6 представлены два варианта возможных изменений в количественном составе рационов лососей, при которых модель приходит в сбалансированное состояние (т.е. потребление пищи рыбами не превышает продукционные возможности их кормовой базы). При первом варианте модель уравнивается за счет увеличения в рационе лососей значения копепод на 9 % и соответствующего уменьшения значения мелких мезо- и эпипелагических рыб. При таком варианте доля копепод вырастет с 5 до 14 %, что лежит в рамках межгодовой изменчивости роли этой группы зоопланктона в питании лососей. Так, например, в 2000-е гг. в Беринговом море средняя доля копепод в рационе горбуши доходила до 29 %, кеты — до 18 %. В северо-западной части Тихого океана их роль в питании лососей еще выше (до 50–60 %).

Таблица 6

Варианты возможных изменений в количественном составе (%) рационов лососей, обеспечивающих уравнивание модели при полуторном увеличении биомассы лососей относительно уровня 2006 г. в западной части Берингова моря

Table 6

Possible changes in salmons diet in the western Bering Sea in case of their biomass increasing in 1.5 times relative to its level in 2006, %

Кормовой объект	Вариант 1			Вариант 2		
	2006 г.	x 1,5	d	2006 г.	x 1,5	d
Копеподы	5	14	9	5	5	0
Эвфаузииды	33	33	0	33	41	8
Амфиподы	10	10	0	10	10	0
Щетинкочелюстные	4	4	0	4	4	0
Медузы	8	8	0	8	8	0
Прочий зоопланктон	9	9	0	9	9	0
Молодь минтая	1	1	0	1	1	0
Мезопелагические рыбы	19	12	-7	19	12	-7
Прочие мелкие рыбы	4	2	-2	4	3	-1
Кальмары	7	7	0	7	7	0

Примечание. Указан количественный состав рационов для 2006 г., возможные его изменения при росте численности лососей в полтора раза (x 1,5) и разница между ними (d).

Объемы потребления пищи лососями при росте их численности увеличатся. Согласно первому модельному сценарию, больше всего возрастет выедание копепод и эвфаузиид (рис. 5). Относительно уровня 2006 г. оно увеличится соответственно с 0,18

до 0,74 т/км² и с 1,18 до 1,78 т/км². Заметно выше будет потребление амфипод, щетинко-челюстных, медуз и прочего зоопланктона, а также кальмаров (в полтора раза для каждой группы). Выведание мезопелагических рыб в этой модели было сохранено на прежнем уровне из-за неопределенностей с величиной их обилия в верхней эпипелагиали. Если их количество здесь значительно выше, чем по нашим оценкам, объемы их потребления также возрастут, что, в свою очередь, уменьшит пресс на потребляемый ими планктон. В итоге при росте численности лососей главные трофические потоки будут направлены к эвфаузиидам, копеподам, амфиподам и прочему зоопланктону, включающему птеропод, личинок декапод, аппендикулярий, мизид, а также к микронектону.

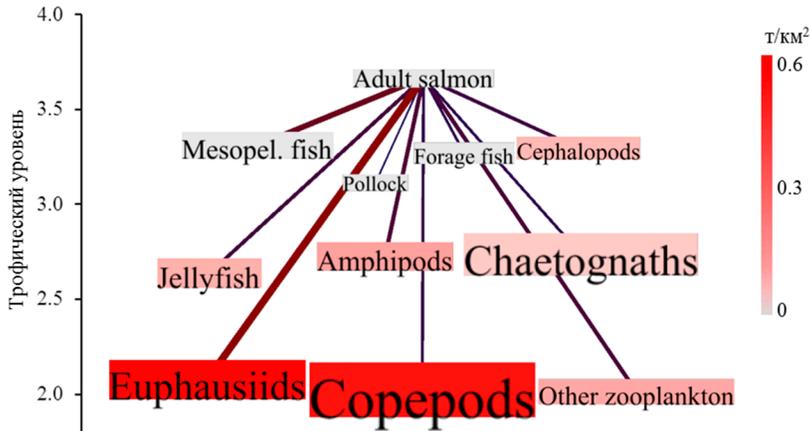


Рис. 5. Изменения в трофических потоках, идущих к лососям старше одного морского года жизни, в западной части Берингова моря при полуторном увеличении биомассы лососей относительно уровня 2006 г. Цвет показывает увеличение величины потребления (т/км²) за летне-осенний период

