

УДК 574.523(265.53)

К.М. Горбатенко, И.В. Мельников*Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**ТРОФОДИНАМИКА ГИДРОБИОНТОВ В ЭПИПЕЛАГИАЛИ
ОХОТСКОГО МОРЯ В 2000-Е ГГ.**

На основе трофодинамического моделирования получены новые данные о переносе вещества и энергии между основными компонентами биоты экосистемы Охотского моря с учетом темпа их продуцирования и потребления пищи. Данные исследований по зоопланктону и нектону, питанию гидробионтов, изотопному составу и органическому углероду позволили обосновать основные трофодинамические связи в пелагических и донных сообществах Охотского моря для периода 2000–2014 гг. Для всего моря общая продукция зоопланктона составила 2616 млн т сырого вещества (нехищный планктон — 2275 млн т, хищный — 341 млн т). Высокая суммарная продукция зоопланктона в Охотском море, помимо благоприятных климато-океанологических условий, связана с доминированием в нем высокопродуктивных видов. Расчеты по потреблению хищниками зоопланктона в Охотском море показали, что в течение года потребляется только 22,4 % общей годовой продукции зоопланктона (хищный планктон — 16,2 %, нектон — 6,2 %). Использование органического углерода в качестве оценки энергии дало возможность установить, что в пелагиали Охотского моря на I трофическом уровне продуцируется 831,0 млн тС/год органического вещества, на II — 177,400, на III — 18,100, на IV — 0,740, на V — 0,016 млн тС/год. Сопоставление уровней продуцирования и потребления позволяет заключить, что пелагическим нектоном в 2000-е гг. (2000–2014 гг.) пищи в среднем потреблялось 159 млн т/год. Среди кормовых объектов в годовом рационе нектона зоопланктон составил 85,5 %, нектон — 12,8, зообентос — 1,7 % по биомассе. Доля минтая по объему потребления корма в эпипелагиали Охотского моря составила 50,7 % общего потребления нектоном, сельди — 18,9, кальмаров — 16,6, мойвы — 7,6, серебрянки — 5,3 и лососей — 0,9 %. Суммарно нектоном выедается всего 6,2 % годовой продукции зоопланктона. Суммарная годовая продукция гидробионтов в эпипелагиали Охотского моря составляет более 1 млрд тС (1027,4 млн тС/год, или 17,85 млрд т сырого вещества). Без первичной продукции, которая составляет 67,60 % валовой продукции в углеродном эквиваленте, наиболее весомый вклад в продукцию вносят микрогетеротрофы — 13,30 % — и доминирующие группы зоопланктона (копеподы — 11,40 %, эвфаузииды — 5,50, сагитты — 1,20, гиперииды — 0,50 %), а на долю нектона приходится всего 0,13 %.

Ключевые слова: трофодинамические связи, эпипелагаль, зоопланктон, нектон, Охотское море.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-143-163.

* Горбатенко Константин Михайлович, доктор биологических наук, заведующий сектором, e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru; Мельников Игорь Владимирович, кандидат биологических наук, заместитель директора, e-mail: igor.melnikov@tinro-center.ru.

Gorbatenko Konstantin M., D.Biol., head of section, Pacific branch of VNIRO (TINRO), Shevchenko Alley, 4, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru; Melnikov Igor V., Ph.D., deputy director, Pacific branch of VNIRO (TINRO), Shevchenko Alley, 4, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: igor.melnikov@tinro-center.ru.

Gorbatenko K.M., Melnikov I.V. Trophodynamics of marine organisms in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in 2000s // *Izv. TINRO*. — 2019. — Vol. 198. — P. 143–163.

New data on matter and energy transfer between major components of the Okhotsk Sea ecosystem are obtained on the base of trophodynamic modeling, taking into consideration their production and food consumption rates. The main trophodynamic relationships in the pelagic and bottom communities are determined from observations on zooplankton and nekton abundance, organic carbon content, food habits of marine organisms, and their isotope composition in 2000–2014. The total zooplankton production in the entire Okhotsk Sea in these years is assessed as $2616 \cdot 10^6$ t in raw weight, including $2275 \cdot 10^6$ t for non-predatory plankton, and $341 \cdot 10^6$ t for predatory plankton. So high total production of zooplankton is conditioned by favorable environmental conditions and dominance of high-productive species. Taking into account the rate of zooplankton consumption by predators, only 22.4 % of the total annual zooplankton production was consumed annually, with 16.2 % grazed by predatory plankton and 6.2 % by nekton. In carbon units, $831.0 \cdot 10^6$ tC was produced annually in the Okhotsk Sea at the first trophic level, $177.4 \cdot 10^6$ tC at the second trophic level, $18.1 \cdot 10^6$ tC at the third trophic level, $0.74 \cdot 10^6$ tC at the fourth trophic level, and $0.016 \cdot 10^6$ tC at the fifth trophic level. Pelagic nekton consumed $159 \cdot 10^6$ tC annually. The nekton prey included 85.5 % of zooplankton, 12.8 % of nekton, and 1.7 % of zoobenthos, by biomass. The main part of zooplankton consumed by nekton (50.7 %) was grazed by walleye pollock, 18.9 % by herring, 16.6 % by squids, 7.6 % by capelin, 5.3 % by deep-sea smelt, and 0.9 % by salmon. The total annual production of organisms in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea exceeded 10^9 tons of C ($1027.4 \cdot 10^6$ tC/year equal to the biomass of $17.85 \cdot 10^9$ t in wet weight). Primary production is estimated as 67.60 % of gross production in carbon units, microheterotrophic organisms produce 13.30 %, dominant zooplankton groups — 18.60 % (copepods 11.40 %, euphausiids 5.50 %, sagittas 1.20 %, and hyperiids 0.50 %), the portion of nekton production is estimated as 0.13 % of gross production.

Kew words: trophodynamic link, epipelagic layer, zooplankton, nekton, Okhotsk Sea.

Введение

Охотское море — главный рыбопромысловый район России, регулярный мониторинг состояния его биологических ресурсов осуществляется в течение многих десятилетий [Шунтов, 2016]. Частью этих исследований почти всегда было изучение кормовой базы и трофических отношений гидробионтов. С внедрением в практику экологического мониторинга и экосистемных подходов появилась необходимость расширения и углубления трофологических работ, в том числе уточнения трофического статуса и энергетической ценности гидробионтов.

Одной из основных задач исследований трофодинамики гидробионтов является установление закономерностей биологической трансформации вещества и энергии в водоемах. В водных экосистемах выделение дискретных трофических уровней, между которыми происходит передача вещества и энергии, затруднено ввиду того что существенная часть продукции растений и животных накапливается в виде детрита, потребляемого многими видами гидробионтов (особенно беспозвоночными), среди которых значительная часть является всеядными. Таким образом, для выявления и оценки потоков энергии в водоемах необходимо определение реального трофического статуса и энергетического потенциала всех массовых видов гидробионтов, составляющих трофическую сеть.

В российских гидробиологических исследованиях изучение водных экосистем на основе анализа природных соотношений стабильных изотопов и определения количества органического углерода в гидробионтах до настоящего времени не получило широкого применения. В связи с важностью проблемы в ТИНРО-центре в 2003 г. такие исследования были начаты [Горбатенко и др., 2004a].

Одно из направлений трофологических работ — экосистемное моделирование, которое получает все более широкое развитие в исследованиях многих районов Мирового океана, в том числе дальневосточных морей. Построенные ранее [Дулепова, 2002; Радченко, 2011, 2015; Заволокин, 2014] трофодинамические модели для дальневосточных морей позволили на определенном этапе исследовать динамику процессов и их сбалансированность в экосистеме. Представленные модели имели существенные

различия, связанные с отсутствием полной информации по обилию всех компонентов экосистемы (в особенности низших трофических уровней) и их роли в трофических потоках [Заволокин, 2014], а также достоверных энергетических показателей гидробионтов (выраженных в калориях или в органическом углероде). Ранее В.И. Радченко [2011] при построении трофодинамических моделей отмечал, что на данном этапе исследований трофических отношений планктона Охотского моря мы не можем дать достоверную информацию по рационам и определить соотношение у конкретных видов и даже групп планктона, какую долю в пищевом рационе составляют автотрофы и гетеротрофы.

Существует несколько подходов определения уровня первичного продуцирования и трансформации энергии в трофических сетях, но в современных исследованиях наиболее часто количественные показатели представляют в единицах массы углерода. Это связано с тем, что углерод является основным элементом трансформируемого в экосистемах органического вещества и содержится во всех компонентах организмов (жирах, белках, углеводах). Для исследований по определению формирования органического углерода и путей его трансформации необходимо определять его количество в гидробионтах, чтобы в дальнейшем потоки вещества (или энергии) в трофической сети выражать в единицах массы углерода. В настоящее время легко и наиболее точно химический состав организмов определяют «сжиганием» в элементном анализаторе (CN-анализатор).

В представленной работе использовалась информация, полученная в экспедициях ТИНРО-центра в 2000-е гг. при изучении эпипелагиали Охотского моря, а именно по составу, структуре и межгодовой динамике планктонных и нектонных сообществ, питанию гидробионтов, изотопному составу мягких тканей и количеству органического углерода в доминирующих популяциях.

Основная цель настоящей работы — количественная оценка трофодинамики пелагических гидробионтов в эпипелагиали Охотского моря.

Материалы и методы

Планктон облавливали в слое 0–200 м (0–дно при глубине менее 200 м) сетью БСД (площадь входного отверстия 0,1 м², сито с ячейей 0,168 мм) и обрабатывали по единой методике, принятой в ТИНРО-центре, с введением поправок на недолов отдельных групп планктона [Волков, 2008]. Всего было собрано и обработано более 10 тыс. проб планктона.

Ранее были определены суточное, сезонное и годовое потребление пищи различными планктонными и нектонными гидробионтами, составляющими основу пелагических биоценозов, при этом материалы и методы уже подробно освещены в литературе [Горбатенко и др., 2004а, б; Горбатенко, 2016а, б; Горбатенко, Левицкая, 2016; Горбатенко, Мельников, 2016].

Сборы зоопланктона и нектона для изотопного анализа и определения органического углерода проводили в 2003–2014 гг. Сетной планктон собирали планктонными сетями (Бонго, БСД, ИКС). Локализация планктонных и траловых станций совпадала (рис. 1). В большинстве случаев при изучении пелагиали применяли разноглубинный трал 80/376 (с мелкочечной вставкой).

Соотношение стабильных изотопов углерода (¹³C и ¹²C) и азота (¹⁵N и ¹⁴N) в образцах определяли в общепринятой форме в виде относительной величины δ (в промилле), которую измеряют как разницу между соотношением изотопов в исследуемом объекте и стандарте:

$$\text{для углерода } \delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left[\left(\frac{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{образца}}}{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{стандарта}}} - 1 \right) \right] \cdot 1000;$$

$$\text{для азота } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = \left[\left(\frac{{}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{образца}}}{{}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}_{\text{стандарта}}} - 1 \right) \right] \cdot 1000.$$

Для унификации данных значения стабильных изотопов углерода приведены относительно карбоната Vienna Pee Dee Belemnite [V-PDB], а азота — относительно атмосферного азота. Для калибровки использовали стандарты IAEA CH-6, NBS-22, IAEA N-1 и IAEA N-2 (Международное агентство по атомной энергии, Вена). Точность определения величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ составила соответственно $\pm 0,06$ и $\pm 0,10$ ‰.

