**Известия ТИНРО**

**2021** **Том 201, вып. 1**

*УДК 574.583(265.51)*

**К.М. Горбатенко***
Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

# БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ СЕТНОГО ЗООПЛАНКТОНА БЕРИНГОВА МОРЯ

Планктон облавливался в 1986–2018 гг. в слое 0–200 м (0–дно при глубине менее 200 м) сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м$^2$, сито с ячеей 0,168 мм). Среднемноголетняя биомасса (в среднем за год) в эпипелагиали Берингова моря копепод составляет 135,0 млн т (55,1 %), щетинкочелюстных — 664,4 (26,3 %), эвфаузиид — 30,8 (10,8 %), медуз — 7,9 (3,2 %), гипериид — 7,0 млн т (2,9 %) при среднегодовой биомассе 245,1 млн т сырого вещества. Реальная годовая продукция, создаваемая копеподами, в эпипелагиали Берингова моря составляла 1378,60 млн т сырого вещества (P/B-коэффициент — 9,3), щетинкочелюстными — 422,50 (P/B-коэффициент — 6,0), эвфаузиидами — 212,50 (P/B-коэффициент — 9,0), сетными медузами — 132,40 (P/B-коэффициент — 16,7), гипериидами — 90,94 млн т (P/B-коэффициент — 12,3). Суммарная продукция зоопланктона в эпипелагиали зимой оценена в 107,4 млн т (P/B-коэффициент — 1,0), весной — 889,6 (P/B-коэффициент — 2,4), летом — 755,2 (P/B-коэффициент — 2,8), осенью — в 529,6 млн т (P/B-коэффициент — 2,2). Для всего моря общая продукция зоопланктона составляет 2281,9 млн т сырого вещества, включая продукцию нехищного планктона — 1613,8 млн т и хищного — 668,1 млн т, а годовой P/B-коэффициент — 8,5. Среднегодовой P/B-коэффициент зоопланктона в Беринговом море составляет 8,5, что в 1,4 раза ниже, чем в Охотском море (11,8), что в основном связано с доминированием в Беринговом море менее продуктивных видов копепод.

**Ключевые слова:** биомасса, продукция, зоопланктон, копеподы, щетинкочелюстные, эвфаузииды, медузы, гипериды, Берингово море.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-191-205.

**Gorbatenko K.M.** Biomass and production of net zooplankton in the Bering Sea // Izv. TINRO. — 2021. — Vol. 201, Iss. 1. — P. 191–205.

Total biomass and production are evaluated for taxonomic groups of zooplankton sampled with Juday net (mesh size 0.168 mm) from the 0–200 m layer in the Bering Sea in 1986–2018. The annual mean stock of zooplankton is assessed as 245.1 · 10$^6$ t WW, or by taxonomic groups: copepods — 135.0 · 10$^6$ t (55.1 %), chaetognaths — 664.4 · 10$^6$ t (26.3 %), euphausiids — 30.8 · · 10$^6$ t (10.8 %), medusas — 7.9 · 10$^6$ t (3.2 %), and hyperiids — 7.0 · 10$^6$ t (2.9 %). The gross annual yield is estimated as 1378.6 · 10$^6$ t for copepods (P/B = 9.3), 422.5 · 10$^6$ t for chaetognaths (P/B = 6.0), 212.5 · 10$^6$ t for euphausiids (P/B = 9.0), 132.4 · 10$^6$ t for net medusas (P/B = 16.7), and 90.9 · 10$^6$ t for hyperiids (P/B = 12.3). The total annual yield of 2281.9 · 10$^6$ t, on average, was formed as a sum of 107.4 · 10$^6$ t produced in winter (P/B = 1.0), 889.6 · 10$^6$ t — in spring (P/B = 2.4), 755.2 · 10$^6$ t — in summer (P/B = 2.8), and 529.6 · 10$^6$ t — in autumn (P/B = 2.2). This annual yield was produced mostly by non-predatory zooplankton (1613.8 · 10$^6$ t), but also

* *Горбатенко Константин Михайлович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru.*

*Gorbatenko Konstantin M., D.Biol., principal researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: konstantin.gorbatenko@tinro-center.ru.*

by predatory zooplankton (668.1 · $10^6$ t). Mean annual P/B-ratio for the entire zooplankton in the Bering Sea was 8.5 that was in 1.4 times lower than in the Okhotsk Sea (P/B = 11.8), mainly because of predominance of less productive Copepoda species.

**Key words:** zooplankton biomass, zooplankton production, zooplankton, copepod, arrowworm, euphausiid, medusa, amphipod, Bering Sea.

## Введение

Изучение планктонных и нектонных сообществ в пелагиали дальневосточных морей в последние три десятилетия ведется в ТИНРО с возрастающей интенсивностью. Экосистемный подход позволяет получить оценки количественного распределения различных составных компонентов сообществ планктона и нектона и их взаимодействия между собой как на определенном этапе, так и в динамике развития. По данным комплексных съемок ТИНРО в Беринговом моря было опубликовано значительное количество работ, среди которых выделяются сводные работы А.Ф. Волкова [1996], В.И. Чучукало [2006], В.П. Шунтова [2001, 2016], Е.П. Дулеповой [2002], В.П. Шунтова, О.С. Темных [2008]. Полученные данные о составе, биомассе и динамике зоопланктона использовались при построении схем биологического баланса Берингова моря [Шунтов, Дулепова, 1995; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002]. Кроме того, В.П. Шунтовым и И.В. Волвенко [2017] на основании базы данных сетного зоопланктона [Волвенко, 2016, 2017] дан обзор по плотности концентраций и биомассы зоопланктона для дальневосточных морей, включая Берингово море, которые несколько отличаются от наших данных (Горбатенко, наст. выпуск), так как использовались разные методы расчетов биомасс. Также с помощью модели Экопас рассчитаны основные параметры функционирования экосистемы и выявлены потоки вещества в Беринговом море [Aydin et al., 2002; Заволокин, 2014; Радченко, 2015].

