

УДК 574.583(265.51)



Е.П. Дулепова*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**РОЛЬ *SAGITTA ELEGANS* (СНАЕТОГНАТНА) В СООБЩЕСТВАХ
ЗООПЛАНКТОНА ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ**

По данным многолетних съемок (1986–2018 гг.) рассмотрена роль *Sagitta elegans* в формировании биомассы и продукции зоопланктона в западной части Берингова моря. В многолетнем плане биомасса и, соответственно, значение *S. elegans* в планктонных сообществах рассматриваемых районов существенно изменились. Это проявилось в снижении биомассы и доли хетогнат в современный период по сравнению с 1990–2000 гг. Исключение составляют лишь сообщества мелководных районов, где эти показатели стабильны на протяжении периода 1986–2015 гг. Продукция *S. elegans* и общая продукция сообщества зоопланктона были определены для анадырско-наваринского и глубоководного районов для 2008–2018 гг. По своему океанографическому режиму эти годы сильно различаются. Условно их можно подразделить на периоды с холодным (2007–2013 гг.) и теплым (2014–2017 гг.) океанологическим режимом. Кроме того, в 2018 г. в западной части Берингова моря наблюдались аномально теплые океанологические условия. Основную роль в формировании биомассы и продукции *S. elegans* как «долгоживущего» вида играют циркуляционные процессы в пелагиали Берингова моря. Эти процессы определяют как перенос и накопление сагитт в отдельных районах, так и температурный режим вод, влияющий на воспроизводство зоопланктона. Высокая продукция сагитт в анадырско-наваринском районе в 2011 г. и в глубоководном районе в 2008 г. была связана именно с переносом и накоплением сагитт. Влияние сагитт на формирование структуры и общей продукции сообщества зоопланктона связано со значительным прессом на копепод. В отдельные годы сагитты выедают от 50 до 100 % продукции этой группы за сезон. Наиболее высокой общая продукция зоопланктона была в 2015 и 2018 гг. Это связано как со снижением продукции хетогнат, так и с резко возросшей продукцией нехищного зоопланктона, основу которого составляют копеподы мелкой, средней и крупной фракций. Именно эта группа планктеров обладает быстрой ответной реакцией на повышение температурных условий и имеет высокую скорость роста. Таким образом, чем выше в сообществе доля видов, обладающих высокими продукционными характеристиками, тем менее значима в формировании продукции сообщества роль хетогнат.

Ключевые слова: западная часть Берингова моря, сагитты, *Sagitta elegans*, многолетняя динамика, трофические связи, продукция, функционирование планктонных сообществ.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-425-439.

Dulepova E.P. Role of arrowworm *Sagitta elegans* (Chaetognatha) in plankton communities of the western Bering Sea // Izv. TINRO. — 2021. — Vol. 201, Iss. 2. — P. 425–439.

* Дулепова Елена Петровна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: elena.dulepova@tinro-center.ru.

Dulepova Elena P., D.Biol., principal researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: elena.dulepova@tinro-center.ru.

Arrowworm *Sagitta elegans* is one of the important and abundant species in zooplankton communities of the western Bering Sea. Interannual variability of their biomass is considered on the data of long-term surveys conducted in 1986–2018, the species production is determined for the Anadyr-Navarin region and deep-water basin in 2008–2018, and the total production of zooplankton communities is calculated for 2008, 2015, and 2018. In the modern period, the biomass of *S. elegans* has significantly decreased compared to 1990–2000s, with exception of the shallow areas where it is relatively stable. The last decade included two periods with different oceanographic regime: the cold years (2007–2013) and the warm ones (2014–2018), but *S. elegans* did not demonstrate rapid response to such change of abiotic factors. However, the water circulation patterns in the upper layer were important for them and determined their transport and accumulation. For example, the high abundance and production of arrowworms in the deep-water area in 2008 and in the Anadyr-Navarin region in 2011 were conditioned by their transport and accumulation in these areas. *S. elegans* are predators, preying mainly upon copepods, so their impact on structure and production of zooplankton community is determined by significant grazing estimated at 50–100 % of Copepoda production or even more. The total production of zooplankton communities was higher in «warm» 2015 and 2018 than in «cold» 2008. The arrowworm production decreased in these warm years but production of non-predatory species (basically small- and medium-sized copepods) increased sharply because of their rapid response to temperature changes realized in high growth rate under higher temperature. Thus, the role of *S. elegans* in formation of the community production becomes lower in conditions favorable for high growth rate of non-predatory species.

Key words: western Bering Sea, arrowworm, *Sagitta elegans*, long-term dynamics, trophic interaction, bioproductivity, functioning of plankton community.