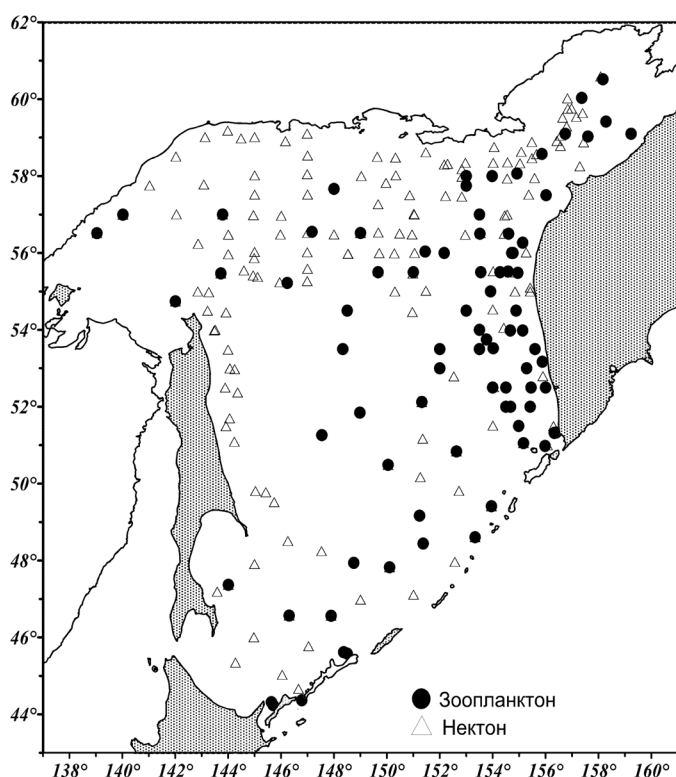


Рис. 1. Станции отбора проб гидробионтов в Охотском море для определения соотношения стабильных изотопов и количества органического С в их тканях в период 2003–2014 гг.

Fig. 1. Scheme of tissue sampling in the Okhotsk Sea in 2003–2014 for analysis of the stable isotopes and organic carbon content in marine organisms

Реальный трофический уровень, занимаемый тем или иным видом в пищевых сетях водных экосистем, определяли по изотопному составу азота [Post, 2002]:

$$TU_k = \lambda + (\delta^{15}N_k - \delta^{15}N_0) / \Delta,$$

где TU_k — трофический уровень консумента; $\delta^{15}N_k$ — изотопный состав азота консумента; $\delta^{15}N_0$ — изотопный состав азота организмов, принимаемых за основание данной пищевой цепи (первичных продуцентов или первичных консументов); Δ — величина изменения изотопного состава на одном трофическом уровне (принимали как 3,4 ‰ [Minagawa, Wada, 1984]); λ — значение трофического уровня организмов, принимаемых за основание пищевой цепи (I — для первичных продуцентов или II — для первичных консументов).

Ввиду отсутствия прямых измерений изотопного состава фитопланктона за основание пищевой цепи пелагиали консументов первого порядка принимали копепода *Eucalanus bungii*. Этот вид копепод, относящийся к тонким фильтраторам, показывал по нашим данным наименьшие значения $\delta^{15}N$ среди зоопланктона Охотского моря во все сезоны, поэтому мы полагаем, что он занимает трофический уровень II [Горбатенко и др., 2014], также приняли $\delta^{15}N_0$ для весны равным 7,8, для лета — 6,9, для осени — 7,8, без ранжирования на сезоны — в среднем 7,4.

Для определения органического углерода и азота брали пробы конкретных видов гидробионтов, состоящие из 1–100 особей (в зависимости от размеров организмов), у нектона отбирали мышечную ткань массой 3–10 г с дорзальной стороны, которую промывали дистиллированной водой для удаления солей, затем высушивали в сушильном шкафу в течение 12–24 ч при температуре 60 °C до полного обезвоживания. Высушенные пробы перетирали с помощью корундовой ступки и пестика, снова высушивали до постоянной массы и использовали для определения содержания органического углерода и азота «сжиганием» в элементном CNH-анализаторе EURO-3000.

Обзор методов расчета продукции показал, что все они основаны на данных по соматическому и генеративному росту особей, составляющих популяцию [Заика, 1972; Сушеня, 1975; Винберг, 1979; Иванова, 1985; и др.]. Для определения продукции популяции необходимо располагать сведениями о скорости продукции особей, т.е. скорости роста,

образования половых продуктов и экзубиев и выделения жидких метаболитов [Иванова, 1985]. Для расчета удельной суточной продукции гидробионтов использованы данные по их возрастному составу, биомассе и плотности. Вычисление продукции копепод осуществляли традиционным способом по уравнению Бойсен-Иенсена [Boysen-Jensen, 1919]

$$P_t = B_2 - B_1 + V_e,$$

где B_1 и B_2 — биомасса вида в начале и в конце периода наблюдения $t = t_2 - t_1$; V_e — убыль за счет выедания, естественной смертности и прижизненных потерь вещества. V_e вычисляли по формуле

$$V_e = N_1 - N_2 \frac{1}{2} \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} \right),$$

где N_1 и N_2 — соответственно начальная и конечная численность за определенный период.

Продукцию надпопуляционных систем, состоящих из нескольких трофических уровней, определяли по общепринятым методикам [Заика, 1983; Иванова, 1985; Виноградов, Шушкина, 1987]. Продукция трофического уровня равна сумме продукций входящих в него популяций. Продукция системы, состоящей из n трофических уровней, будет равна:

$$P = P_1 + P_2 + \dots P_n - A_2 - \dots A_n,$$

где P_n и A_n — соответственно продукция и ассимилированная энергия трофического уровня n .

Общая продукция сообщества зоопланктона складывается из суммы продукций нехищного (фито-, эврифагов) и хищного зоопланктона за вычетом пищи, ассимилированной хищниками [Заика, 1983; Иванова, 1985]. Общая продукция зоопланктонного сообщества определяется по следующему выражению:

$$P(\text{зоопланктона}) = P(\text{нехищного зоопланктона}) + P(\text{хищного зоопланктона}) - P(\text{хищного зоопланктона}) / K(\text{коэффициент эффективности второго порядка для хищного планктона}).$$

Согласно Ю.И. Сорокину [1982], коэффициент эффективности (K) для хищного планктона в морских экосистемах составляет 0,3–0,4. Общая продукция дает представление об общем объеме органического вещества, создаваемого зоопланктоном. В гидробиологических исследованиях с целью оценки кормовых ресурсов водоема также используется реальная продукция зоопланктона, которая рассчитывается как разница между суммарной продукцией всех компонентов, входящих в сообщество, и частью продукции, потребляемой внутри сообщества (планктонными хищниками), т.е. реальная продукция — это часть общей продукции, которая доступна рыбам в качестве корма.

Продукционные характеристики зоопланктона ранее в Охотском море исследовались у доминирующих видов зоопланктона [Шебанова, 2007; Шебанова и др., 2010, 2011, 2012; Чучукало и др., 2013]. Все приведенные в перечисленных работах данные позволили рассчитать продукцию массовых видов, составлявших основу биомассы у 4 доминирующих таксономических групп зоопланктона в Охотском море.

Результаты и их обсуждение

Планктон. На основании литературных данных [Шушкина, Виноградов, 1988; Сорокин и др., 1995, 1997; Налетова и др., 1997; Матвеев, 2006; Матвеев, Жигалов, 2008], которые получены в основном при академических исследованиях, на данном этапе первичную продукцию Охотского моря принимаем (с учетом рециклинга) за $450 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$, продукцию бактерий — $67,5 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$, а продукцию простейших — $27,0 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{год}$. Входящие в состав взвешенного органического вещества микрогетеротрофы вместе с фитопланктоном формируют в морях основу, на которой базируются все трофические пирамиды [Сорокин, 1977].

Исследования зоопланктона в ТИНРО-центре в течение 30-летнего периода показали, что повсеместно в Охотском море в течение года доминировали 5 видов. Это интерзональ-

ные копеподы *Metridia okhotensis* и *Neocalanus plumchrus*, эвфаузииды *Thysanoessa raschii*, *Thysanoessa longipes* и сагитты *Sagitta elegans* [Горбатенко, 1997]. Проведенные расчеты средних биомасс зоопланктона для 2000-х гг. показали близкие к среднемноголетним данным значения за весь период исследований (рис. 2). Среднемноголетняя биомасса зоопланктона в 2000-е гг. в эпипелагиали оценивается в 214,6 млн т сырого вещества, или 140,9 г/м². Основу биомасс составляют копеподы — 48,3 %, эвфаузииды — 26,9, сагитты — 19,9 и амфиподы — 2,7 %.

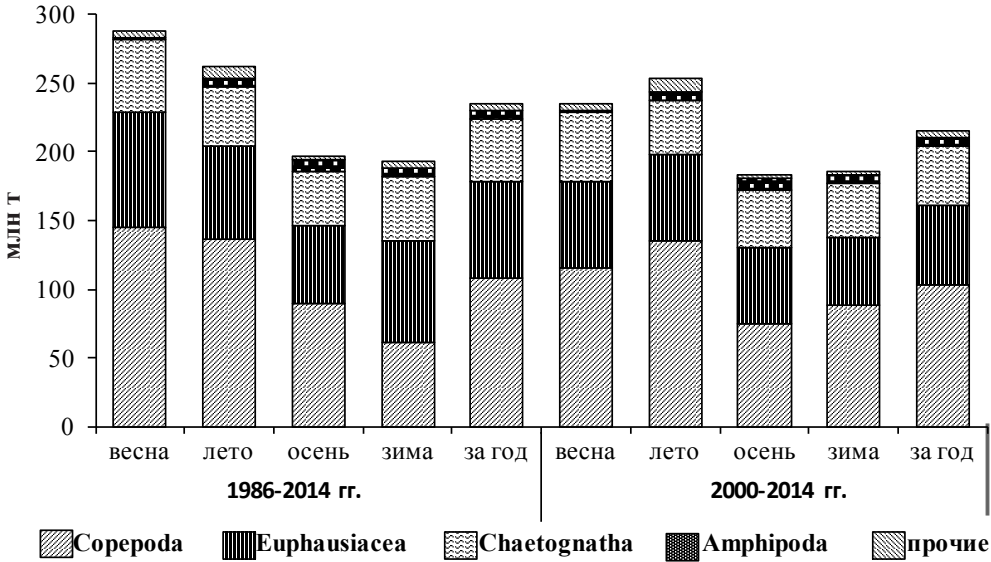


Рис. 2. Среднемноголетняя биомасса зоопланктона в Охотском море в различные периоды исследований

Fig. 2. Mean biomass of zooplankton in the Okhotsk Sea, by periods

В табл. 1 представлены средние значения биомассы и продукции основных доминирующих групп зоопланктона в Охотском море по сезонам.