В настоящей статье мы приводим данные исследований доминирующих таксономических групп зоопланктона и составляющих их видов. Представленные данные несут информацию по среднегодовой биомассе и продукции доминирующих групп сетного зоопланктона и их значимости (%) в планктоном сообществе эпипелагиали Берингова моря. Следует отметить, что в последние годы были представлены данные по зоопланктону Берингова моря и других районов [Волков, 1996; Шунтов, 2001, 2016; Дулепова, 2002; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008; и др.]. Несмотря на различные интерпретации, все данные по зоопланктону имели сходные значения, так как при анализе материала использовались одни и те же материалы, собранные и обработанные гидробиологами в научно-исследовательских экспедициях ТИНРО. Все данные по сетному зоопланктону, включенные в общую базу (Excel) д.б.н. А.Ф. Волковым, были любезно предоставлены нам для анализа.

На основании многолетних исследований приводятся основные продукционные характеристики доминирующих видов зоопланктона и данные расчетов биомассы и продукции доминирующих групп зоопланктона в Беринговом море по сезонам и за год.

Целью работы является обобщение многолетней информации по составу, значению биомассы и продукции, соотношению отдельных таксономических групп зоопланктона в планктонных сообществах эпипелагиали Берингова моря и сопоставление полученных данных с результатами предыдущих исследований.

## Материалы и методы

Планктон облавливался в 1986–2018 гг. в слое 0–200 м (0–дно при глубине менее 200 м) сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м$^2$, сито с ячеей 0,168 мм) и обработан по единой методике, принятой в ТИНРО, с введением поправок на недолов [Волков, 2008]. Скорость подъема сетей всегда была одинаковой — 0,7–1,0 м/с. При обработке пробу зоопланктона для удобства разделяли на размерные фракции посредством ее просеивания через набор из двух сит: № 7 с ячеей 1,2 мм и № 14 с ячеей 0,5 мм. Биомассу зоопланктона рассчитывали по стандартным сырым массам [Волков, 1986;

Горбатенко, 2007, 2019] или номограммам Л.Л. Численко [1968]. Все данные сводились в базу данных «Планктон», которая содержит результаты обработки планктонных проб, собранных и обработанных по единой методике. При анализе планктонных сообществ биомасса трех фракций суммировалась. За весь период исследования в Беринговом море было собрано и обработано более 5 тыс. проб планктона и обнаружено 83 вида зоопланктона, которые относились к 12 группам, а также 7 групп**,** в которых виды не были определены [Горбатенко, наст. выпуск].

Обзор методов расчета продукции разных видов гидробионтов показал, что все они основаны на данных по соматическому и генеративному росту особей, составляющих популяцию [Заика, 1972; Сущеня, 1975; Общие основы..., 1979; Иванова, 1985; и др.]. Для расчета удельной суточной продукции гидробионтов были использованы данные по их возрастному составу, биомассе и плотности. Вычисление продукции зоопланктона осуществляли традиционным способом по уравнению Бойсен-Иенсена [Boysen-Jensen, 1919]: $Pt = B_2 - B_1 + B_e$, где $B_1$ и $B_2$ — биомасса вида в начале и в конце периода наблюдения $t = t_2 - t_1$; $B_e$ — убыль за счет выедания, естественной смертности и прижизненных потерь вещества. Все расчеты проводили по формуле

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

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

Следует подчеркнуть, что метод, использованный для расчетов продукции гидробионтов, имеет ряд ограничений (применим в основном для оценки продукции моноцикличных видов с длительным периодом жизни и коротким периодом нереста, требует отбора проб в одном и том же месте через равные промежутки времени, мало подходит для объединенного массива данных для нескольких видов, не учитывает температуру, скорость роста рачков, дыхание, питание и т.д.), поэтому дает лишь очень приближенную оценку продукции. При слабой изученности продуктивности конкретных видов донных гидробионтов Охотского моря расчеты продукции можно проводить только групповым методом. Такой подход был применен в 1980–1990-е гг. при сравнительной оценке продуктивности биоты больших районов дальневосточных морей [Дулепова, 2002].

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

Продукционные характеристики зоопланктона дальневосточных морей исследовались лишь у отдельных видов [Андреева, 1977; Шушкина, 1977; Кожевников, 1979; Погодин, 1990; Чучукало и др., 1997; Ikeda, Shiga, 1999; Дулепова, 2002; Шебанова, 2007; Шебанова и др., 2010, 2011, 2012, 2014; Чучукало и др., 2013]. Приведенные литературные данные и наши исследования позволили рассчитать продукцию у наиболее массовых видов зоопланктона в Беринговом море и определить P/B-коэффициенты. Расчеты P/B-коэффициентов для различных отрезков времени (суток, сезона, года) производились по отношению продукции к средней биомассе [Заика, 1983]. Исследования установили, что суточная величина P/B-коэффициентов популяций представляет собой средневзвешенную величину суточных удельных весовых приростов всех особей популяций. Таким образом, прослеживается поступательный ряд: биомасса (динамика биомассы) — суточные P/B-коэффициенты по данным о скорости роста и возрастной структуре — определение продукции как произведение биомассы на удельную продукцию. В наших исследованиях в большинстве случаев по данным М.А. Шебановой [Шебанова, 2007; Шебанова и др., 2010, 2011, 2012, 2014; Чучукало и др., 2013] определялась среднесезонная удельная продукция, суммарная сезонная продукция вычислялась произведением суточной продукции за 90 дней, а для определения годовой продукции суммировалась сезонная продукция (весной, летом, осенью и зимой). Для определения годового P/B-коэффициента для отдельных видов и групп гидробионтов использовали отношение общей годовой продукции к средней биомассе за год.

В работе приводятся данные по удельной суточной продукции по сезонам. Наши данные показывают, что зимой копеподы продолжают питаться и накапливают энергию за счет потребления бактерий и взвешенных органических веществ. В связи с тем что зимой темпы роста и активность миграций снижаются, энергия накапливается в виде жира (триацилглицеринов), который будет использоваться для успешного нереста в конце зимы — весной. Следует отметить, что средняя калорийность в зимне-весенний и летне-осенний периоды сопоставима [Горбатенко, 2018], количество липидов в зимне-весенний период у некоторых видов копепод увеличивается. Так, у доминирующего вида копепод *Neocalanus plumchrus* в Охотском море в зимне-весенний период наблюдается максимальное количество жира (в летне-осенний период 3,5 % в сырой массе, в зимне-весенний — 5,0 %) [Горбатенко, 2018]. Кроме того, в конце зимы и ранней весной (в марте — начале апреля) у копепод визуально наблюдаются жировые включения, которые в другие сезоны не обнаружены.

При характеристике планктонных сообществ согласно А.Ф. Волкову [2015] близкородственные пары видов объединялись: *Neocalanus plumchrus* + *N. flemingeri*, *Calanus glacialis* + *C. marshallae* и *Pseudocalanus newmani* + *P. minutus*.