Введение

В зоопланктоне эпипелагиали северо-западной Пацифики (и в Беринговом море в том числе) одним из наиболее массовых видов зоопланктона является *Sagitta elegans* Verrill, 1873*. Этот вид играет большую роль в функционировании планктонных сообществ западной части Берингова моря, так как часто формирует основу биомассы планктона и влияет на продукционный потенциал сообществ. Помимо этого, он является объектом питания рыб и способен за счет выедания кормовой базы молоди пелагических видов рыб влиять на формирование урожайности их поколений.

Начиная с 1986 г. и по настоящее время ТИНРО в Беринговом море в ходе пелагических рейсов проводился сбор информации по качественным и количественным характеристикам зоопланктона. На основе результатов этих съемок в лаборатории Мониторинга кормовой базы и питания рыб ТИНРО была создана в формате Excell база данных «Зоопланктон» [Волков, 2019].

Использование базы данных позволяет оценить роль *S. elegans* в формировании общей продукции и функционировании сообществ зоопланктона западной части Берингова моря в современный период (2008–2018 гг.), а также сравнить полученные материалы с результатами более ранних исследований, что и стало целью настоящего исследования. В свою очередь, раскрытие этой цели возможно только при учете всех трофических и продукционных характеристик вида.

Материалы и методы

Сбор и обработка количественной и качественной информации по зоопланктону проводились с использованием методических подходов, разработанных и принятых в ТИНРО [Волков, 1996]. Именно эта информация легла в основу базы данных «Зоопланктон». В основе ее лежат принцип механического разделения планктонной пробы на размерные фракции: мелкую (животные от 0,8 до 1,2 мм),

* Несмотря на множество проведенных ревизий с применением исследования внутренней и внешней морфологии, по мнению А.П. Касаткиной [2012], именно данное видовое название удобнее применять для оценки трофической роли сагитт в сообществах.

среднюю (1,2–3,3 мм) и крупную (> 3,3 мм) — и дальнейшей обработки каждой фракции в отдельности классическими или экспресс-методами; применение для различных групп планктона дифференцированных коэффициентов уловистости; оценка кормовой базы nekтона применительно ко времени суток, подразумевающая расчет параметров по дневным и ночным станциям.

При расчетах функциональных характеристик зоопланктона были использованы ранее применяемые методики [Дулепова, 2002], позволившие выделить и оценить продукцию отдельных групп зоопланктона на основе данных о качественном составе, соотношении доминирующих видов и сведений об их суточной удельной продукции конкретно для Берингова моря [Шебанова, 2007, 2016; Шебанова, Чучукало, 2009; Шебанова и др., 2010–2012, 2014; Чучукало и др., 2013].

На рис. 1 представлена карта-схема районов осреднения биостатистической информации.

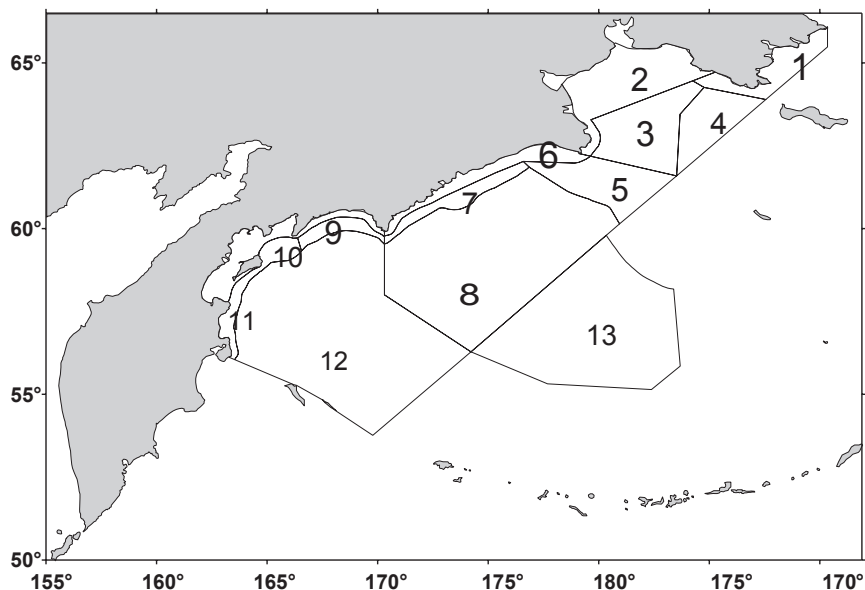


Рис. 1. Районы осреднения биостатистической информации по зоопланктону в Беринговом море [Шунтов и др., 1993]

Fig. 1. Scheme of standard biostatistical regions in the western Bering Sea [Shuntov et al., 1993]

В западной части Берингова моря в летне-осенний период было выполнено 3919 станций, в зимне-весенний период — 340. Все выделенные районы были разбиты на 3 группы (см. таблицу).