Среднемноголетняя (2000–2014 гг.) биомасса (В) и продукция (Р) доминирующих групп планктона в эпипелагиали Охотского моря, млн т

Averaged for 2000–2014 biomass (B) and production (P) of dominant plankton groups in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea, by seasons, 10⁶ t

Группа	Зима			Весна			Лето			Осень		
	В	Р	Р/В	В	Р	Р/В	В	Р	Р/В	В	Р	Р/В
Эвфаузииды	49,4	98,8	2,0	61,4	141,2	2,3	63,8	210,5	3,3	56,0	142,2	2,5
Копеподы	88,2	245,2	2,8	116,5	435,7	3,7	135,4	705,4	5,2	74,1	259,4	3,5
Гиперииды	6,4	15,3	2,4	1,6	5,3	3,3	6,9	19,3	2,8	8,7	28,3	3,3
Сагитты	39,3	27,5	0,7	51,2	71,7	1,4	37,8	94,5	2,5	42,5	59,5	1,4
Прочие	3,1	6,1	2,0	4,8	12,9	2,7	9,0	31,2	3,5	2,2	5,8	2,7
Суммарно	186,4	392,9	2,1	235,5	666,8	2,8	252,9	1060,9	4,2	183,5	495,2	2,7

Примечание. ±SE — не превышала 10 % от представленных биомасс.

Расчеты проведены для различных биотопов (прибрежная зона, надшельфовая и открытые воды) по сезонам, затем через средневзвешенные величины получили средние значения продукции в отдельные сезоны по всему морю. Наиболее высокая продукция наблюдается у копепод: суммарная продукция зимой оценена в 245,2 млн т (Р/В-коэффициент = 2,8), весной — 435,7 (Р/В = 3,7), летом — 705,4 (Р/В = 5,2), осенью — 259,4 млн т (Р/В = 3,5) (табл. 1). Годовая продукция копепод оценена в 1645,7 млн т сырой массы, а среднесезонный Р/В-коэффициент составляет 3,8. Высокая продукция

группы копепод в Охотском море (годовой Р/В = 15,2) вызвана доминированием в нем двух видов — *N. plumchrus* и *M. okhotensis* [Горбатенко, 1997], отличающихся максимальной продукцией с годовыми Р/В-коэффициентами выше 15 [Шебанова, 2007; Шебанова и др., 2010, 2011, 2012; Чучукало и др., 2013]. Например, в Беринговом море и в тихоокеанских субарктических водах (СЗТО), где в группу доминирующих видов копепод входят менее продуктивные виды — *Neocalanus cristatus*, *Metridia pacifica* и *E. bungii*, величина годового Р/В-коэффициента которых ниже 10. У эвфаузиид в Охотском море также абсолютно преобладают 2 наиболее продуктивных вида — *T. longipes* и *T. raschii* [Горбатенко, 2018], у которых годового Р/В-коэффициент выше 10 [Чучукало и др., 2013]. При сравнении с СЗТО, где доминирует *Euphausia pacifica* с годовым Р/В-коэффициентом, равным 6, продукция эвфаузиид в Охотском море более чем в 1,5 раза выше, чем в прилегающих тихоокеанских водах. Среди гипериид в Охотском море также доминирует наиболее продуктивный вид *Themisto pacifica* [Шебанова и др., 2014]. Таким образом, можно заключить, что Охотское море является наиболее продуктивным водоемом в связи с доминированием в нем видов зоопланктона, у которых наблюдается максимальная продукция.

Суммарная продукция зоопланктона в эпипелагиали в 2000-е гг. зимой оценена в 392,9 млн т (Р/В = 2,1), весной — 666,8 (Р/В = 2,8), летом — 1060,9 (Р/В = 4,2), осенью — 495,2 млн т (Р/В = 2,7) (табл. 1).

В зоопланктонных сообществах основную роль в создании органического вещества играют планктеры с низким трофическим статусом — фито- и эврифаги, однако весьма существенна и роль планктонных хищников, которые, с одной стороны, создают органическое вещество, а с другой — потребляют фильтраторов, снижая их продукцию. Для всего моря общая среднегодовая продукция зоопланктона в 2000-е гг. оценена в 2616 млн т сырой массы, включая продукцию нехищного планктона (в основном копеподы и эвфаузииды) — 2275 млн т и хищного (в основном сагитты и гиперииды) — 341 млн т.

Питание. На основании данных по составу пищи, величине суточных рационов (СПР) в Охотском море в 2000-е гг. для мирного и хищного планктона [Горбатенко, 2016а, б], а также нектона [Горбатенко, Левицкая, 2016; Горбатенко, Мельников, 2016] проведены расчеты выедания кормовых объектов, как в различные сезоны, так и в течение года.

Данные по питанию хищного зоопланктона Охотского моря, основу которого составляют сагитты [Горбатенко, 2016б], показали, что за год хищным планктоном суммарно потребляется 424 млн т, что составляет около 50,5 % валового запаса, или 16,2 % продукции зоопланктона. При этом основной пресс приходился на популяции копепод — 19,7 % общей годовой продукции этой группы (табл. 2).

Таблица 2

Доли выедания хищным планктоном и нектоном продукции зоопланктона и его доминирующих групп в эпипелагиали Охотского моря (за год), %

Table 2

Percentage of zooplankton and its dominant groups production consumed annually by predatory plankton and nekton in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea

Пищевой компонент	Хищный планктон	Нектон	Суммарно
Весь зоопланктон	16,2	6,2	22,4
Эвфаузииды	1,3	15,7	17,0
Копеподы	19,7	2,7	22,4
Гиперииды	0,2	26,0	26,2
Сагитты	1,8	1,1	2,9

По потреблению нектоном пищевых компонентов установлено, что на обеспечение годового рациона нектона, который составляет 195 млн т [Горбатенко, Левицкая,

2016], уходит 15,7 % годовой продукции эвфаузиид, 2,7 — копепод, 26,0 — гипериид и 1,1 % — сагитт (табл. 2), а основным потребителем является минтай (рис. 3).

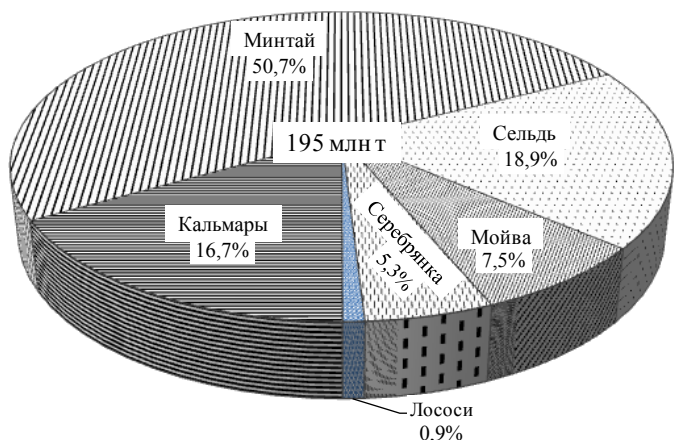


Рис. 3. Среднеголетные данные (2000–2014 гг.) по годовому потреблению пищи доминирующими видами nekтона

Fig. 3. Averaged for 2000–2014 annual food consumption by dominant nekton species

Таким образом, максимальный пресс со стороны nekтона приходился на гиперид и эвфаузиид, т.е. на те группы планктона, которые в меньшей степени выедались хищным планктоном (табл. 2). Всего в течение года хищный зоопланктон и nekтон в сумме потребляли 22,4 % общей годовой продукции зоопланктона, а пресс на копепод, гиперид и эвфаузиид распределен относительно равномерно из-за различных пищевых рационов у хищного планктона и nekтона.

Изотопные исследования гидробионтов показали сравнительно равномерное горизонтальное распределение значений $\delta^{15}\text{N}$ в эпипелагиали у доминирующих видов зоопланктона по акватории Охотского моря (рис. 4), что дает возможность построения трофодинамических моделей для всего моря.

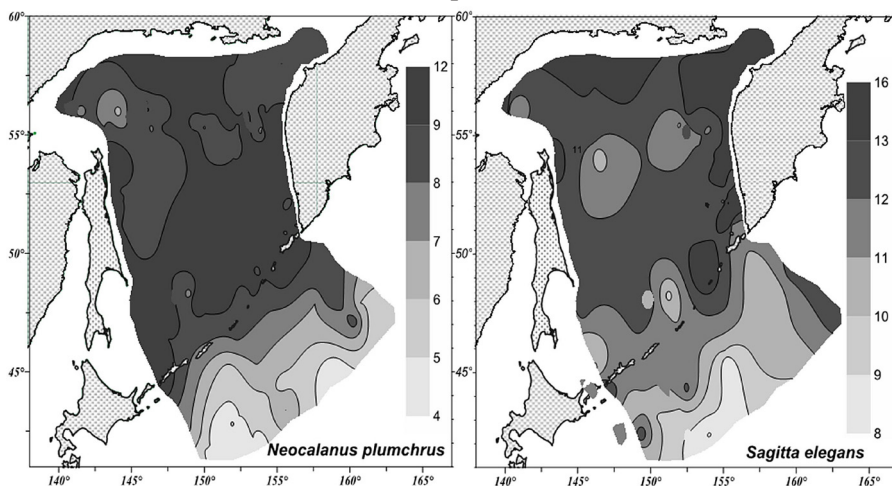


Рис. 4. Горизонтальное распределение значений $\delta^{15}\text{N}$ массовых видов нехищного (*N. plumchrus*) и хищного (*S. elegans*) зоопланктона в Охотском море и прилегающих тихоокеанских водах

Fig. 4. Spatial distribution of $\delta^{15}\text{N}$ content for the most abundant species of non-predatory (*N. plumchrus*) and predatory (*S. elegans*) zooplankton in the Okhotsk Sea and adjacent Pacific waters

В целом основные группы планктона во все сезоны демонстрируют закономерное увеличение значений $\delta^{15}\text{N}$ от мирных копепод к хищным медузам и хетогнатам (рис. 5). При этом сезонные изменения изотопного состава азота у зоопланктона существенно не изменяют его трофический статус: мирный планктон (фильтраторы) остается на I, а хищный планктон — на III трофических уровнях. У мирного зоопланктона средние значения $\delta^{15}\text{N}$ в Охотском море составляют $9,0 \pm 0,8$ ‰, у хищного зоопланктона — $12,8 \pm 0,9$, средние значения $\delta^{13}\text{C}$ — соответственно $-20,9 \pm 1,7$ и $-19,8 \pm 1,8$ ‰ [Горбатенко, 2018].