## Результаты и их обсуждение

За весь период исследований в Беринговом море было собрано и обработано более 5 тыс. проб планктона и обнаружено 83 вида зоопланктона, которые относились к 12 группам, а также 7 групп, в которых виды не были определены (табл. 1).

Таблица 1

Среднегодовая биомасса зоопланктона в Беринговом море в 1986–2018 гг. [Горбатенко, наст. выпуск]

Table 1

Annual mean biomass (mg/m$^3$) of zooplankton in the Bering Sea [Gorbatenko, this issue]

| Компонент | Мг/м$^3$ | % |
|---|---|---|
| Весь зоопланктон | 821,4 | 100 |
| Копеподы | 452,2 | 55,1 |
| Щетинкочелюстные | 215,7 | 26,3 |
| Эвфаузииды | 88,9 | 10,8 |
| Гипериды | 23,5 | 2,9 |
| Медузы мелкие сетные (< 20 мм) | 26,6 | 3,2 |
| Птероподы | 3,4 | 0,4 |
| Гаммариды | 1,1 | 0,1 |
| Аппендикулярии | 2,7 | 0,3 |
| Мизиды | 0,8 | 0,1 |
| Прочие+ихтиопланктон | 6,5 | 0,8 |
| Площадь, тыс. км$^2$ | 2068,6 | |
| Слой, м | 144 | |

Полученные среднегодовые значения биомассы зоопланктона без ранжирования по сезонам указывают на то, что основу биомассы зоопланктона как в шельфовой зоне, так и в открытых водах Берингова моря составляют копеподы — 47,8–57,7 % по биомассе [Горбатенко, наст. выпуск], в среднем по морю 55,1 % (табл. 1).

Вторыми по значимости были хищные щетинкочелюстные — 26,3 % (табл. 1). Доля эвфаузиид по морю составляла 10,8 %, гипериид — 2,9, сетных мелких медуз — 3,2 %. Следует отметить, что выше мы представили осредненные данные за весь период исследования, хотя распределение видов по акватории подвержено существенным изменениям в зависимости от биотопа, сезона и периода исследований.

Суммарная биомасса сетного планктона в эпипелагиали Берингова моря в различные сезоны изменялась от 366,8 (весной) до 102,9 млн т (зимой), а в среднем за год составляла 245,1 млн т (табл. 2).

Таблица 2

Среднемноголетняя биомасса и доля доминирующих групп зоопланктона в эпипелагиали Берингова моря (1986–2018 гг.)

Table 2

Annual mean biomass and percentage for the main taxonomic groups of zooplankton in the epipelagic layer of the Bering Sea (1986–2018)

| Компонент | Зима | Весна | Лето | Осень | Среднее за год |
|---|---|---|---|---|---|
| **Биомасса, млн т** | | | | | |
| Весь зоопланктон | 102,9 | 366,8 | 273,5 | 237,2 | 245,1 |
| Copepoda | 24,3 | 261,8 | 158,8 | 95,1 | 135,0 |
| Chaetognatha | 31,6 | 56,0 | 76,8 | 93,0 | 64,4 |
| Euphausiacea | 35,2 | 24,4 | 15,7 | 30,7 | 26,5 |
| Cnidaria (M) | 1,3 | 20,4 | 5,2 | 4,8 | 7,9 |
| Hyperiidae | 8,1 | 0,9 | 10,4 | 8,6 | 7,0 |
| Прочие | 2,4 | 3,3 | 6,6 | 5,0 | 4,3 |
| **Доля, %** | | | | | |
| Весь зоопланктон | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| Copepoda | 23,7 | 71,3 | 58,1 | 40,1 | 55,0 |
| Chaetognatha | 30,7 | 15,3 | 28,1 | 39,2 | 26,3 |
| Euphausiacea | 34,2 | 6,7 | 5,7 | 13,0 | 10,8 |
| Cnidaria (M) | 1,3 | 5,6 | 1,9 | 2,0 | 3,2 |
| Hyperiidae | 7,8 | 0,2 | 3,8 | 3,6 | 2,9 |
| Прочие | 2,3 | 0,9 | 2,4 | 2,1 | 1,8 |

*Примечание.* ± SE не превышала 5 % от представленных биомасс; M — мелкие сетные медузы (< 20 мм).

Без изучения скоростей воспроизводства отдельных звеньев сложных сообществ невозможно глубокое раскрытие картины функционирования природных экосистем [Заика, 1983; Бергер, 2007]. Как указывалось выше, продукционные характеристики доминирующих видов зоопланктона в субарктических и арктических водах изучались многими исследователями [Андреева, 1977; Шушкина, 1977; Кожевников, 1979; Погодин, 1990; Чучукало и др., 1997; Ikeda, Shiga, 1999; Примаков, Бергер, 2007; и др.] и в Беринговом, и в Охотском морях [Дулепова, 2002; Шебанова, 2007; Шебанова и др., 2010, 2011, 2012, 2014; Чучукало и др., 2013; Горбатенко, 2018]. Проведенные расчеты и заключения по 5 доминирующим группам зоопланктона Берингова моря, подробно рассмотренные в ряде публикаций К.М. Горбатенко [2019, наст. выпуск; неопубликованные данные], позволили в данной работе представить основные продукционные показатели наиболее массовых видов зоопланктона в Беринговом море (табл. 3), которые использовались нами для расчета продукции.

В табл. 4 представлены данные расчетов биомассы и продукции доминирующих групп зоопланктона в Беринговом море по сезонам и за год. Годовая продукция копепод оценена в 1378,6 млн т сырой массы, а годовой P/B-коэффициент составил 9,3 (в Охотском море P/B-коэффициент — 15,2) [Горбатенко, 2018].

Годовая продукция сагитт оценена в 422,8 млн т сырой массы (годовой P/B-коэффициент — 6). Наиболее высокая продукция сагитт наблюдается в летний период — 191,9 млн т (P/B-коэффициент — 2,5), низкая — зимой, когда сагитты продуцируют в эпипелагиали всего 22,1 млн т (табл. 4).

Эвфаузииды за год продуцируют 212,5 млн т сырой массы, а годовой P/B-коэффициент составил 9,0 (табл. 4), что в 2 раза ниже, чем в Охотском море, где за год продуцируется 592,7 млн т эвфаузиид с годовым P/B-коэффициентом 10,1 (рис. 1).