Fig. 5. Changes in trophic flows directed toward adult salmon in the western Bering Sea for the case of the salmon's biomass increasing in 1.5 times relative to its level in 2006. Box color indicates increase of consumption (t/km²) in summer and fall

Увеличившаяся нагрузка на копепод при моделируемом росте обилия лососей не является значительной. Экотрофический коэффициент по сравнению с 2006 г. вырастет с 0,88 до 0,89, что подразумевает еще достаточно большой остаток неиспользуемой пелагическими хищниками продукции. Однако для лососей не все копеподы могут быть доступны для потребления. Около четверти их общей биомассы составляют мелкая и средняя фракции (< 3 мм), не входящие в рацион лососей, обитающих в открытых морских водах. Из крупной фракции (макропланктона) значительную часть пищевого комка лососей обычно составляют такие крупные виды, как *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus* и *Eucalanus bungii*. Это доминирующие по биомассе виды копепод в открытых водах Берингова моря. На их долю приходится от 60 до 90 % биомассы копепод крупной фракции (Волков и др., 2006). Таким образом, лососи могут использовать в пищу около 45–70 % общей биомассы копепод, что, учитывая обилие этой группы, является очень большим объемом.

При втором варианте мы оставили долю копепод на прежнем уровне и попытались уравновесить модель за счет других групп. Выяснилось, что освободившаяся в результате снижения обилия минтая биомасса одних лишь эвфаузиид способна компенсировать полуторное увеличение обилия лососей. Для получения равновесного состояния доля эвфаузиид в их рационе увеличена с 33 до 41 % (табл. 6). Учитывая, что эта группа зоопланктона входит в состав излюбленной пищи лососей, такой вариант также вполне обычен. В Беринговом море подобное и даже более высокое значение эвфаузиид в рационе горбуши, кеты и нерки нередко отмечено в 1990-е и 2000-е гг. (Ефимкин и др., 2004; Волков и др., 2007).

Потребление лососями эвфаузиид за летне-осенний период при втором варианте вырастет на 1,1 т/км² (с 1,18 до 2,24). Так же заметно увеличится выведение амфипод (на 0,19 т/км²), прочего зоопланктона (на 0,17), медуз (на 0,15) и кальмаров (на 0,12 т/км²).

Помимо вышеперечисленных двух вариантов, модель может быть уравновешена за счет кальмаров и частично за счет амфипод и птеропод. В Беринговом море обычная доля этих объектов в питании горбуши, кеты и нерки — 15–20 %, а в отдельные годы она достигает 50 % (Ефимкин, 2006). Если же к этому добавить еще щетинкочелюстных, которые в настоящее время очень слабо вовлечены в трофические потоки (в моделях 1986 и 2006 гг. их продукция используется лишь на 8–15 %), то объем кормовых ресурсов станет еще более значительным.

Важно подчеркнуть, что описанные равновесные состояния модели были получены только за счет изменений в составе рационов лососей, без снижения интенсивности их питания. При снижении величины рационов изменения в их пищевых спектрах были бы еще менее значительны.

Полученные результаты показывают, что даже при дальнейшем росте численности лососей их пищевая обеспеченность останется на уровне более чем достаточном для удовлетворения их пищевых потребностей. Обильные кормовые ресурсы обеспечивают их необходимым количеством пищи без каких-либо значительных изменений в составе рационов и интенсивности питания.

Важно подчеркнуть, что представленные варианты изменений в трофических потоках основаны на грубых оценках и очень упрощенно описывают реальную картину. Они отражают статические состояния системы и не учитывают динамику продукции и потребления, а также косвенные связи между элементами. Кроме того, нами не была учтена разница в калорийности корма, имеющей большое значение в обеспечении энергетических потребностей рыб. Также остались за рамками исследований вопросы, связанные с возможными изменениями миграционной активности и пищевого поведения лососей в связи с ростом их численности и влияние этих факторов на продукционные показатели рыб. Для решения этих вопросов необходимы дальнейшие специальные исследования.

Заключение

Трофическая структура эпипелагических сообществ западной части Берингова моря значительно изменилась за последние 30 лет. В результате сильного сокращения численности минтая объем потребления пищи всем nekтоном снизился в два раза. Рост обилия лососей и кальмаров только в небольшой степени компенсировал это снижение.