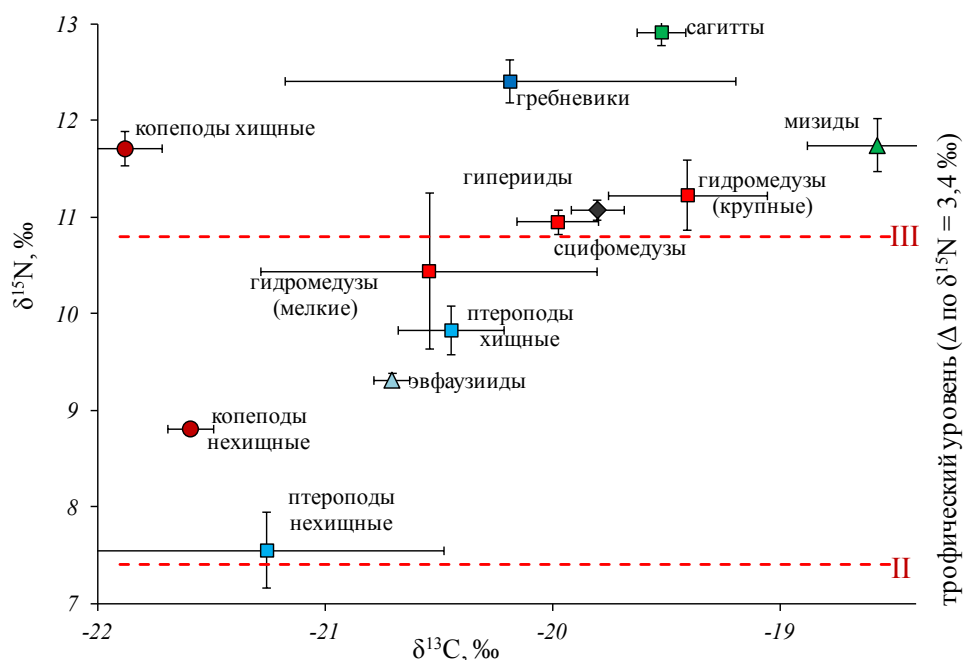


Рис. 5. Соотношения стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) основных групп зоопланктона в Охотском море

Fig. 5. Scatter-plot for content of stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) vs nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) for major zooplankton groups in the Okhotsk Sea

Сезонные изменения изотопного состава у основных видов нектона Охотского моря (за исключением мигрантов из Тихого океана) также практически отсутствуют [Горбатенко и др., в печати], поэтому при построении трофодинамических моделей можно использовать средние значения изотопных показателей за год (рис. 6).

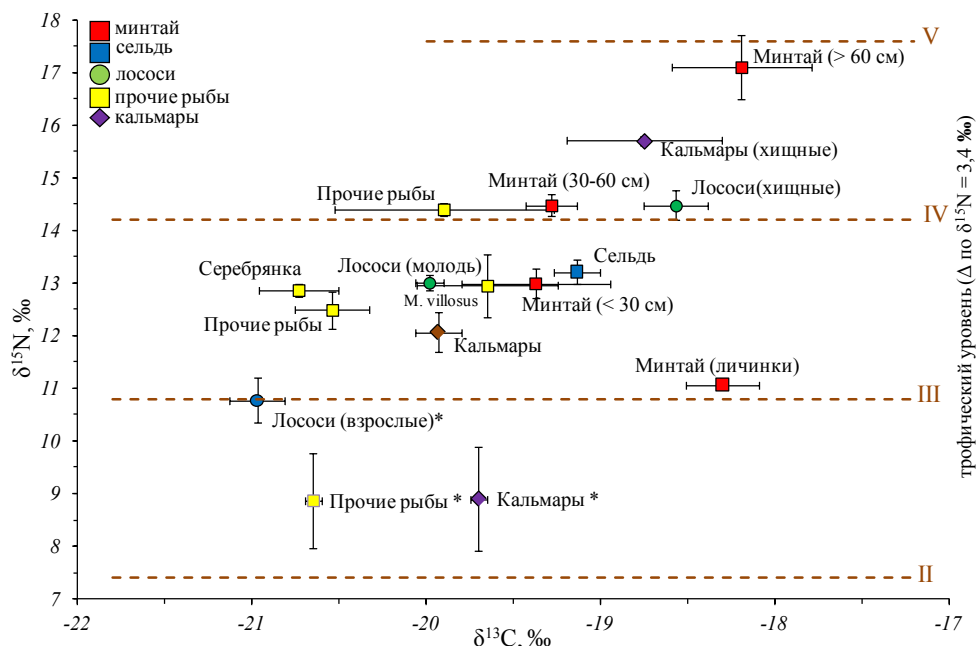


Рис. 6. Соотношения стабильных изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) нектона в эпипелагиали Охотского моря (без ранжирования по сезонам): звездочка — мигранты из Тихого океана

Fig. 6. Scatter-plot for content of stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) vs nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) for nekton species in the Okhotsk Sea (without seasonality): stars — migrants from the Pacific Ocean

Диапазон средних значений $\delta^{13}\text{C}$ исследованных видов рыб изменяется от $-20,2\text{‰}$ у серебрянки до $-17,9\text{‰}$ у сверхкрупного минтая (более 60 см), который ведет придонный образ жизни. Диапазон значений $\delta^{15}\text{N}$ nekтона (без учета тихоокеанских мигрантов) варьирует от 11,0 (личинки минтая) до 16,9 ‰ (минтай более 60 см) и отражает элемент хищничества отдельных видов. Изотопный состав азота не только варьирует у различных видов гидробионтов, но и может меняться в процессе онтогенеза. Так, у минтая трофический уровень с ростом изменяется достаточно существенно (рис. 6), прослеживается четкая зависимость между изменениями трофического статуса разноразмерных особей по данным $\delta^{15}\text{N}$ и содержанием в их рационе планктона, бентоса и nekтона [Горбатенко, Левицкая, 2016]. Аналогичная динамика смещения в течение жизни на более высокие трофические уровни характерна для многих гидробионтов, однако степень выраженности этой тенденции бывает разной. Например, в отличие от минтая, основу рациона сельди Охотского моря составляют 2 группы планктона — эвфаузииды и копеподы — объекты, принадлежащие ко II и, в меньшей степени, к III трофическим уровням [Горбатенко, Мельников, 2016]. Так как качественный состав пищевых объектов сельди практически не меняется с возрастом, это обуславливает постоянство изотопного состава углерода и азота [Горбатенко и др., 2013].

Исследования элементного состава свидетельствуют, что количество органического углерода в гидробионтах в сырой массе у ракообразных (копеподы, эвфаузииды, мизиды, гиперииды) в 2 раза выше, чем у ойкоплевр и сагитт, а при сопоставлении с медузами — более чем на порядок (рис. 7). Поэтому при расчетах продукции не следует использовать единый переводной коэффициент биомассы в углерод для всего зоопланктона, как это принято в некоторых исследованиях [Дворецкий, Дворецкий, 2010; и др.], так как содержание углерода в зоопланктоне напрямую зависит от доминирования той или иной группы (или видов, входящих в группу).

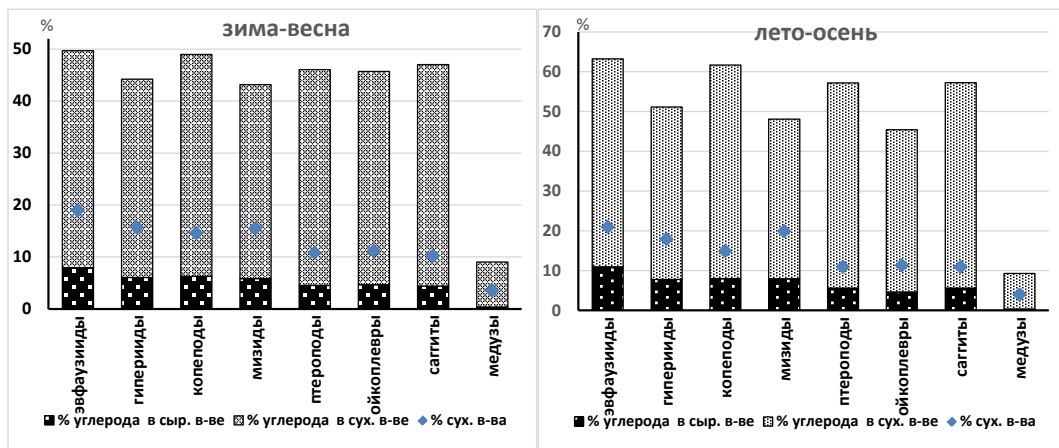


Рис. 7. Содержание органического углерода в зоопланктоне Охотского моря
Fig. 7. Organic carbon content for zooplankton in the Okhotsk Sea

У nekтона содержание органического углерода изменяется от 43,1 до 61,1 % в сухом веществе и от 7,2 до 18,4 % в сыром веществе (рис. 8).

Функционирование пелагических сообществ в 2000–2014 гг. Для определения продукционного потенциала основных элементов экосистемы Охотского моря, как и в работе В.Я. Бергера [2007] для экосистемы Белого моря, проанализированы отдельные составляющие продукционных процессов и сделана попытка соотнести их как между собой, так и с величиной потребления вещества и энергии на разных уровнях трофических цепей.

На основании накопленной в 2000-е гг. информации по биомассам и продукции групп и компонентов основных трофических уровней в пелагиали Охотского моря рассчитаны осредненные данные основных параметров продуцирования пелагического сообщества (табл. 3). При анализе функционирования сообществ в качестве меры его

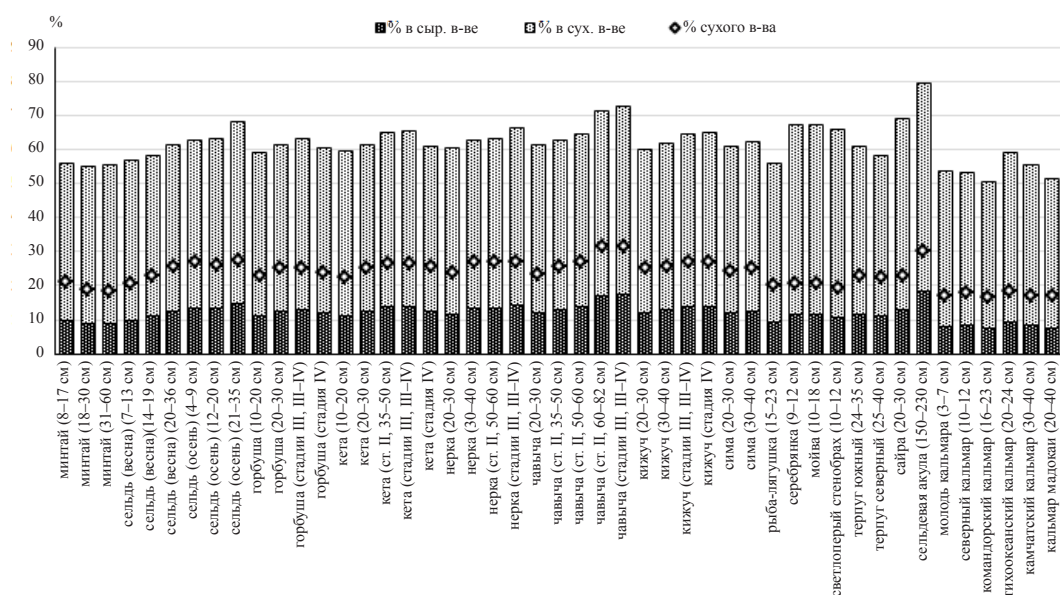


Рис. 8. Содержание органического углерода у доминирующих видов пелагических рыб и кальмаров Охотского моря

Fig. 8. Organic carbon content for the dominant species of pelagic fish and squid in the Okhotsk Sea

интенсивности обычно используют показатели энергии. В данном случае использовался углеродный эквивалент (см. рис. 7, 8). Как отмечено выше, продукция фитопланктона в Охотском море (I трофический уровень) оценена в 694,8 млн тС/год, микрогетеротрофов — 136,2 млн тС/год, что суммарно составило 831,0 млн тС/год «первопищи», или $151,8 \cdot 10^9$ млн т в сырой массе (табл. 3).