Годовая продукция гипериид составляет 90,9 млн т сырой массы (годовой P/B-коэффициент — 12,3) (табл. 4).

Годовая продукция «прочего» зоопланктона составляет 177,1 млн т с годовым P/B-коэффициентом 13,2. Высокие значения продукции и годового P/B-коэффициента

Таблица 3

Основные продукционные характеристики доминирующих видов зоопланктона Берингова моря

Table 3

Main production characteristics for the dominant zooplankton species in the Bering Sea

| Вид | Сезон | Удельная суточная продукция | Средняя удельная суточная продукция за год | P/B сезонный | P/B годовой |
|---|---|---|---|---|---|
| **Копеподы** | | | **0,026** | **2,32** | **9,3** |
| *Eucalanus bungii* | Зима | 0,014 | 0,021 | 1,30 | 7,7 |
| | Весна | 0,024 | | 2,20 | |
| | Лето | 0,016 | | 1,41 | |
| | Осень | 0,031 | | 2,75 | |
| *Neocalanus cristatus* | Зима | 0,012 | 0,021 | 1,10 | 7,5 |
| | Весна | 0,032 | | 2,90 | |
| | Лето | 0,015 | | 1,35 | |
| | Осень | 0,024 | | 2,16 | |
| *Neocalanus plumchrus + N. flemingeri* | Зима | 0,044 | 0,045 | 3,96 | 16,2 |
| | Весна | 0,038 | | 3,42 | |
| | Лето | 0,050 | | 4,50 | |
| | Осень | 0,048 | | 4,32 | |
| *Calanus glacialis + C. marshallae* | Зима | 0,010 | 0,020 | 0,90 | 7,3 |
| | Весна | 0,013 | | 1,20 | |
| | Лето | 0,033 | | 2,97 | |
| | Осень | 0,024 | | 2,20 | |
| *Metridia pacifica* | Зима | 0,010 | 0,027 | 0,90 | 9,8 |
| | Весна | 0,021 | | 1,90 | |
| | Лето | 0,038 | | 3,40 | |
| | Осень | 0,040 | | 3,60 | |
| *Oithona similis* | Зима | 0,013 | 0,027 | 1,20 | 9,9 |
| | Весна | 0,026 | | 2,30 | |
| | Лето | 0,043 | | 3,87 | |
| | Осень | 0,028 | | 2,50 | |
| *Pseudocalanus newmani + P. minutus* | Зима | 0,013 | 0,027 | 1,20 | 9,8 |
| | Весна | 0,024 | | 2,16 | |
| | Лето | 0,050 | | 4,46 | |
| | Осень | 0,022 | | 2,02 | |
| **Эвфаузииды** | | | **0,025** | **2,24** | **9,0** |
| *Thysanoessa raschii* | Зима | 0,014 | 0,028 | 1,22 | 10,1 |
| | Весна | 0,026 | | 2,34 | |
| | Лето | 0,049 | | 4,42 | |
| | Осень | 0,024 | | 2,12 | |
| *Thysanoessa longipes* | Зима | 0,014 | 0,029 | 1,26 | 10,3 |
| | Весна | 0,037 | | 3,33 | |
| | Лето | 0,034 | | 3,06 | |
| | Осень | 0,029 | | 2,64 | |
| *Thysanoessa inermis* | Зима | 0,008 | 0,020 | 0,74 | 7,3 |
| | Весна | 0,021 | | 1,92 | |
| | Лето | 0,038 | | 3,45 | |
| | Осень | 0,013 | | 1,17 | |
| *Euphausia pacifica* | Зима | 0,019 | 0,019 | 1,71 | 7,0 |
| | Весна | 0,006 | | 0,58 | |
| | Лето | 0,033 | | 3,00 | |
| | Осень | 0,019 | | 1,71 | |

Окончание табл. 3
Table 3 finished

| Вид | Сезон | Удельная суточная продукция | Средняя удельная суточная продукция за год | P/B сезонный | P/B годовой |
|---|---|---|---|---|---|
| **Сагитты** | | | **0,017** | **1,50** | **6,0** |
| *Parasagitta elegans* | Зима | 0,008 | 0,017 | 0,70 | 6,0 |
| | Весна | 0,016 | | 1,40 | |
| | Лето | 0,028 | | 2,50 | |
| | Осень | 0,016 | | 1,40 | |
| **Гипериды** | | | **0,034** | **3,07** | **12,3** |
| *Themisto pacifica* | Зима | 0,011 | 0,037 | 0,99 | 13,3 |
| | Весна | 0,035 | | 3,15 | |
| | Лето | 0,053 | | 4,77 | |
| | Осень | 0,048 | | 4,36 | |
| *Themisto libellula* | Зима | 0,011 | 0,025 | 1,00 | 8,9 |
| | Весна | 0,016 | | 1,44 | |
| | Лето | 0,053 | | 4,74 | |
| | Осень | 0,019 | | 1,75 | |
| **Медузы** | | | **0,046** | **4,18** | **16,7** |
| *Aglantha digitale* | Зима | 0,033 | 0,047 | 3,00 | 16,7 |
| | Весна | 0,042 | | 3,80 | |
| | Лето | 0,057 | | 5,10 | |
| | Осень | 0,056 | | 5,03 | |

Таблица 4

Среднемноголетние данные (1986–2018 гг.) по биомассе (B) и продукции (P) доминирующих групп планктона в эпипелагиали Берингова моря, млн т