Выделенные районы, их средние глубины и площади [Волков, 2012]
Description of biostatistical areas in the western Bering Sea [Volkov, 2012]

Ландшафтный район	Стандартные районы	Площадь, тыс. км ²	Глубина, м
Северный	1–5	176,5	88
Мелководный	6, 7, 9, 10, 11	86,5	90
Глубоководный	8, 12, 13	629,3	200

Межгодовая динамика вида за весь период исследований (1986–2018 гг.) представлена для всех указанных выше районов, за исключением 13-го района. Функционирование планктонных сообществ было проанализировано для летне-осеннего периода 2008–2015 гг. для анадырско-наваринского района (районы 3–5) и летне-осеннего периода 2008–2018 гг. для глубоководного района (районы 8, 12), так как именно эти две группы районов наиболее хорошо обеспечены информацией за современный период.

Результаты и их обсуждение

Ранее на основании многолетних генерализованных данных А.Ф. Волков [2014] оценил запас зоопланктона в западной части моря в объеме 89 млн т. При этом средне-многолетняя биомасса исключительно *S. elegans* составляет третью часть (33 %) от этой величины. Однако в межгодовом плане для выделенных районов все не так однозначно.

Многолетняя динамика биомассы вида в различных районах. В целом биомасса вида с 1986 по 2015 г. в выделенных районах варьировала в диапазоне 160–400 мг/м³ (рис. 2). Наиболее стабильной выглядит ситуация в мелководных районах; здесь диапазон изменений биомассы невелик (от 160 до 200 мг/м³), что, возможно, связано с относительно постоянными в межгодовом плане гидрологическими условиями [Шунтов, 2001] и, соответственно, с отсутствием активного привноса животных из других акваторий.

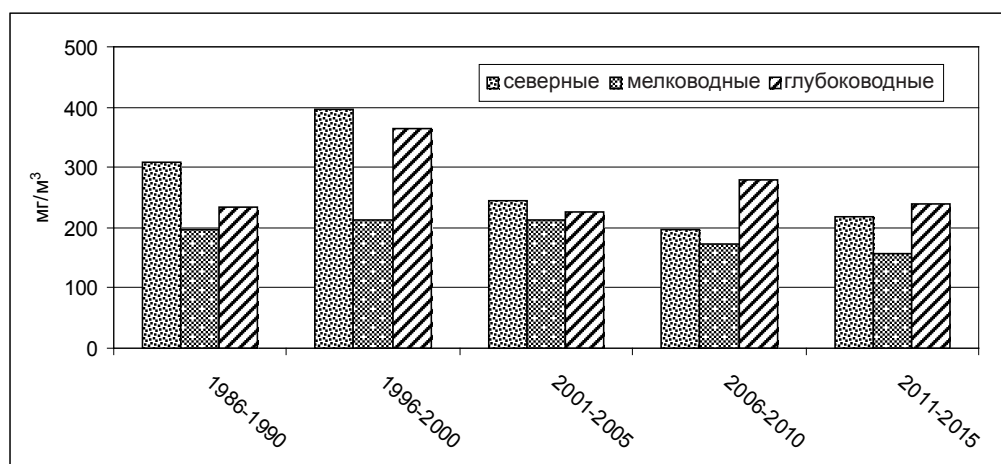


Рис. 2. Динамика биомассы *S. elegans* в районах западной части Берингова моря в различные периоды, мг/м³

Fig. 2. Dynamics of *S. elegans* biomass in the western Bering Sea, by biostatistical areas and periods, mg/m³

В северных и глубоководных районах биомасса вида изменяется сильнее. Это связано со значительной гидродинамической активностью, которая способствует накоплению зоопланктона в рассматриваемых районах [Khen et al., 2013; Шунтов, 2016]. Например, в северных районах даже в смежные годы биомасса вида может изменяться в 2–3 раза [Дулепова, 2016].

Особенно в ряду многолетних наблюдений выделяется период 1996–2000 гг. Именно в это время, как и в начале 1990-х гг.*, наблюдается бурное развитие щетинкочелюстных по сравнению с 1980-ми гг. [Shuntov et al., 1996]. Так, в начале 1990-х гг. в юго-западной части моря был отмечен рост доли хищного зоопланктона как реакция пелагической подсистемы на «недоиспользование» продукции нехищного зоопланктона. Увеличение доли хищников в это время было инициировано значительным снижением биомассы доминирующего в нектоне Берингова моря планктоноядного вида — минтая. Это явление, по-видимому, было связано с крупными перестройками, происходившими в экосистемах дальневосточных морей под влиянием климато-океанологических факторов [Шунтов, Дулепова, 1995; Дулепова, 2002]. Если в 1980-е гг. на долю хищного зоопланктона в юго-западной части Берингова моря приходилось около 27 % от общей биомассы, то в 1991 г. этот показатель составлял 50, в 1993 г. — 60 %. Впоследствии из западной части Берингова моря волна повышенной числен-

* В период 1991–1995 гг. планктонные съемки охватывали только юго-западную часть Берингова моря.