Расчеты, произведенные на основе данных по биомассам, продукции и содержанию органического углерода зоопланктона Охотского моря, показали, что на **II трофическом уровне** продукция копепод-фильтраторов в Охотском море составляет 117,2 млн тС/год, а их доля равна 66 % в углеродном эквиваленте (табл. 3). По нашим оценкам [Горбатенко, 2018] среднемноголетнее суммарное годовое потребление кормовых объектов копеподами составило 2945 млн т. В годовом рационе преобладает фитопланктон — 76,8 % по биомассе, а на долю микрогетеротрофов приходится 21,5 %. Продукция эвфаузиид оценена в 56,1 млн тС/год, а их доля на II трофическом уровне равна 31,6 % в углеродном эквиваленте (табл. 3). Годовое потребление корма эвфаузиидами составляет 1445,6 млн т, доля фитопланктона в рационе — 78,9 %, микрогетеротрофов — 19,4 % от общего годового потребления корма [Горбатенко, 2016б]. Суммарно на обеспечение годового рациона первичных консументов — копепод и эвфаузиид — уходит 28,9 % общей продукции «первопищи».

Перенос энергии на **III трофическом уровне** происходит через хищный планктон (см. рис. 5) и нектон (рис. 6). Наиболее весомый вклад вносят доминирующие группы хищного планктона, доля которых на III трофическом уровне составляет 96,5 % в углеродном эквиваленте (табл. 3). Продукция сагитт составляет 12,78 млн тС/год, а их доля на III трофическом уровне — 69,8 % в углеродном эквиваленте. Доля гипериид и медуз составляет соответственно 25,9 и 0,8 %. В работе К.М. Горбатенко [2016а] показано, что среднемноголетнее суммарное годовое потребление кормовых объектов сагиттами достигает 320 млн т. В годовом рационе сагитт преобладают копеподы — 281,4 млн т, или 87,9 % по биомассе от общего потребления, что составляет 64,7 % валового запаса копепод, и только 2,2 % — эвфаузиид и 2,0 % — сагитт. Стандартные расчеты выедания показали, что гиперииды потребляют за год 152,5 млн т корма. В рационе гипериид доминируют копеподы, годовое потребление которых составило 56,7 млн т (13,0 % от валового запаса копепод в Охотском море). Суммарно хищный планктон выедает 16,2 %

Таблица 3

Основные параметры продуцирования в пелагическом сообществе Охотского моря
в 2000–2014 гг.

Table 3

Major parameters of pelagic community productivity in the Okhotsk Sea

Тро- фиче- ский уро- вень	Компонент экосистемы	Био- масса, млн т сырого в-ва	Коэф- фици- енты сырого в-ва/С	Био- масса, млн тС/год	Р/В- коэф- фици- енты С	Про- дукция, млн т сырого в-ва	Про- дукция, млн тС/год	Про- дук- ция, г/С/м ²	Значимость компонен- тов на тро- фическом уровне в С, %
I	Фитопланктон	63,2	20,0	3,2	220,0	13896,0	694,8	450,0	83,6
	Микроретеротрофы	64,0	9,4	6,8	20,0	1280,0	136,2	88,2	16,4
	Сумма	127,2	12,8	10,0	83,4	15176,0	831,0	538,2	100
II	Эвфаузииды	58,7	10,6	5,6	10,10	592,8	56,1	36,3	31,6
	Копеподы	108,3	14,0	7,7	15,2	1645,7	117,2	75,9	66,0
	Прочие	5,1	13,3	0,3	10,8	55,9	4,1	2,7	2,4
	Сумма	172,1	12,6	13,6	13,0	2294,4	177,4	114,9	100
III	Гиперииды	5,90	14,50	0,41	11,70	69,03	4,752	3,10	25,90
	Сагитты	42,70	20,0	2,13	6,0	256,20	12,780	8,30	69,80
	Медузы	4,10	285,20	0,01	10,0	41,0	0,144	0,10	0,80
	Сельдь	2,50	7,20	0,35	0,34	0,86	0,119	0,10	0,70
	Серебрянка	1,80	8,70	0,21	0,29	0,52	0,060	0,04	0,30
	Мойва	0,80	8,80	0,09	0,35	0,26	0,030	0,02	0,20
	Лососи	0,80	8,20	0,09	1,14	0,86	0,105	0,10	0,60
	Кальмары	0,50	11,90	0,04	2,50	1,25	0,105	0,10	0,60
	Минтай (< 30 см)	0,80	10,20	0,10	2,50	2,0	0,197	0,10	1,10
	Прочие*	0,11	10,02	0,01	0,40	0,14	0,010	0,01	0,04
	Сумма	60,01	17,55	3,44	5,36	372,12	18,302	11,97	100
IV	Минтай 30–60 см	8,520	11,11	0,767	0,70	5,960	0,537	0,348	82,2
	Кальмары	0,500	11,94	0,042	2,50	1,250	0,105	0,068	16,0
	Хищные лососи	0,020	8,20	0,002	0,84	0,017	0,002	0,001	0,3
	Усатые киты	0,721	5,43	0,133	0,01	0,007	0,001	0,001	0,2
	Прочие**	0,150	9,09	0,017	0,50	0,075	0,008	0,005	1,3
	Сумма	9,911	10,32	0,961	0,68	7,309	0,653	0,423	100
V	Минтай более 60 см	0,500	11,11	0,045	0,20	0,100	0,009	0,006	61,0
	Хищ. млекопит.***	0,244	5,43	0,045	0,03	0,007	0,001	0,001	9,1
	Прочие****	0,120	5,43	0,022	0,20	0,024	0,005	0,003	29,9
	Сумма	0,864	7,72	0,112	0,13	0,131	0,015	0,010	100

* Прочие мелкие рыбы.

** Хищные рыбы и морские птицы.

*** Зубатые киты и ластоногие.

**** Акулы, кинжалозуб, алепизавр и другие хищные рыбы, включая палтусов с пелагическим типом питания.

продукции зоопланктона, а основной пресс приходится на копепод — 19,7 % (табл. 3). Примерно на порядок меньше вклад функциональных групп nekтона, на их долю приходится всего 3,4 % общего количества органического вещества, сосредоточенного на III трофическом уровне (табл. 3).

В составе nekтона наиболее весомый вклад в трансформацию энергии вносят молодь минтая, сельдь, лососи, кальмары и серебрянка. Остальные представители nekтона, включая сеголеток минтая, составляют менее 0,1 % и отнесены к прочим.

За вычетом выедания хищным зоопланктоном реальная продукция зоопланктона, которая доступна рыбам, составляет 163,5 млн тС/год, или 2230 млн т сырой массы/год.

Сельдь. Среди видов nekтона на III трофическом уровне преобладала сельдь, ее запасы в Охотском море в период 2000–2014 гг. составляли в среднем около 2,5 млн т [Горбатенко, Мельников, 2016]. По данным В.И. Радченко [1994] средний Р/В-коэффициент сельди равен 0,34. Продукция сельди оценена в 0,86 млн т/год в сыром веществе. При использовании данных по органическому углероду nekтона продукция сельди составляет 0,119 млн тС/год, а ее доля на III трофическом уровне равна 0,7 % в углеродном эквиваленте (табл. 3). Как показали наши исследования, среднемноголетнее суммарное годовое потребление кормовых объектов сельдью составило 36,9 млн т [Горбатенко, Мельников, 2016]. Среди кормовых объектов в годовом рационе преобладал зоопланктон — 35,9 млн т, или 97,3 % по биомассе (4,2 % валового запаса зоопланктона).

Лососи. Тихоокеанские лососи обитают в Охотском море только часть года. Летом среднемноголетняя биомасса взрослых лососей в 2000–2014 гг. составила 483,2 тыс. т, для осени биомасса молоди и взрослых лососей определена в 272,4 тыс. т (неопубл. данные А.Н. Старовойтова). Наиболее массовый вид лососей в дальневосточных морях — горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, у него наблюдается самый высокий среди лососей продукционный потенциал. По данным В.И. Радченко [1994] среднегодовой Р/В-коэффициент горбуши равен 7,70, тогда как для разновозрастной кеты — 0,84. В среднем Р/В-коэффициент для разноразмерной горбуши, кеты *O. keta* и нерки *O. nerka* в Охотском море составил 1,34, а доля этих видов от общего количества лососей в Охотском море равна 98,6 %. Расчеты показали, что суммарная продукция лососей (горбуши, кеты и нерки) в Охотском море составляла 0,105 млн тС/год, а их доля от общей продукции на III трофическом уровне была равна 0,6 % в углеродном эквиваленте (табл. 3).

Кальмары. В питании мелких и среднеразмерных кальмаров преимущественное значение имеет макропланктон, а у более крупных взрослых особей — nekтон. По нашим данным суммарное потребление кормовых объектов кальмарами составляет 32,4 млн т/год, доля планктона в рационе в среднем — 64 %, nekтона — 36 %. Согласно изотопным исследованиям, на III трофическом уровне находятся *Onychoteuthis borealijaponica*, *Berrytheuthis magister*, *Gonatopsis borealis*; на IV — *Gonatus madokai*, *Gonatus onyx* и др. Эпипелагические кальмары обладают высокой скоростью роста, их годовой Р/В-коэффициент оценивается в 2,5–3,7, в среднем — 3,1 [Зуев и др., 1985; Несис, 1985]. В 1979–2009 гг. среднемноголетняя биомасса nekтона в Охотском море оценена в 17,254 млн т, на кальмаров от этой величины приходится всего около 2,0 млн т (1,2 %) [Шунтов, Темных, 2011]. В целом биомасса головоногих в Охотском море достигает 3 млн т и в основном сконцентрирована в бати- и мезопелагиали [Лапко, 1996]. Являясь активными мигрантами, они поднимаются на откорм в эпипелагиаль, особенно высока их численность в эпипелагиали ночью. Для расчета продукции кальмаров в эпипелагиали Охотского моря мы приняли их биомассу равной 1 млн т в связи с тем, что в эпипелагиали эти nekтеры создают концентрации только ночью. Средний Р/В-коэффициент для всех кальмаров 2,5, с учетом данных по содержанию органического углерода (минимальная величина для исследованных групп nekтона) их продукция составляет 0,105 млн тС/год, а доля от общей продукции на III трофическом уровне — 0,6 % в углеродном эквиваленте (табл. 3).