Table 4

Annual mean stock (B) and yield (P) of the main zooplankton groups in the Bering Sea, $10^6$ t

| Показатель | Зима | | | Весна | | | Лето | | | Осень | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | B | P | P/B | B | P | P/B | B | P | P/B | B | P | P/B |
| Copepoda | 24,3 | 32,6 | 1,3 | 261,7 | 674,7 | 2,6 | 158,7 | 407,3 | 2,6 | 95,1 | 264,1 | 2,8 |
| Euphausiacea | 35,2 | 38,4 | 1,1 | 24,4 | 48,6 | 2,0 | 15,7 | 58,0 | 3,7 | 30,8 | 67,5 | 2,2 |
| Hyperiidae | 8,1 | 8,0 | 1,0 | 0,9 | 2,7 | 3,0 | 10,4 | 49,2 | 4,7 | 8,6 | 31,1 | 3,6 |
| Chaetognatha | 31,6 | 22,1 | 0,7 | 56,0 | 78,5 | 1,4 | 76,8 | 191,9 | 2,5 | 93,0 | 130,3 | 1,4 |
| Прочие | 3,7 | 6,4 | 1,7 | 23,7 | 85,2 | 3,6 | 11,8 | 48,9 | 4,1 | 9,8 | 36,6 | 3,8 |
| Сумма | 102,9 | 107,4 | 1,0 | 366,8 | 889,6 | 2,4 | 273,5 | 755,2 | 2,8 | 237,2 | 529,6 | 2,2 |

| Показатель | Год | | |
|---|---|---|---|
| | B | P | P/B |
| Copepoda | 135,0 | 1378,6 | 9,3 |
| Euphausiacea | 26,5 | 212,5 | 9,0 |
| Hyperiidae | 7,0 | 90,9 | 12,3 |
| Chaetognatha | 64,4 | 422,8 | 6,0 |
| Прочие | 12,2 | 177,1 | 13,2 |
| Сумма | 245,1 | 2281,9 | 8,5 |

*Примечание.* ± SE не превышала 5 % от представленных биомасс.

связаны с доминированием в «прочем» планктоне гидроидной медузы *Aglantha digitale* у которой годовая продукция в Беринговом море составляет 132,4 млн т сырого вещества, а годовой P/B-коэффициент максимальный среди зоопланктона — 16,7 (см. табл. 3).

Суммарная годовая продукция зоопланктона в эпипелагиали оценена в 2281,9 млн т сырой массы, а среднесезонный P/B-коэффициент составляет 8,5 (табл. 4).

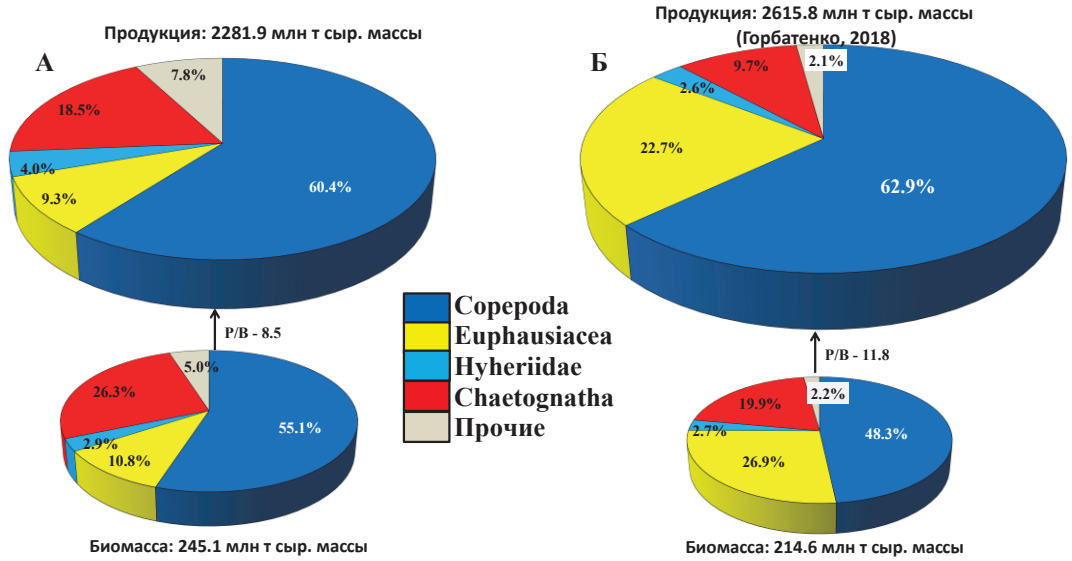


Рис. 1. Биомасса и продукция массовых групп зоопланктона в Беринговом (**А**) и Охотском (**Б**) морях

Fig. 1. Mean stock and annual yield of mass zooplankton groups in the Bering Sea (**А**) and Okhotsk Sea (**Б**)

В Беринговом море по сравнению с Охотским наблюдается более высокая среднегодовая суммарная биомасса — соответственно 245,1 и 214,6 млн т, а годовая продукция ниже — в Беринговом море она составляет 2281,9 млн т, а в Охотском море — 2615,8 млн т (рис. 1).

По доминированию животной и растительной пищи в рационах планктеров зоопланктон представляет собой систему, состоящую из двух функциональных элементов — «хищного» и «нехищного». Общая продукция сообщества зоопланктона складывается из суммы продукций нехищного (фито-, эврифагов) и хищного зоопланктона за вычетом пищи, ассимилированной хищниками [Заика, 1983; Иванова, 1985]. Этот показатель дает представление об общем объеме органического вещества, создаваемого зоопланктоном, а реальная продукция — исключительно о той части продукции, которая доступна нектону в качестве корма. Нехищный планктон из доминирующих групп зоопланктона включает в себя две функциональные группы — копепод и эвфаузиид, относящихся к тонким фильтраторам и грубым фильтраторам эврифагов.

К хищному зоопланктону, т.е. к консументам 2–3-го порядков, наряду с сагиттами и гипериидами относятся также медузы, сифонофоры, птероподы-клионы, планктонные декаподы и большинство личинок и ранних мальков нектона, хотя при формировании продукции хищного зоопланктона ведущая роль принадлежит только одной группе — хетогнатам. Причем доминирование в формировании продукции щетинкочелюстных наблюдается вне зависимости от сезона, что связано с высокими биомассами щетинкочелюстных и их относительно высокой суточной продукцией [Шушкина, 1977; Заика, 1983; Дулепова, 2002; Горбатенко, 2018].

В зоопланктонных сообществах основную роль в создании органического вещества играют планктеры — фито- и эврифаги, однако весьма существенна и роль планктонных хищников, которые, с одной стороны, создают органическое вещество, с другой — потребляют фильтраторов, снижая их продукцию.

Как указывалось выше, Берингово море делится на шельфовую и глубоководную зоны, которые имеют вполне четкие физические границы. Это позволяет рассматривать их как отдельные подсистемы пелагического сообщества со своими динамическими и функциональными характеристиками [Радченко, 2015].

В табл. 5 представлены данные по продукции и биомассе зоопланктона в сырой массе двух трофических группировок (хищный» и «нехищный» планктон) в различных планктонных сообществах по сезонам. Наибольшая продукция нехищного и хищного зоопланктона наблюдается во всех выделенных сообществах зоопланктона в летний период. Сезонные вариации P/B-коэффициентов в различных сообществах составляют для нехищного планктона 1,15–2,75, для планктонных хищников — 0,76–3,28, их величина зависит от доминирования различных видов зоопланктона, которые имеют разную удельную продукцию [Заика, 1983].