ности хищного зоопланктона прошла по другим регионам дальневосточных морей [Шунтов, 2001].

Накопленная за годы исследований информация по изменчивости обилия нектона в отдельных районах и его кормовой базе позволяет считать северо-западную часть Берингова моря, и в частности анадырско-наваринский район, вторым по рыбопродуктивности районом дальневосточных морей [Шунтов, Темных, 2011; Шунтов, 2016]. Именно в анадырско-наваринский район ежегодно мигрирует на нагул значительное количество рыб из восточной части моря (минтай, сельдь, треска, лососи). По стабильности и плотности концентраций нектона этот район уступает лишь северо-восточной части Охотского моря. Немаловажное значение для нагула пелагических рыб имеет и глубоководный район, так как именно в глубоководные котловины в 1980-е гг. наблюдалось перераспределение минтая для нагула во время его значительных миграций из восточной части моря в западную.

Роль *S. elegans* в формировании общей продукции зоопланктона этих районов в межгодовом плане существенно различается. Об этом наглядно свидетельствует многолетняя динамика величины биомассы и доли вида в планктоне (рис. 3). Хотя в этих двух районах биомасса сагитт изменялась в пределах 130–386 мг/м³, вклад в формирование биомассы зоопланктона в целом был различен. Так, например, в анадырско-наваринском районе доля вида в планктоне изменялась в пределах 27–42 %, а в глубоководном районе — от 34 до 71 %.

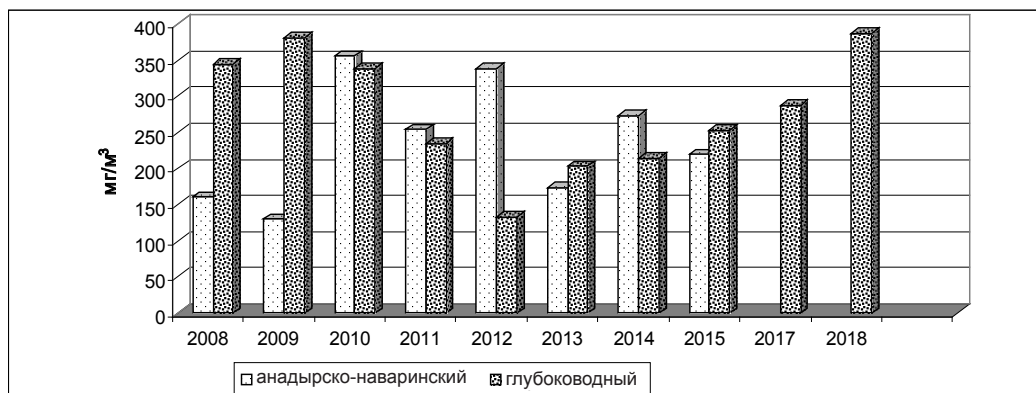


Рис. 3. Динамика биомассы щетинкочелюстных в планктонных сообществах западной части Берингова моря в современный период

Fig. 3. Dynamics of *S. elegans* biomass in the western Bering Sea in the modern period, by zooplankton communities, mg/m³

Как все длинноцикловые, т.е. живущие более 1 года, виды планктона, *S. elegans* не реагирует быстро на кратковременные межгодовые изменения температуры, и только за длинный ряд лет можно выявить положительные связи между биомассой и изменениями температуры [Волков, 2012]. Рассматриваемый ряд лет по температурному режиму можно отнести к кратковременному периоду похолодания (2007–2013 гг.) и периоду потепления, начавшемуся в 2014 г. (рис. 4). Кроме того, 2018 г. был аномально теплым [Басюк, Зуенко, 2019]. Ранее А.Ф. Волков [2012], проанализировав значительное количество информации по интегральным характеристикам зоопланктона, пришел к выводу, что четкой зависимости между гидрологическим типом года и биомассой того или иного вида не существует. Тем более что рассматриваемые выше периоды непродолжительны. Только короткоцикловые виды, живущие менее 1 года, и их ранние стадии способны реагировать на кратковременные изменения температурных условий.