Серебрянка. В эпипелагиали Охотского моря отмечено 8 видов мезопелагических рыб, среди которых преобладает серебрянка. Несмотря на высокую валовую биомассу (в среднем за год 1,8 млн т), продукция серебрянки на III трофическом уровне не превышает 0,06 млн тС/год, а ее доля равна 0,3 % в углеродном эквиваленте (табл. 3). По нашим данным среднемноголетнее суммарное потребление ею кормовых объектов составило 10,29 млн т/год (см. рис. 3), или 5,3 % от общего потребления кормовых объектов nekтоном. В годовом рационе серебрянки преобладают эвфаузииды — 46,1 % и копеподы — 40,7 %.

Мойва имеет самые низкие продукционные показатели на III трофическом уровне, ее продукция составляет 0,03 млн тС/год, а доля равна 0,2 % в углеродном

эквиваленте (табл. 3). Несмотря на низкие продукционные показатели, мойва по объему потребления кормовых объектов в Охотском море уступает только минтаю, сельди и кальмарам, а ее доля в суммарном потреблении корма nekтоном составляет 7,5 % (рис. 3). Среднегодовое суммарное потребление кормовых объектов мойвой оценено в 14,74 млн т/год. Среди кормовых объектов в годовом рационе преобладает зоопланктон — 14,3 млн т, или 97,9 % по массе.

Молодь минтая (< 30 см). Минтай длиной до 30 см относится к типичным планктофагам [Горбатенко, 1997], а его биомасса в Охотском море в период 2000–2014 гг. сопоставима с биомассой лососей и мойвы, в среднем 0,8 млн т [Овсянников и др., 2013]. По данным В.И. Радченко [2015] средний Р/В-коэффициент для молоди минтая близок к таковому для кальмаров и составляет 2,5. Продукция молоди минтая оценена в 2 млн т/год в сыром веществе. С учетом данных по содержанию органического углерода продукция молоди минтая составляет 0,197 млн тС/год, а ее доля на III трофическом уровне равна 1,1 % в углеродном эквиваленте (табл. 3), т.е. благодаря высокой продукции молодь минтая вносит наиболее весомый вклад в суммарную продукцию nekтона на III трофическом уровне. По нашим данным среднегодовое суммарное годовое потребление кормовых объектов молодь минтая составляет 16,5 млн т. Среди кормовых объектов в годовом рационе преобладает зоопланктон — 98,9 % по биомассе.

На **IV трофическом уровне** в Охотском море находится разноразмерный минтай (длина 30–60 см), хищные лососи, кальмары, усатые киты и морские птицы. Из всех видов nekтона минтаю принадлежит ведущая роль в пелагическом сообществе Охотского моря, его биомасса в 2000-е гг. в среднем составляла 8,52 млн т в сырой массе [Овсянников и др., 2013]. Суммарное воздействие минтая (размером 30–60 см) на биоту, выраженное в объемах потребления кормовых объектов, равно 80,8 млн т/год, что составляет более 50 % общего потребления кормовых объектов nekтоном [Горбатенко, Левицкая, 2016]. Основной пресс потребления приходится на эвфаузиид (около 47 млн т/год), что составляет более 20 % их валового запаса. Величина среднего годового Р/В-коэффициента минтая зависит от доли молодых особей и изменяется от 0,6 до 0,8 [Дулепова, Соколовский, 1988; Шунтов и др., 1993; Дулепова, 2013]. Среднегодовая продукция данного вида для 2000-х гг. оценена в 0,54 млн тС/год, что равно 82,2 % общей продукции гидробионтов на IV трофическом уровне (табл. 3).

На долю пелагических кальмаров, замыкающихся в основном на nekтонную пищу, приходится 16,9 % энергии, сосредоточенной на IV трофическом уровне (табл. 3). Доля хищных лососей в Охотском море составляет около 2,4 % общей биомассы лососей [Макрофауна..., 2012]. Исходя из данных по содержанию органического углерода, продукция хищных лососей составила 0,002 млн тС/год, а их доля на IV трофическом уровне равна 0,3 % (табл. 3).

Биомасса усатых китов в Охотском море оценивается в 0,72 млн т сырой массы (http://www.pices.int/publications/presentations/PICES_14/S3/Miyashita.pdf). Р/В-коэффициент в среднем для усатых китов принят равным таковому для китов прикурильских тихоокеанских вод — 0,01 [Заволокин, 2014], а их продукция составляет 0,001 млн тС/год (табл. 3). Основа прочих объектов на IV трофическом уровне — морские птицы, численность которых в Охотском море оценивается величиной 15 млн особей [Шунтов, 2016].

Через **V трофический уровень** в Охотском море проходит минимальное количество энергии — 0,015 млн тС/год (табл. 3). Основу данного уровня составляют консументы 4-го порядка, которые находятся на вершине пищевой пирамиды. Это сверхкрупный минтай, акулы, морские млекопитающие (зубатые киты, ластоногие). Среднегодовое количество биомассы сверхкрупного минтая по данным съемок ТИНРО-центра в 2000-е гг. составляла 0,5 млн т, акул — 0,1 млн т. Биомасса зубатых китов в Охотском море оценена в 0,135 млн т (http://www.pices.int/publications/presentations/PICES_14/S3/Miyashita.pdf), ластоногих — 0,109 млн т (по неопубл. данным А.Е. Кузина). В составе данной группы животных нет быстрорастущих форм, и их Р/В-коэффициент составляет только 0,11 (табл. 3). Для млекопитающих Р/В-коэффициент в Охотском море, как и для

прикурильских тихоокеанских вод, принят равным 0,03 [Заволокин, 2014], а их доля на V трофическом уровне составила 9,1 %. У морских млекопитающих количество органического углерода в сырой массе, как и у акул, составляет 18,4 %.

На основании представленных выше материалов построена генерализованная схема трансформации энергии в пелагическом сообществе Охотского моря (рис. 9), которая подчеркивает известные представления о том, что основной перенос вещества и энергии в экосистемах происходит на низших и средних трофических уровнях. Наиболее мощный поток энергии направлен от фитопланктона к самой массовой группе — копеподам. На III трофическом уровне также значительно потребление энергии сагиттами, а на IV и V — минтаем.

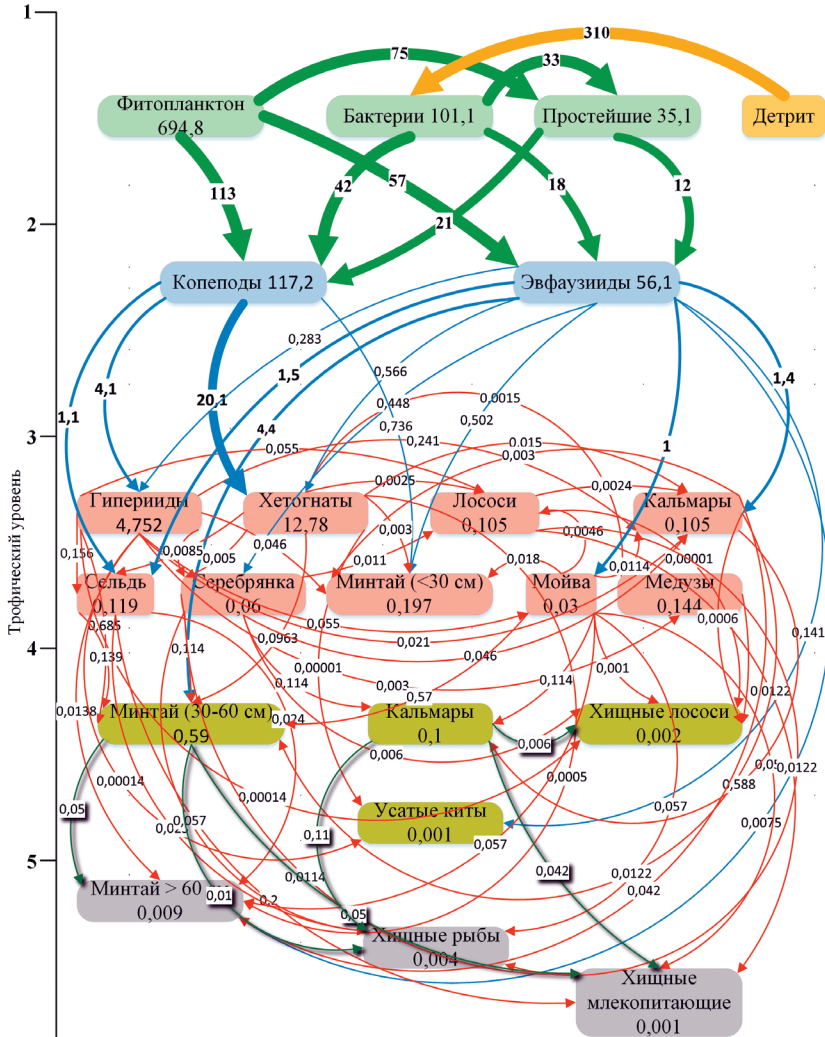


Рис. 9. Схема потоков энергии в пелагическом сообществе Охотского моря в 2000-е гг.: *цифры в квадрате* — продукция, млн тС/год; *цифры на линии* — количество энергии, потребленной последующим трофическим звеном, млн тС/год. Градация линий: $\rightarrow$ — менее 1 млн тС/год, $\rightarrow$ — 1–5 млн тС/год, $\rightarrow$ — 5–10 млн тС/год, $\rightarrow$ — 10–30 млн тС/год, $\rightarrow$ — более 30 млн тС/год [Горбатенко, 2018; с дополнениями]

Fig. 9. Scheme for energy flows in the Okhotsk Sea pelagic community in the 2000s: *numbers in squares* — annual production, 10^6 tC; *underlined numbers* — amount of energy consumed annually by the next higher trophic level, 10^6 tC; *arrows thickness*: $\rightarrow$ — $< 1 \cdot 10^6$ tC, $\rightarrow$ — $1-5 \cdot 10^6$ tC, $\rightarrow$ — $5-10 \cdot 10^6$ tC, $\rightarrow$ — $10-30 \cdot 10^6$ tC, $\rightarrow$ — $> 30 \cdot 10^6$ tC [from: Gorbatenko, 2018; with additions]

Суммарная годовая продукция гидробионтов в эпипелагиали Охотского моря оценивается более чем в 1 млрд тС (1027,4 млн тС), или 17,85 млрд т в сырой массе (рис. 10).