Таблица 5

Биомасса и продукция зоопланктона в эпипелагиали Берингова моря (1986–2018 гг.)

Table 5

Mean stock and annual yield of zooplankton in the epipelagic layer of the Bering Sea (1986–2018)

| Показатель | Надшельфовое сообщество (< 200 м) | | | | Сообщество открытых вод (> 200 м) | | | | Сообщество Берингова моря | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Зима | Весна | Лето | Осень | Зима | Весна | Лето | Осень | Зима | Весна | Лето | Осень |
| **Нехищный зоопланктон** | | | | | | | | | | | | |
| Биомасса, мг/м$^3$ | 444,9 | 557,8 | 947,3 | 1009,3 | 142,1 | 1067,1 | 504,6 | 284,4 | 203,8 | 963,3 | 594,8 | 432,2 |
| Биомасса, т/км$^2$ | 30,7 | 38,5 | 65,4 | 69,7 | 28,4 | 213,4 | 100,9 | 56,9 | 29,4 | 139,0 | 85,8 | 62,4 |
| Запасы, млн т | 27,1 | 33,9 | 57,6 | 61,4 | 33,8 | 253,6 | 119,9 | 67,6 | 60,8 | 287,5 | 177,5 | 129,0 |
| Продукция, т/км$^2$ | 35,4 | 91,2 | 180,0 | 184,8 | 34,6 | 543,8 | 267,0 | 148,7 | 34,9 | 351,1 | 230,0 | 164,1 |
| Продукция, млн т | 31,2 | 80,3 | 158,5 | 162,8 | 41,1 | 646,1 | 317,2 | 176,7 | 72,3 | 726,4 | 475,7 | 339,44 |
| *P/B* | *1,15* | *2,37* | *2,75* | *2,65* | *1,22* | *2,55* | *2,65* | *2,61* | *1,19* | *2,53* | *2,68* | *2,63* |
| **Хищный зоопланктон** | | | | | | | | | | | | |
| Биомасса, мг/м$^3$ | 111,1 | 322,1 | 404,2 | 436,0 | 148,7 | 251,2 | 300,4 | 344,0 | 141,1 | 265,7 | 321,5 | 362,7 |
| Биомасса, т/км$^2$ | 7,7 | 22,3 | 27,9 | 30,1 | 29,7 | 50,2 | 60,1 | 68,8 | 20,4 | 38,3 | 46,4 | 52,3 |
| Запасы, млн т | 6,8 | 19,6 | 24,6 | 26,5 | 35,3 | 59,7 | 71,4 | 81,7 | 42,1 | 79,3 | 96,0 | 108,3 |
| Продукция, т/км$^2$ | 5,9 | 32,1 | 91,6 | 53,5 | 25,3 | 113,6 | 167,4 | 120,4 | 17,0 | 78,9 | 135,1 | 91,9 |
| Продукция, млн т | 5,2 | 28,3 | 80,6 | 47,1 | 30,0 | 135,0 | 198,9 | 143,0 | 35,2 | 163,2 | 279,6 | 190,2 |
| *P/B* | *0,76* | *1,44* | *3,28* | *1,78* | *0,85* | *2,26* | *2,79* | *1,75* | *0,84* | *2,06* | *2,91* | *1,76* |
| Площадь, тыс. км$^2$ | 880,49 | | | | 1188,11 | | | | 2068,60 | | | |
| Слой облова, м | 69,1 | | | | 200,0 | | | | 144,3 | | | |

Так, максимальный P/B-коэффициент (3,28) у хищного планктона в летний период в шельфовой зоне был сформирован за счет максимальных биомасс хищных быстрорастущих гипериид *Themisto libellula* и медуз *A. digitale*, которые среди хищного планктона составляли около 50 %, а их сезонный летний P/B-коэффициент составляет соответственно 4,74 и 5,10 (см. табл. 3).

По данным табл. 6 (без ранжирования на сезоны) видно, что основные биомасса и продукция зоопланктона приходятся на обширную глубоководную часть моря. В среднем для всего моря общая продукция зоопланктона оценена в 2281,9 млн т сырой массы, в том числе в надшельфовой зоне (глубиной до 200 м) — 593,9 млн т (26,0 %), в эпипелагиали глубоководной части моря — 1688,0 млн т (74,0 %).

Таблица 6

Продукция зоопланктона за год в эпипелагиали Берингова моря
в различных экотонных зонах, млн т

Table 6

Annual yield of zooplankton in the epipelagic layer of the Bering Sea, by ecotone zones, $10^6$ t

| Показатель | Глубина, м | | |
|---|---|---|---|
| | < 200 | > 200 | Все море |
| Площадь, тыс. км$^2$ | 880 | 1188 | 2069 |
| Слой облова, м | 69 | 200 | 144 |
| Нехищный зоопланктон | 432,7 | 1181,1 | 1613,8 |
| Хищный зоопланктон | 161,2 | 506,9 | 668,1 |
| Весь зоопланктон | 593,9 | 1688,0 | 2281,9 |
| Доля от всего зоопланктона, % | 26,0 | 74,0 | 100 |

Таким образом, общая продукция зоопланктона в Беринговом море оценена в 2281,9 млн т сырой массы, включая продукцию нехищного планктона — 1613,8 млн т и хищного — 668,1 млн т.

При рассмотрении соотношения продукции нехищного планктона/хищного зоопланктона в Беринговом и Охотском морях (рис. 2) выявлено, что в Беринговом море оно составляет 2,42 (табл. 6), в Охотском — 6,63 [Горбатенко, 2018]. По данным Е.П. Дулеповой [2002] в 1980–1990-е гг. соотношение продукции нехищного планктона/хищного зоопланктона в Беринговом и Охотском морях составляло соответственно 3,58 (без учета продукции медуз — Aglantha) и 3,91, т.е. было вполне сопоставимо.