Скорее всего, основное влияние на межгодовую динамику биомассы *S. elegans* в районе оказывает ее перенос течениями и уровень воспроизводства. В свою очередь эффективность воспроизводства и формирование кормовой базы зоопланктона на

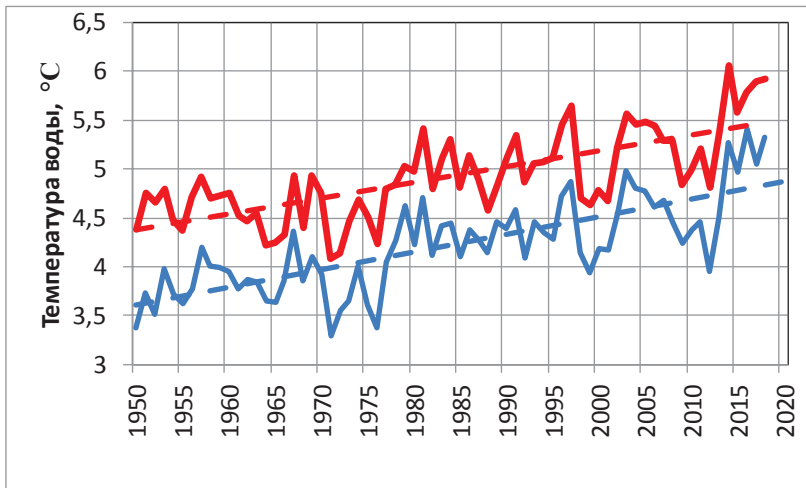


Рис. 4. Многолетние изменения среднегодовой температуры воды в Беринговом море (синий цвет) и в нейтральной области (красный цвет) и их тренды (пунктирные линии) [неопубликованные данные Г.В. Хена]

Fig. 4. Dynamics of mean annual SST in the entire Bering Sea (blue) and in the «neutral triangle» in the central Bering Sea (red) and long-term trends for both regions (dashed lines) [unpublished data presented by G.V. Khen, TINRO]

разных стадиях развития также во многом зависят от динамики вод [Шунтов, 2001]. Таким образом, среди факторов, влияющих на формирование биомассы зоопланктона, определяющими являются изменения в системе циркуляций в эпипелагиали моря.

Ранее В.И. Чучукало с соавторами [1997] и М.А. Шебанова [2016] утверждали, что молодь вида практически не встречается в глубоководных районах и размножение происходит в водах Берингова пролива, северо-западной и восточной частях Анадырского залива и Карагинского свала глубин. Однако использование базы данных по зоопланктону показало, что среднее количество любой размерной группировки *S. elegans* в глубоководной зоне значительно выше, чем в других районах (рис. 5). И это, возможно, происходит также за счет сноса молоди из других акваторий и накопления ее в зонах круговоротов.

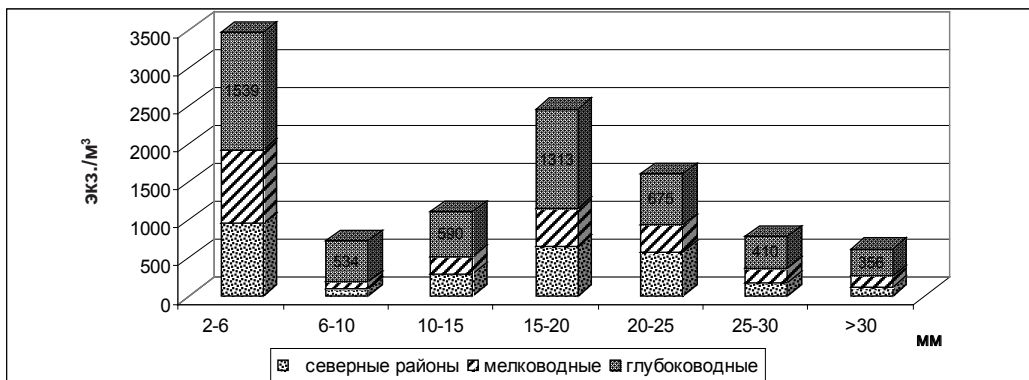


Рис. 5. Средняя плотность размерных группировок *S. elegans* в эпипелагиали западной части Берингова моря, экз./м³

Fig. 5. Mean abundance of *S. elegans* in the epipelagic layer of the western Bering Sea, by size fractions, ind./m³

Трофические связи и особенности питания *S. elegans*. Известно, что щетинкочелюстные в целом и *S. elegans* в частности являются типичными представителями

плотоядного зоопланктона. При этом состав рациона вида зависит во многом от его местообитания. Однако большинство исследователей считают, что наиболее массовым объектом хищничества сагитт являются копеподы, составляющие 40–90 % рациона в зависимости от сезона [Sameoto, 1973; Feigenbaum, Maris, 1984; Froneman et al., 1998; и др.]. При этом в локальных участках морей щетинкочелюстные могут потреблять до 36 % вторичной продукции, являясь наиболее крупным в пелагиали потребителем копепод. В дальневосточных морях также наиболее предпочитаемыми объектами питания *S. elegans* являются копеподы [Слабинский, 1982; Горбатенко, 2016]. Сагитты питаются в основном некрупными копеподами, составляющими зачастую до 90 % рациона. Все прочие пищевые объекты, встречающиеся в кишечнике сагитт, являются лишь небольшим добавлением именно к копеподам.