От 1980-х к 2000-м гг. обилие лососей возросло на порядок. Соответственно увеличились объемы выедания ими кормовых ресурсов, при этом состав их рационов изменился в сторону увеличения значения в их питании представителей низших трофических уровней — эвфаузиид, копепод и птеропод.

После снижения численности минтая лососи остались практически единственными многочисленными хищниками четвертого трофического уровня в открытых водах Берингова моря. Благодаря высокой пищевой пластичности они способны эксплуатировать широкий спектр кормовых объектов со второго по третий трофический уровень, что создает большой объем их кормовой базы. Смоделированные сценарии дальнейшего увеличения обилия лососей (в полтора раза относительно уровня 2000-х гг.) показали, что современный уровень обилия кормовых ресурсов способен поддержать существование популяций лососей при еще более высокой их численности. Полученные выводы подкрепляют существующие утверждения о высоком обилии кормовых ресурсов в открытых морских водах и достаточной экологической емкости Северной Пацифики для тихоокеанских лососей, что дает предпосылки для расширения их искусственного воспроизводства на Дальнем Востоке (Шунтов, Темных, 2004, 2008а, 2011; Чучукало, 2006; Найдено, 2007; Шунтов и др., 2010а–г; Заволокин, 2011).

Авторы благодарят всех участников рейсов, осуществлявших сбор и первичную обработку материалов в 1986 и 2006 гг. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта Президента РФ (№ МК-3361.2013.4).

Список литературы

- Андреева В.В.** Биологическая характеристика массовых видов копепод северной части Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Севастополь : ИнБИОМ АН УССР, 1977. — 23 с.
- Арсеньев В.С.** Течения и водные массы Берингова моря : монография. — М. : Наука, 1967. — 135 с.
- Артюхин Ю.Б.** Гнездовая авифауна Командорских островов (современное состояние и динамика, охрана и перспективы использования) : дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 1991. — 163 с.
- Атлас по океанографии Берингова, Охотского и Японского морей** / И.Д. Ростов, Г.И. Юрасов, Н.И. Рудых и др. — Владивосток : ТОИ ДВО РАН, 2007 (<http://pacificinfo.ru/data/cdrom/2/>).
- Баланов А.А., Радченко В.И.** Новые данные о питании и пищевом поведении кинжалозуба *Anotopterus pharao* // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 4. — С. 492–498.
- Беклемишев К.В.** Питание некоторых массовых видов планктонных копепод в дальневосточных морях // Зоол. журн. — 1954. — Т. 33, № 6. — С. 1210–1230.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании нектона : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996. — 70 с.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А.** Результаты исследований питания тихоокеанских лососей в 2002–2006 гг. по программе «BASIS» // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 365–402.
- Волков А.Ф., Косенок Н.С., Кузнецова Н.А.** Результаты исследований осеннего питания тихоокеанских лососей в 2002–2004 гг. (программа «BASIS») // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 144. — С. 198–218.
- Горбатенко К.М., Долганова Н.Т.** Сравнительная уловистость различных типов планктонных сетей в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 146. — С. 213–225.
- Дулепова Е.П.** Планктонное сообщество эпипелагиали западной части Берингова моря: состав, продуктивность и сезонная динамика // Экол. моря. — 1993. — Вып. 44. — С. 8–15.
- Дулепова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.
- Ефимкин А.Я.** Питание и пищевые отношения массовых видов рыб эпипелагиали Берингова моря : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 173 с.
- Ефимкин А.Я., Волков А.Ф., Кузнецова Н.А.** Питание тихоокеанских лососей в Беринговом море в осенний период 2003 г. и летом 2004 г. // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 370–387.
- Заволокин А.В.** Сравнительная характеристика пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) в Беринговом море в 2002–2006 гг. // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 151, № 2. — С. 218–230.
- Заволокин А.В., Глебов И.И.** Обилие мелкоразмерного нектона в западной части Берингова моря по данным траловых учетов и по модельным оценкам // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 95–116.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В.** Питание и особенности роста тихоокеанских лососей : монография. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — 304 с.
- Кожевников Б.П.** Динамика численности, основные черты биологии и продукция *Oithona similis* Claus (Copepoda: Cyclopoidea) в северной части Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1979. — 25 с.
- Кузин А.Е.** Морские млекопитающие Берингова моря (ретроспективный анализ промысла и численности) // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 134. — С. 46–100.
- Найденко С.В.** Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 214–239.
- Павлютин А.П.** О трофической роли детрита // Тр. ЗИН АН СССР. — 1987. — Т. 165. — С. 136–141.
- Погодин А.Г.** Основные черты биологии *Euphausia pacifica* (Euphausia: Crustacea) в условиях северной части Японского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 1990. — 20 с.
- Пономарева Л.А.** Биология эвфаузиид Мирового океана : монография. — М. : Наука, 1990. — 210 с.
- Радченко В.И.** Модель Экопас — перспективный инструмент для сравнительного исследования функционирования экосистем Охотского и Берингова морей // Мат-лы 1-й открытой междунар. конф. «Перспективные методы оценки изменений геофизических явлений, экосистем и технологических процессов при изучении и освоении природных ресурсов субарктического Охотоморья». — Южно-Сахалинск, 2011. — С. 70–81.
- Радченко В.И., Волков А.Ф., Фигуркин А.Л.** Особенности сезонного состояния планктонных и рыбных сообществ эпипелагиали Берингова моря // Экология морей России. Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 326–335.