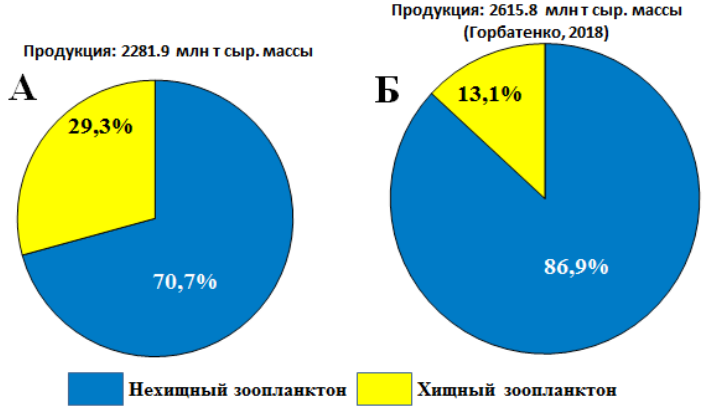


Рис. 2. Доли нехищного и хищного зоопланктона в общей продукции в эпипелагиали Берингова (**А**) и Охотского (**Б**) морей

Fig. 2. Portions of non-predatory and predatory fractions in annual production of zooplankton in the epipelagic layer of the Bering Sea (**А**) and Okhotsk Sea (**Б**)

Доля хищного планктона в сетном зоопланктоне эпипелагиали Берингова моря составляет 29,3 %, а в Охотском море — всего 13,1 %, что говорит о более благоприятных кормовых условиях для хищного планктона и нектона во втором случае.

Ранее [Горбатенко, 2018] был сделан вывод, что «мощное развитие в Охотском море представителей второго трофического уровня (зоопланктон — в основном копеподы и эвфаузииды) предполагает, что уровень пресса со стороны планктонных и нектонных хищников может быть выше.

На первый взгляд, соотношение нехищный/хищный планктон в Беринговом море, равное 2,42, указывает на напряженные пищевые отношения в зоопланктонном сообществе эпипелагиали. Однако следует помнить, что на данном этапе исследований мы даем продукцию в сырой массе. Согласно исследованиям [Горбатенко, 2018] основу

хищного планктона в Беринговом море составляют сагитты и медузы, которые характеризуются наиболее низкой калорийностью. Поэтому в дальнейшем при пересчете на органическое вещество (органический углерод), в котором принято представлять продукцию, соотношение сильно изменится.

## Выводы

Среднемноголетние данные по эпипелагиали Берингова моря показали, что биомасса (в среднем за год) копепод составляет 135,0 млн т (55,1 %), сагитт — 664,4 (26,3 %), эвфаузиид — 30,8 (10,8 %), медуз — 7,9 (3,2 %), гипериид — 7,0 млн т (2,9 %) при среднегодовой биомассе 245,1 млн т сырого вещества.

Суммарная продукция зоопланктона в эпипелагиали зимой оценена в 107,4 млн т (P/B-коэффициент — 1,0), весной — 889,6 (P/B-коэффициент — 2,4), летом — 755,2 (P/B-коэффициент — 2,8), осенью — 529,6 млн т (P/B-коэффициент — 2,2). Для всего моря общая продукция зоопланктона составляет 2281,9 млн т сырого вещества, включая продукцию нехищного планктона — 1613,8 млн т и хищного — 668,1 млн т сырой массы, а годовой P/B-коэффициент — 8,5.

Реальная годовая продукция, создаваемая копеподами, в эпипелагиали Берингова моря составляла 1378,6 млн т сырого вещества, а среднегодовой P/B-коэффициент — 9,3. Среднегодовой P/B-коэффициент копепод в Беринговом море в 1,5 раза ниже, чем в Охотском море (соответственно 9,3 и 15,2), что связано с доминированием в Беринговом море менее продуктивных видов копепод.

Суммарная среднегодовая продукция сагитт в Беринговом море оценивается в 422,50 млн т, эвфаузиид — в 212,50, гипериид — в 90,94 млн т сырого вещества.

Основу сетных медуз составляет гидроидная медуза *A. digitale*. Их доля в планктоне изменялась по сезонам от 1,3 (зима) до 5,6 % (весна) от общей биомассы планктона. У *A. digitale* отмечается максимальный темп роста среди зоопланктона Берингова моря. Суммарно за год *A. digitale* продуцирует 132,4 млн т сырой массы при среднегодовой биомассе 7,9 млн т, годовой P/B-коэффициент составляет 16,7.

## Благодарности

Автор выражает глубокую признательность профессору д.б.н. В.П. Шунтову и д.б.н. А.Ф. Волкову за ценные критические замечания, а также научным сотрудникам Н.Е. Кравченко и А.А. Плетеневу за помощь в сборе и обработке материалов, использованных в данной работе.

## Финансирование работы

Работа проведена в рамках государственного задания № 076-00005-20-02 ФГБНУ «ВНИРО» на 2020 г.

## Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Информация обо всех пойманных гидробионтах была включена в статью. Библиографические ссылки на все использованные в работе данные других авторов оформлены в соответствии с правилами данного издания.

## Список литературы

**Андреева В.В.** Биологическая характеристика массовых видов копепод северной части Японского моря : автореф. дис. … канд. биол. наук. — Севастополь : ИнБЮМ АН УССР, 1977. — 23 с.

**Бергер В.Я.** Продукционный потенциал Белого моря : моногр. — СПб. : ЗИН РАН, 2007. — 292 с. (Исслед. фауны морей, Т. 60(68).)

**Волвенко И.В.** Первый опыт эксплуатации новой базы данных сетного зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 19–47.

**Волвенко И.В.** Сравнение дальневосточных морей и северной части Тихого океана по интегральным характеристикам сетного зоопланктона эпипелагиали// Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 188. — С. 37–53.

**Волков А.Ф.** Введение в трофологию минтая // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 166–185.

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

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

**Волков А.Ф.** Состояние кормовой базы основных промысловых объектов Охотского моря в осенний период // Тресковые дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — С. 122–133.

**Горбатенко К.М.** Основные характеристики щетинкочелюстных Берингова моря (видовой состав, распределение, биомасса, продукция) // Изв. ТИНРО (в печати).

**Горбатенко К.М.** Размерно-весовые характеристики зоопланктона Берингова моря в летний и осенний периоды // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — С. 253–271.

**Горбатенко К.М.** Размерно-весовые характеристики планктона Охотского моря в весенний и летне-осенний периоды // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 276–281.

**Горбатенко К.М.** Состав и структура планктонных сообществ Берингова моря // Наст. выпуск. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-1198-1216.

**Горбатенко К.М.** Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : автореф. дис. … д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 47 с.