Спектр питания сагитт зависит от их размеров. Основное различие молодежи и взрослых особей заключается в том, что мелкие особи, помимо того что питаются науплиями копепод, еще используют в пищу инфузорий и даже меропланктон. Например, в западной части Берингова моря (зал. Корфа) небольшие по размеру сагитты, помимо науплий копепод, активно потребляли инфузорий и велигеры двустворчатых моллюсков [Максименков, 2003]. В этом же районе основу рациона крупных сагитт составляли исключительно *Pseudocalanus minutus* и *Oithona similis*. Кроме того, в питании хетогнат отмечается каннибализм. Так, например, в Японском море доля собственной молодежи в пище хетогнат составляет 1,7 % [Terazaki, 1998].

Этим роль хетогнат в пелагических сообществах в целом не ограничивается. Согласно утверждениям ряда исследователей [Hunter, 1981; Feigenbaum, Maris, 1984; Houde, 1987; Bailey, Houde, 1989] хищничество сагитт может быть основной причиной смертности личинок рыб, что отражается на урожайности их поколений. Байер и Персел [Baier, Purcell, 1997] опровергают это предположение, утверждая, что из 6 тысяч рассмотренных экземпляров хетогнат лишь у одной особи в кишечнике была обнаружена личинка рыбы. Заключение об отсутствии прямого хищничества этими авторами было сделано на основании анализа динамики особенностей питания хетогнат и личинок, анализа размера жертв и возможности перекрытия пищевых спектров, а также особенностей вертикального распределения личинок и сагитт. Имеет значение еще и то, что ночью, когда в основном питаются хетогнаги, личинки не проявляют значительной двигательной активности и механорецепторы хетогнат их не улавливают. Таким образом, если прямое хищничество хетогнат и наблюдалось, то, скорее всего, в лабораторных условиях.

По мнению В.В. Максименкова [2003], влияние сагитт на формирование урожайности поколений рыб объясняется не активным хищничеством, а конкуренцией за пищу, так как науплии копепод активно используются в пищу как хетогнатами, так и молодой рыбой.

Щетинкочелюстные, помимо того что являются конкурентами рыб и в определенной степени снижают их кормовую базу, еще сами потребляют некоторыми видами рыб в пищу [Науменко, 1986; Шунтов и др., 1993, 2000; Дулепова, 2002; Чучукало, 2006]. Они присутствуют в составе рационов минтая, мойвы, горбуши, кеты, нерки, терпуга и т.д. В Беринговом море у большинства названных видов нектона вклад *S. elegans* в рацион весьма незначителен (от долей до 4–7 %). Лишь в отдельных случаях в осенний период доля хетогнат в питании рыб может достигать 30 %. Такая картина наблюдалась для молодежи лососей в глубоководных котловинах. Наиболее активно рыбы питаются сагиттами в осенний период, когда в результате сезонных миграций наблюдается снижение биомассы излюбленных объектов питания (копеподы, гиперииды и эвфаузиевые) [Дулепова, 2018].

Продукция вида и элементы функционирования сообщества зоопланктона в западной части Берингова моря. Исследование продукционных характеристик и в дальневосточных морях [Дулепова, 2002; Шебанова, 2016] показало, что *S. elegans* отличается высокой удельной продукцией. В летне-осенний период этот показатель в Беринговом море варьирует от 0,01 до 0,0315 при средней величине 0,0206. Однако в отдельные годы (2008 и 2011 гг.) удельная продукция возрастает до 0,0363, что объясняется увеличением количества активно растущей молодежи с размерами тела

15–20 мм. Скорее всего, возросшее количество молоди связано как с привносом этой размерной группы со смежных акваторий и накоплением планктона, так и со смертностью в осенний период взрослых особей с размерами тела более 3 мм.

Расчеты продукции *S. elegans* для анадырско-наваринского и глубоководного районов показывают, что продукция вида изменяется вне зависимости от гидрологического типа года (рис. 6).