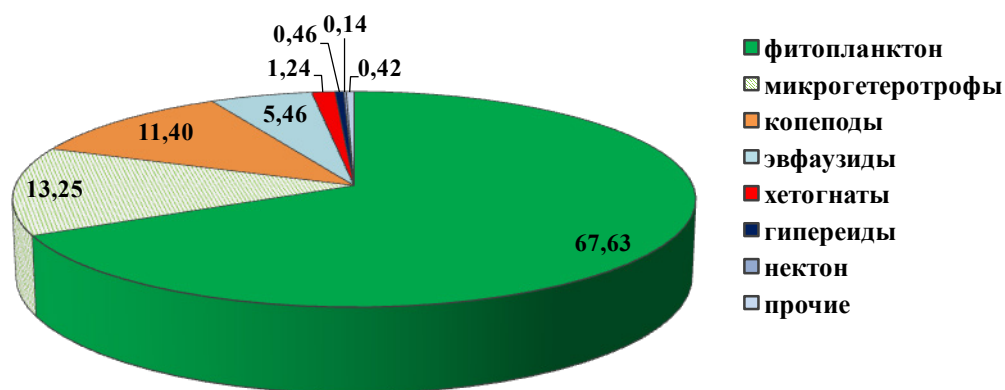


Рис. 10. Доли в суммарной годовой продукции органического вещества основных компонентов пелагического сообщества в эпипелагиали Охотского моря (2000–2014 гг.), %

Fig. 10. Percentage of the components of pelagic community in the total annual production of organic matter in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in the 2000–2014

За исключением первичной продукции, которая составляет 67,6 % валовой продукции в углеродном эквиваленте, наиболее весомый вклад в продуцирование органического вещества вносят микроретеротрофы (13,25 %) и доминирующие группы зоопланктона: копеподы (11,40 %), эвфаузииды (5,46 %), сагитты (1,24 %) и гиперииды (0,46 %). Примерно на 1–2 порядка меньше вклад различных групп нектона — минтая, кальмаров, лососей и серебрянки. На долю ретеротрофной части сообщества в эпипелагиали Охотского моря приходится 32,4 % суммарной продукции (рис. 10).

Закключение

Охотское море характеризуется обильным развитием зоопланктона. По доминированию животной и растительной пищи в рационах виды зоопланктона представляют систему, состоящую из двух функциональных элементов «нехищного» зоопланктона — консументы 1-го порядка — и «хищного» зоопланктона — консументы 2–3-го порядков. Выделенные трофические группировки формируются в основном следующими таксонами: нехищный зоопланктон — копеподами и эвфаузиидами, хищный — в основном щетинкочелюстными, гипериидами и медузами.

Для всего моря суммарная продукция зоопланктона в 2000-е гг., включая продукцию нехищного (2275 млн т) и хищного (341 млн т) планктона, оценена в объеме 2616 млн т сырой массы.

Хищный зоопланктон выедал 16,2 % общей годовой продукции зоопланктона, основной пресс приходился на популяции копепод — 19,7 % общей годовой продукции копепод. Нектон выедал 6,2 % годовой продукции зоопланктона, и максимальный пресс со стороны нектона приходился на амфипод и эвфаузиид, потребление которых на 1–2 порядка выше, чем хищным зоопланктоном. Всего в течение года хищный зоопланктон и нектон в сумме потребляли 22,4 % общей годовой продукции зоопланктона.

На основании накопленной в 2000-е гг. информации по биомассам и продукции, изотопному составу и количеству органического углерода у групп и компонентов основных трофических уровней в пелагиали Охотского моря рассчитаны осредненные данные основных параметров продуцирования эпипелагического сообщества. На I трофическом уровне продуцировалось 831,0 млн тС/год органического вещества, на II — 177,400, на III — 18,100, на IV — 0,740, на V — 0,016 млн тС/год. По пастбищной пищевой цепи органическое вещество с I трофического уровня переносится далее через две основные таксономические группы консументов 1-го порядка — копепод и эвфаузиид, которые находятся на II трофическом уровне. Более мощный поток энергии идет через копепод — 66 %. На III трофическом уровне основной поток энергии идет через хищный планктон — в среднем 96,6 %. В составе нектона на III

трофическом уровне преобладает минтай (до 30 см), на его долю приходится 1,1 % общего количества энергии, проходящей через III трофический уровень. На IV и V трофических уровнях основной поток энергии проходит через разноразмерного минтая (более 30 см) — соответственно 82,2 и 61,0 %.

Годовая продукция гидробионтов в пелагиали Охотского моря составляет более 1 млрд тС (1027,2 млн тС), или 17,8 млрд т сырого вещества. Без учета первичной продукции, которая составляет 67,6 % валовой продукции в углеродном эквиваленте, наиболее весомый вклад вносят микрогетеротрофы — 13,3 % и доминирующие группы зоопланктона: копеподы — 11,4, эвфаузииды — 5,5, сагитты — 1,2, гиперииды — 0,5 %. Примерно на 1–2 порядка меньше вклад функциональных групп нектона — минтая, сельди, кальмаров, лососей и серебрянки. На долю гетеротрофной части планктонных сообществ Охотского моря приходится около 32 % суммарной продукции в планктонных сообществах.

Мощное развитие в Охотском море представителей II трофического уровня (зоопланктон — в основном копеподы и эвфаузииды) предполагает, что уровень пресса со стороны планктонных и нектонных хищников может быть выше, т.е. кормовая база Охотского моря потенциально может обеспечивать пищей количество нектона, превосходящее современный уровень, и показывает возможность расширения пастбищной аквакультуры ценных пелагических рыб, в том числе лососей.

Полученные результаты вносят вклад в развитие представлений о закономерностях функционирования и динамики пелагических сообществ Охотского моря.

Финансирование работы

Работа не имела специального спонсорского финансирования.

Соблюдение этических стандартов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

К.М. Горбатенко — сбор данных, анализ и интерпретация полученных результатов, подготовка проекта статьи. И В. Мельников — анализ и интерпретация полученных результатов, окончательная редакция статьи.

Список литературы

- Бергер В.Я. Продукционный потенциал Белого моря : моногр. — СПб. : ЗИН РАН, 2007. — 292 с. (Исслед. фауны морей, Т. 60(68).)
- Винберг Г.Г. Общие основы изучения водных экосистем : моногр. — Л. : Наука, 1979. — 273 с.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана : моногр. — М. : Наука, 1987. — 240 с.
- Волков А.Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.
- Горбатенко К.М. Распределение, биомасса, межгодовая динамика сагитт Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2016а. — Т. 184. — С. 168–177.
- Горбатенко К.М. Количественное распределение и питание эвфаузиид в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2016б. — Т. 185. — С. 204–214.
- Горбатенко К.М. Состав, структура и динамика планктона Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 1997. — 24 с.
- Горбатенко К.М. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 2018. — 48 с.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др. Исследование трофической структуры экосистемы пелагиали Охотского моря по изотопному составу азота и углерода в органическом веществе гидробионтов // Тез. докл. 17-го симпоз. по стабильным изотопам. — М. : ГЕОХИ, 2004а. — С. 68–69.
- Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю., Шершенков С.Ю. Особенности питания разноразмерных личинок минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) на западнокамчатском шельфе // Биол. моря. — 2004б. — Т. 30, № 2. — С. 131–137.

Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е., Кияшко С.И. Сезонная динамика трофического статуса зоопланктона Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов С и N) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 25–39.

Горбатенко К.М., Левицкая А.В. Состав пищи, суточные рационы и объемы потребления кормовых объектов минтаем в Охотском море в 2000-е годы // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 194–203.

Горбатенко К.М., Мельников И.В. Трофические исследования охотоморской сельди в 2000-е гг. (состав пищи, суточные рационы, оценка выедания кормовых объектов в годовом цикле) // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 185–193.

Горбатенко К.М., Мельников И.В., Кияшко С.И. Сезонная динамика трофического статуса рыб и кальмаров в пелагиали Охотского моря (по данным анализа стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$) // Вопр. ихтиол. (в печати).

Горбатенко К.М., Мельников И.В., Кияшко С.И. и др. Стадоспецифичность и трофический статус сельди в пелагиали северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 237–252.

Дворецкий В.Г., Дворецкий А.Г. Распределение биомассы зоопланктона в Баренцевом море в 2007 г. // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 161. — С. 162–171.

Дулепова Е.П. Использование кормовой базы nekтоном в периоды его высокой численности в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 146–163.

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

Дулепова Е.П., Соколовский А.С. Продукция минтая в Охотском море // Тез. докл. 3-й всесоюз. конф. по мор. биол. — Киев : ИнБЮМ, 1988. — Ч. 2. — С. 12.

Заволокин А.В. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 48 с.

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

Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных : моногр. — Киев : Наук. думка, 1972. — 147 с.

Зув Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н. Нектонные океанические кальмары : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 223 с.

Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах : моногр. — Л. : ЗИН АН СССР, 1985. — 222 с.

Лапко В.В. Состав, структура и динамика nekтона эпипелагиали Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996. — 24 с.

Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2009 / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 800 с.

Матвеев В.И. Гидрохимические условия биологической продуктивности Охотского моря : автореф. дис. ... канд. географ. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 24 с.

Матвеев В.И., Жигалов И.А. Оценка величины первичной продукции динамически активных зон Охотского моря // Вопр. промысл. океанол. — 2008. — Вып. 5, № 2. — С. 208–215.

Налетова И.А., Сапожников В.В., Метрели М.П. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 98–103.

Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция : моногр. — М. : Наука, 1985. — 286 с.

Овсянников Е.Е., Овсянникова С.Л., Шейбак А.Ю. Динамика и структура запасов минтая в северной части Охотского моря в 2000-е гг. // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 133–149.

Радченко В.И. Модель Экопас — перспективный инструмент для сравнительного исследования функционирования экосистем Охотского и Берингова морей // Перспективные методы оценки изменений геофизических явлений, экосистем и технологических процессов при изучении и освоении природных ресурсов субарктического Охотоморья : мат-лы первой откр. междунар. конф. — Южно-Сахалинск, 2011. — С. 70–81.

Радченко В.И. Состав, структура и динамика nekтонных сообществ эпипелагиали Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1994. — 24 с.

Радченко В.И. Характеристика экосистемы Охотского моря по результатам моделирования // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 155. — С. 79–111.

Сорокин Ю.И. Продукция микрофлоры // Биологическая продуктивность океана. — М. : Наука, 1977. — Т. 2. — С. 209–233.