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

**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.

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

**Кожевников Б.П.** Динамика численности, основные черты биологии и продукция Oithona similis Claus (Copepoda, Cyclopoida) в северной части Японского моря : автореф. дис. … канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1979. — 25 с.

**Общие основы изучения водных экосистем** : моногр. / под ред. Г.Г. Винберга. — Л. : Наука, 1979. — 273 с.

**Погодин А.Г.** Основные черты биологии *Euphausia pacifica* (Eupausia: Crustacea) в условиях северной части Японского моря : автореф. дис. … канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 1990. — 20 с.

**Примаков И.М., Бергер В.Я.** Продукция планктонных ракообразных в Белом море // Биол. моря. — 2007. — Т. 33, № 5. — С. 356–360.

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

**Сущеня Л.М.** Количественные закономерности питания ракообразных : моногр. — Минск : Наука и техника, 1975. — 207 с.

**Численко Л.Л.** Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела : моногр. — Л. : Наука, 1968. — 106 с.

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

**Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М.** Распределение и некоторые черты биологии массовых видов щетинкочелюстных в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 238–254.

**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 гипериид 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, 2001. — Т. 1. — 580 с.

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

**Шунтов В.П., Волвенко И.В.** Дополнения к количественным оценкам зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Северной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 191. — С. 130–146. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-130-146.

**Шунтов В.П., Дулепова Е.П.** Современное состояние, био- и рыбопродуктивность экосистемы Берингова моря // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 358–388.

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

**Шушкина Э.А.** Продукция зоопланктона // Биология океана. — М. : Наука, 1977. — Т. 2 : Биологическая продуктивность океана. — С. 233–247.

**Aydin K.Y., Lapko V.V., Radchenko V.I., Livingston P.A.** A comparison of the eastern and western Bering Sea shelf/slope ecosystems through the use of mass-balance food web models : U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-130. — 2002. — 78 p.

**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.

**Ikeda T., Shiga N.** Production, metabolism and production/biomass (*P/B*) ratio of *Themisto japonica* (Crustacea: Amphipoda) in Toyama Bay, southern Japan Sea // J. Plank. Res. — 1999. — Vol. 21, № 2. — P. 299–308.

## References

**Andreeva, V.V.,** Biological characteristics of common species of copepods in the northern part of the Sea of Japan, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Sevastopol': InBYUM AN USSR, 1977.

**Berger, V.Ja.,** *Produktsionnyi potentsial Belogo morya* (Production Potential of the White Sea), St. Petersburg: Zool. Inst. Ross. Akad. Nauk., 2007.

**Volvenko, I.V.,** First experience of using a new database on net zooplankton in the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 19–47.

**Volvenko, I.V.,** A comparative study of the far eastern seas and the northern Pacific Ocean based on integral parameters of net zooplankton in the epipelagic layer, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2017, vol. 43, no. 7, pp 568–582. doi 10.1134/S1063074017070069

**Volkov, A.F.,** Introduction to trophology of walleye pollock, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 183, pp. 166–185.

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

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

**Volkov, A.F.,** The state of the food base of the main commercial objects of the Sea of Okhotsk in the autumn period, in *Treskovyye dal'nevostochnykh morey* (Treskovye Far East seas), Vladivostok: TINRO, 1986, pp. 122–133.

**Gorbatenko, K.M.,** Main characteristics of chaetae in the Bering Sea (species composition, distribution, biomass, production), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.* (in press)

**Gorbatenko, K.M.,** Size and weight characteristics of zooplankton in the Bering Sea in summer and autumn, in *Byull. no. 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 14 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 253–271.

**Gorbatenko, K.M.,** Size and weight characteristics of plankton in the Sea of Okhotsk in spring and summer-autumn periods, in *Byull. no. 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 2 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, 276–281.

**Gorbatenko, K.M.,** Composition and structure of plankton communities in the Bering Sea, present issue. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-1198-1216

**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.

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

**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 produktsiya vodnykh bespozvonochnykh* (Specific Production of Aquatic Invertebrates), Kiev: Naukova Dumka, 1972.

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

**Kozhevnikov, B.P.,** Abundance dynamics, main features of biology, and production of Oithona similis Claus (Copepoda, Cyclopoida) in the northern part of the Sea of Japan, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1979.

***Obshchie osnovy izucheniya vodnykh ekosistem*** (General Bases for the Study of Aquatic Ecosystems), Vinberg, G.G., ed., Leningrad: Nauka, 1979.

**Pogodin, A.G.,** The main features of the biology of *Euphausia pacifica* (Eupausia: Crustacea) in the northern part of the Sea of Japan, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 1990.

**Primakov, I.M. and Berger, V.Ya.,** Production of planktonic crustaceans in the White Sea, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2007, vol. 33, no. 5, pp. 305–310. doi 10.1134/S1063074007050057

**Radchenko, V.I.,** Characterization of the Sea of Okhotsk ecosystem based on ecosystem modelling, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 155, pp. 79–111.

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

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

**Chuchukalo, V.I.,** *Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryakh* (Diet and Feeding Interactions among Nekton and Nektobenthos in the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

**Chuchukalo, V.I., Napazakov, V.V., and Borisov, B.M.,** Distribution and some features biology of common kinds sagits in the Okhotsk and Bering seas and adjacent waters of Pacific Ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 238–254.

**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, 2001, vol. 1.

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

**Shuntov, V.P. and Dulepova, E.P.,** Current state, bio- and fish productivity of the Bering Sea ecosystem, in *Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Beringova morya* (Complex Studies of Ecosystem of the Bering Sea), Moscow: VNIRO, 1995, pp. 358–388.

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

**Shushkina, E.A.,** Zooplankton production, *Biologiya okeana, T. 2: Biologicheskaya produktivnost' okeana* (Ocean Biology, vol. 2: Biological Productivity of the Ocean), Moscow: Nauka, 1977, pp. 233–247.

**Aydin, K.Y., Lapko, V.V., Radchenko, V.I., and Livingston, P.A.,** A comparison of the eastern 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.

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

**Ikeda, T. and Shiga, N.,** Production, metabolism and production/biomass (*P/B*) ratio of *Themisto japonica* (Crustacea: Amphipoda) in Toyama Bay, southern Japan Sea, *J. Plankton Res.*, 1999, vol. 21, no. 2, pp. 299–308.

*Поступила в редакцию 1.02.2021 г.*

*После доработки 11.02.2021 г.*

*Принята к публикации 26.02.2021 г.*