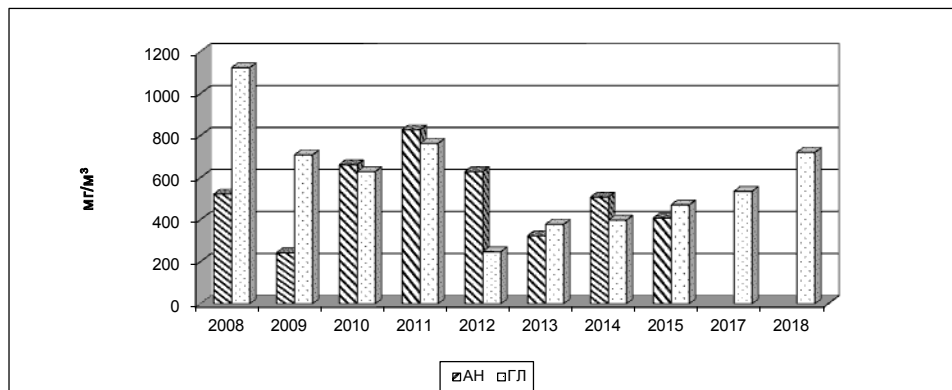


Рис. 6. Продукция *S. elegans* в различных районах западной части Берингова моря, мг/м³: АН — анадырско-наваринский; ГЛ — глубоководный

Fig. 6. Seasonal production of *S. elegans* in the western Bering Sea, by landscape zones, mg/m³: АН — Anadyr Bay and shelf at Koryak coast; ГЛ — deep-water area

Всего в глубоководных котловинах западной части моря за летне-осенний период суммарная продукция всех компонентов зоопланктона изменялась в пределах от 157 (2008 г.) до 178 млн т (2018 г.). Однако вклад в формирование суммарной продукции у хетогнат в эти годы существенно различался: если в 2008 г. он составлял 62 %, то в 2018 г. этот показатель был существенно ниже — 34 %.

В 2018 г. в формировании продукции зоопланктона произошли существенные изменения, которые были связаны, с одной стороны, с увеличением продукции копепод различных размеров (*Oithona similis*, *Neocalanus plumchrus*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica*, *Neocalanus cristatus*), а с другой — со снижением темпов продуцирования и, соответственно, продукции хетогнат (рис. 7).

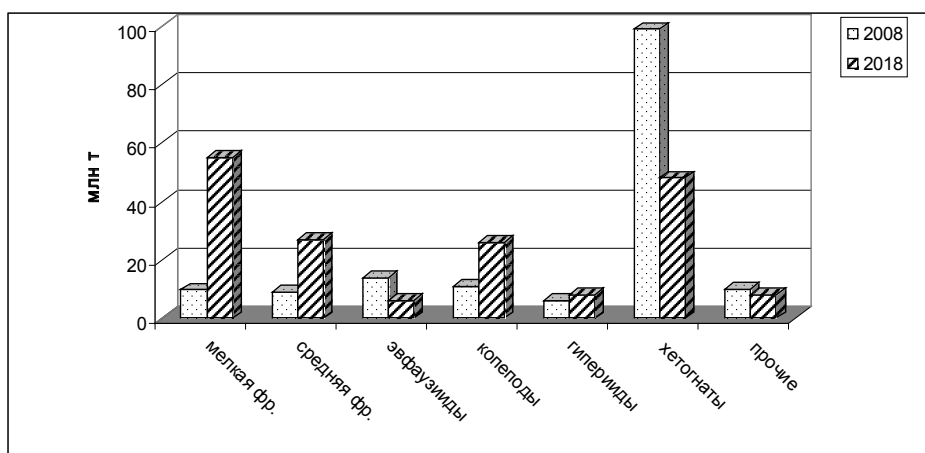


Рис. 7. Продукция мелкой и средней фракций и основных групп крупной фракции зоопланктона в 2008 и 2018 гг. в глубоководном районе западной части Берингова моря, млн т

Fig. 7. Seasonal production of small-sized fraction, middle-sized fraction, and main taxonomic groups of large-sized fraction of zooplankton in the deep-water area of the western Bering Sea in 2008 and 2015, 10⁶ t

В анадырско-наваринском районе в динамике продуцирования органического вещества различными компонентами зоопланктона наблюдается похожая картина: в формировании суммарной продукции доминируют либо щетинкочелюстные (2008 г.), либо копеподы различных размеров (2015 г.). В отдельные годы может наблюдаться увеличение численности эвфаузиевых и гипериид [Дулепова, 2018] (рис. 8).