- Сорокин Ю.И.** Черное море: природа, ресурсы : моногр. — М. : Наука, 1982. — 217 с.
- Сорокин Ю.И., Сорокин П.Ю., Мамаева Т.И., Сорокина О.В.** Бактериопланктон и планктонные инфузории в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 210–216.
- Сорокин Ю.И., Сорокин П.Ю., Сорокина О.В., Мамаева Т.И.** Первичная продукция и гетеротрофный микропланктон в Охотском море // Журн. общ. биол. — 1995. — Т. 56, № 5. — С. 603–628.
- Сушеня Л.М.** Количественные закономерности питания ракообразных : моногр. — Минск : Наука и техника, 1975. — 207 с.
- Чучукало В.И., Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция эвфаузиид в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 164–183.
- Шебанова М.А.** Продукция некоторых массовых видов копепод в Охотском море в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 221–237.
- Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Чучукало В.И.** Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Eucalanus bungii* в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 281–293.
- Шебанова М.А., Чучукало В.И., Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция гиперидов в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 155–176.
- Шебанова М.А., Чучукало В.И., Дулепова Е.П.** Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Oithona similis* (Copepoda) в Охотском и западной части Берингова морей // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 231–243.
- Шебанова М.А., Чучукало В.И., Дулепова Е.П.** Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Pseudocalanus newmani* (Copepoda) в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 172–183.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — Т. 2. — 604 с.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- Шушкина Э.А., Виноградов М.Е.** Количественная характеристика населения пелагиали Тихого океана. Биомасса планктона и продукционно-деструкционные процессы // Океанол. — 1988. — Т. 28, вып. 6. — С. 992–1000.
- Boysen-Jensen P.** Valuation of the Limfjord. I Studies on the Fish-Food in the Limfjorg 1909–1917 // Rep. Danish Biol. St. — 1919. — Vol. 26. — P. 1–44.
- Minagawa M., Wada E.** Stepwise enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age // Geochim. Cosmochim. Acta. — 1984. — Vol. 48, Iss. 5. — P. 1135–1140. DOI: 10.1016/0016-7037(84)90204-7.
- Post D.M.** Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions // Ecology. — 2002. — Vol. 83, № 3. — P. 703–718.

References

- Berger, V.Ja.**, *Produksionnyi potentsial Belogo morya* (Production Potential of the White Sea), St. Petersburg: Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk., 2007.
- Vinberg, G.G.**, *Obshchie osnovy izucheniya vodnykh ekosistem* (General Bases for the Study of Aquatic Ecosystems), Leningrad: Nauka, 1979.
- Vinogradov, M.Ye. and Shushkina, E.A.**, *Funktsionirovaniye planktonnykh soobshchestv epipelagiali okeana* (Functioning of Plankton Communities in the Epipelagic Zone of Ocean), Moscow: Nauka, 1987.
- Volkov, A.F.**, Technique of collecting and processing the samples of plankton and the samples on nekton feeding (step-by-step instructions), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 154, pp. 405–416.
- Gorbatenko, K.M.**, Distribution, biomass, and year-to-year dynamics of *Sagitta* in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016a, vol. 184, pp. 168–177.
- Gorbatenko, K.M.**, Quantitative distribution and feeding of euphausiids in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016b, vol. 185, pp. 204–214.
- Gorbatenko, K.M.**, Composition, structure, and dynamics of plankton in the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 1997.
- Gorbatenko, K.M.**, Trophodynamics of aquatic organisms in the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2018. — 48 с.

Gorbatenko, K.M., Kiyashko, S.I., Lazhentsev, A.Ye., Ignat'ev, A.V., and Velivetskaya, T.A., The study of trophic structure of the pelagic zone ecosystem of the Sea of Okhotsk, based on N and C isotope composition of organic matter of aquatic organisms, in *Tezisy dokl. 17-go simpoziuma po stabil'nyim izotopam* (Proc. 17th Symp. on Stable Isotopes), Moscow: Inst. Geokhim. Anal. Khim., 2004a, pp. 68–69.

Gorbatenko, K.M., Merzlyakov, A.Yu., and Shershenkov, S.Yu., Feeding patterns in different size larvae of walleye pollack, *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) on the shelf of western Kamchatka, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2004b, vol. 30, no. 2, p. 113–120.

Gorbatenko, K.M., Lazhentsev, A.E., and Kiyashko, S.I., Seasonal dynamics of trophic status for zooplankton in the Okhotsk Sea (on the data of testing the stable isotopes of C and N), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 177, pp. 25–39.

Gorbatenko, K.M. and Levitskaya, A.V., Food composition, daily rations, and volumes of consumption for walleye pollock in the Okhotsk Sea in the 2000s, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 185, pp. 194–203.

Gorbatenko, K.M. and Melnikov, I.V., Trophic studies on the Okhotsk Sea herring in the 2000s (food composition, daily rations, assessment of consumption in the annual cycle), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 185, pp. 185–193.

Gorbatenko, K.M., Melnikov, I.V., Kiyashko, S.I. Seasonal dynamics of trophic status of fish and squid in the pelagic zone of the Sea of Okhotsk (according to the analysis of stable isotopes $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$), *Vopr. Ikhtiol.* (in press).

Gorbatenko, K.M., Melnikov, I.V., Kiyashko, S.I., Lazhentsev, A.E., and Aseeva, N.L., Population specificity and trophic status of herring in the pelagic layer of the northern Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 237–252.

Dvoretzky, V.G. and Dvoretzky, A.G., Zooplankton biomass distribution in the Barents Sea in 2007, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 161, pp. 162–171.

Dulepova, E.P., Utilization of forage resources by nekton in periods of its high abundance in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 146–163.

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

Dulepova, E.P. and Sokolovskii, A.S., Production of Alaska pollock in the Sea of Okhotsk, in *Tezisy dokl. 3-ei vses. konf. po morskoi biologii* (Proc. 3rd All-Sov. Conf. Mar. Biol.), Kiev: Inst. Biol. Yuzhn. Morey, 1988, part. 2, pp. 12.

Zavolokin, A.V., Food availability for Pacific salmon during the period of feeding in sea and ocean, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

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

Zaika, V.E., *Udel'naya produktivnaya vodnykh bespozvonochnykh* (Specific Production of Aquatic Invertebrates), Kiev: Naukova Dumka, 1972.

Zuev, G.V., Nigmatullin, Ch.M., and Nikol'skii, V.N., *Nektonnye okeanicheskiye kal'mary* (Nekton Oceanic Squid), Moscow: Agropromizdat, 1985.

Ivanova, M.B., *Produktivnaya planktonnykh rakoobraznykh v presnykh vodakh* (Production of Plankton Crustaceans in Fresh Waters), Leningrad: Zool. Inst., Akad. Nauk. SSSR, 1985.

Lapko, V.V., Composition, structure, and dynamics of the epipelagic nekton in the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1996.

Shuntov, V.P., Bocharov, L.N., Volvenko, I.V., and Kulik, V.V., *Makrofauna pelagialy Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1984–2009* (Pelagic Macrofauna of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1984–2009), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012.

Matveev, V.I., Hydrochemical conditions of biological productivity of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Geogr.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Matveev, V.I., and Zhigalov, I.A., Estimation of the size of primary production of dynamically active zones in the Sea of Okhotsk, *Vopr. Promysl. Okeanol.*, 2008, vol. 5, no. 2, pp. 208–215.

Naletova, I.A., Sapozhnikov, V.V., and Metreveli, M.P., The particularities of the distribution of primary production in summer and the estimation of the total production in the Sea of Okhotsk, in *Kompleksnyye issledovaniya ekosistemy Okhotskogo morya* (Complex Studies of Ecosystem of the Sea of Okhotsk), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 98–103.

Nesis, K.N., *Okeanicheskiye golovonogiye molluski: rasprostraneniye, zhiznennyye formy, evolyutsiya* (Oceanic Cephalopods: Distribution, Life Forms, and Evolution), Moscow: Nauka, 1985.

Ovsyannikov, E.E., Ovsyannikova, S.L., and Sheybak, A.Yu., Dynamics and structure of walleye pollock stock in the northern Okhotsk Sea in the 2000s, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 133–149.

Radchenko, V.I., The Ecopas model, a promising tool for comparative studying the functioning of the ecosystems in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea, in *Mater. Pervoi otkrytoi mezhdunar. konf. "Perspektivnye metody otsenki izmenenii geofizicheskikh yavlenii, ekosistem i tekhnologicheskikh protsessov pri izuchenii i osvoenii prirodnnykh resursov subarkticheskogo Okhotomor'ya* (Proc. 1st Open Int. Conf. "Advanced Assessment methods of Changing in Geophysics, Ecosystems and Technological Processes in Study and Development of Natural Resources of the Subarctic Okhotomor'e") (Yuzhno-Sakhalinsk, Russia, April 05–06, 2011), Yuzhno-Sakhalinsk, 2011, pp. 70–81.

Radchenko, V.I., Composition, structure, and dynamics of nekton communities in the epipelagic layer of the Bering Sea, *Extended Abstract of Cand. (Biol.) Sci. Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1994.

Radchenko, V.I., Characteristics of the Sea of Okhotsk ecosystem inferred from results of modeling, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 155, pp. 79–111.

Sorokin, Yu.I., Production of microflora, in *Biologicheskaya produktivnost' okeana* (Biological Productivity of the Ocean), Moscow: Nauka, 1977, vol. 2, pp. 209–233.

Sorokin, Yu.I., *Chernoye more: priroda, resursy* (The Black Sea: The Nature and the Resources), Moscow: Nauka, 1982.

Sorokin, Yu.I., Sorokin, P.Yu., Mamaeva, T.I., and Sorokina, O.V., The Sea of Okhotsk bacterioplankton and planktonic ciliates, in *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Okhotskogo morya* (Complex Studies of Ecosystem of the Sea of Okhotsk), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 210–216.

Sorokin, Yu.I., Sorokin, P.Yu., Sorokina, O.V., and Mamaeva, T.I., The primary production and planktonic microheterotrophs in the Okhotsk Sea, *Zh. Obshch. Biol.*, vol. 56, no. 5, pp. 603–628.

Sushchenya, L.M., *Kolichestvennye zakonomernosti pitaniya rakoobraznykh* (Quantitative Patterns of Feeding in Crustaceans), Minsk: Nauka i Tekhnika, 1975.

Chuchukalo, V.I., Shebanova, M.A., Dulepova, E.P., and Gorbatenko, K.M., Life cycles and somatic production of euphausiids in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 164–183.

Shebanova, M.A., Production of some mass species of Copepoda in the Okhotsk Sea in summer-autumn, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 148, pp. 221–237.

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

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

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Dulepova, E.P., Some features of biology and production parameters of *Oithona similis* from the Okhotsk and western Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 231–243.

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Dulepova, E.P., Some biological features and productive parameters of *Pseudocalanus newmani* (Copepoda) in the Okhotsk and Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 170, pp. 172–183.

Shuntov, V.P., *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, vol. 2.

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., Temnykh, O.S., and Dulepova, E.P., *Mintai v ekosistemakh dal'nevostochnykh morei* (Walleye Pollock in Ecosystems of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1993.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., *Tikhookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Sea and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2.

Shushkina, E.A. and Vinogradov, M.E., Quantitative characteristics of the population in the pelagic zone of the Pacific Ocean: Plankton biomass and production–destruction processes, *Okeanologiya*, 1988, vol. 28, vol. 6, pp. 992–1000.

Boysen-Jensen, P., Valuation of the Limfjord. I Studies on the fish-food in the Limfjord 1909–1917, *Rep. Danish Biol. Stn.*, 1919, vol. 26, pp. 1–44.

Minagawa, M. and Wada, E., Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 1984, vol. 48, no. 5, pp. 1135–1140. doi 10.1016/0016-7037(84)90204-7

Post, D.M., Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions, *Ecology*, 2002, vol. 83, no. 3, pp. 703–718.

Поступила в редакцию 13.08.2018 г.

После доработки 25.10.2018 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.