- Раймонт Дж.** Планктон и продуктивность океана. Зоопланктон : монография. — М. : Агропромиздат, 1988. — 355 с.
- Смирнов Г.П., Велижанин А.Г.** Колонии морских птиц Чукотского национального округа // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1986. — Т. 91(3). — С. 29–35.
- Темных О.С.** Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 47 с.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 511 с.
- Шунтов В.П.** Птицы дальневосточных морей России : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1998. — Т. 1. — 450 с.
- Шунтов В.П.** Численность и распределение морских птиц в восточной части Дальневосточной экономической зоны СССР в осенний период. Сообщение 1: Морские птицы западной части Берингова моря // Зоол. журн. — 1988. — Т. 67(10). — С. 1538–1548.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 19–36.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008а. — Т. 1. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщение 2. Современный статус пелагических и донных сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 155. — С. 33–65.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- 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. 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы nekтона // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 161. — С. 25–52.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 160. — С. 149–184.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Долганова Н.Т. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого nekтона — кормовой базы тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010в. — Т. 160. — С. 185–208.
- 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. 3. Суточная ритмика питания, состав рационов и избирательность питания тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010г. — Т. 161. — С. 3–24.
- Aydin K.Y., Lapko V.V., Radchenko V.I., Livingston P.A.** A comparison of the Eastern Bering and Western Bering Sea Shelf and Slope Ecosystems Through the Use of Mass-Balance Food Web Models : U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-130. — 2002. — 78 p.
- Christensen V., Pauly D.** ECOPATH II — a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics // Ecol. Modelling. — 1992. — Vol. 61. — P. 169–185.
- Essington T.E.** Evaluating the sensitivity of a trophic mass-balance model (ECOPATH) to imprecise data inputs // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2007. — Vol. 64. — P. 628–637.
- Irvine J.R., Tompkins A., Saito T. et al.** Pacific Salmon Status and Abundance Trends — 2012 Update : NPAFC Doc. 1422, rev. 2. — 2012. — 90 p.
- Naydenko S.V.** The Feeding habits of the Pacific Salmon, Their Trophic Status and Role in the North Pacific Marine Ecosystem // Salmon: Biology, Nutrition and Consumption. Series: Fish, Fishing and Fisheries. — N.Y. : Nova Sci. Publishers, Inc, 2010. — P. 61–111.
- Pauly D., Christensen V., Walters C.J.** Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries // ICES J. of Marine Science. — 2000. — Vol. 57. — P. 697–706.
- Polovina J.J.** An approach to estimating an ecosystem box model // U. S. Fish Bull. — 1985. — Vol. 83(3). — P. 457–460.
- Sheader M., Evans F.** Feeding and gut structure of *Parathemisto gaudichaudi* (Guerin) (Amphipoda, Hyperidea) // J. Mar. Biol. Ass. — 1975. — Vol. 33(3). — P. 641–657.

Поступила в редакцию 14.04.14 г.