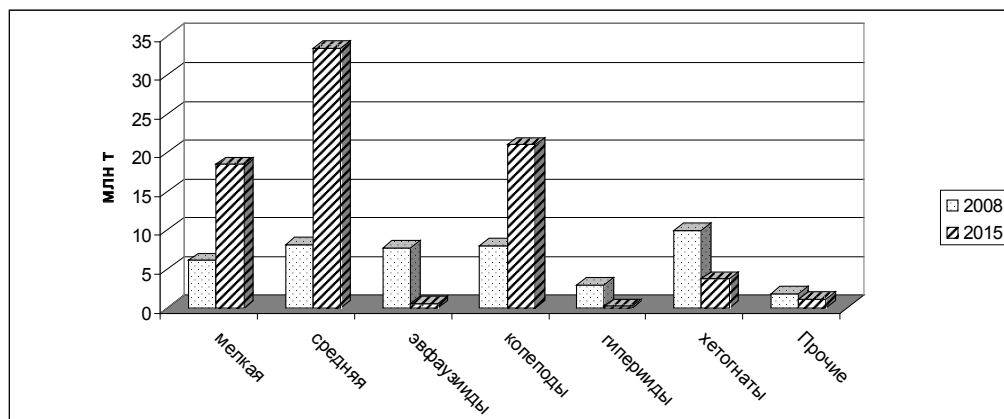


Рис. 8. Продукция мелкой и средней фракций и основных групп крупной фракции зоопланктона в 2008 и 2015 гг. в анадырско-наваринском районе западной части Берингова моря, млн т
 Fig. 8. Seasonal production of small-sized fraction, middle-sized fraction, and main taxonomic groups of large-sized fraction of zooplankton in the Anadyr-Navarin area in 2008 and 2015, 10⁶ t

Сравнение уровней продуцирования органического вещества в 2008 и 2015 гг. показало, что в анадырско-наваринском районе в более «теплый» 2015 г. продукция копепод была выше. Столь значительный рост продукции копепод наблюдался за счет особой всех размерных группировок и в особенности мелкоразмерного зоопланктона. Именно поэтому продукция нехищного зоопланктона возросла по сравнению с 2008 г. почти в 2 раза (до 78 млн т). Таким образом, в рассматриваемых районах существует противофазность продуцирования органического вещества хищным и нехищным зоопланктоном в годы, различающиеся по своему температурному режиму.

Изменения в продуцировании крупными компонентами сообщества сказываются на функционировании зоопланктонных сообществ. Об этом можно судить по величине общей продукции сообщества, которая представляет собой сумму продукций хищного и нехищного зоопланктона за вычетом ассимилированной части рациона хищников [Зайка, 1983; Иванова, 1985]. Величина общей продукции сообщества дает представление об общем объеме органического вещества, создаваемого зоопланктоном, и особенностях функционирования сообществ зоопланктона в районах в различные годы.

Основа продукции нехищного зоопланктона формируется тонкими фильтраторами и фильтраторами-эврифагами. В основном это 7 видов копепод (*Calanus glacialis*, *Eucalanus bungii*, *Neocalanus plumchrus*, *Pseudocalanus minutus*, *Metridia pacifica*, *Oithona similis*, *Neocalanus cristatus*) и 3 вида эвфаузиид (*Thysanoessa inermis*, *Th. raschii*, *Th. longipes*).

В формировании продукции хищного зоопланктона основную роль (до 80 %) играют щетинкочелюстные (*S. elegans*). Роль гипериид (в основном *Themisto libellula*) и кишечнополостных (*Aglantha digitale*) в формировании продукции сообщества незначительна.

Такая функциональная характеристика трофических группировок, как скорость продуцирования, зависит от соотношения видов в самих группировках [Дулепова, 2018]. Присутствие в группировке нехищного зоопланктона значительного количества таких высокопродуктивных видов, как *M. pacifica* и *T. rashii*, способно существенно повышать сезонный Р/В-коэффициент как фито-, эврифагов. Соответственно, отсутствие видов с высоким биопродукционным потенциалом снижает этот показатель. Например, в ана-

дырско-наваринском районе величина Р/В-коэффициента фито-, эврифагов в осенний период варьировала от 2,8 до 3,6, что было связано с доминированием упомянутых выше *M. pacifica* и *T. rashii*, чьи Р/В-коэффициенты составляли соответственно 5,40 и 4,15.

Поскольку продукцию хищного зоопланктона формируют в основном щетинкочелюстные (*S. elegans*), именно эта группа и влияет в многолетнем плане на формирование Р/В-коэффициента хищного зоопланктона. Тем не менее наличие представителей гиперриид в планктонных сообществах, особенно *T. pacifica*, чей сезонный Р/В-коэффициент равен 5,36, даже в незначительных количествах способно повлиять на формирование общего Р/В-коэффициента группировки. В целом у хищного зоопланктона этот показатель варьировал в пределах от 1,74 до 2,20 [Дулепова, 2018].

Влияние хетогнат на формирование продукции сообщества зоопланктона наиболее заметно в глубоководных районах, где доля этой группы по биомассе в отдельные годы составляла 71 %. Здесь в 2008 г. при значительной продукции хетогнат и относительно небольшой величине продукции копепод общая продукция сообщества планктона оценивалась в 59 млн т (рис. 9).

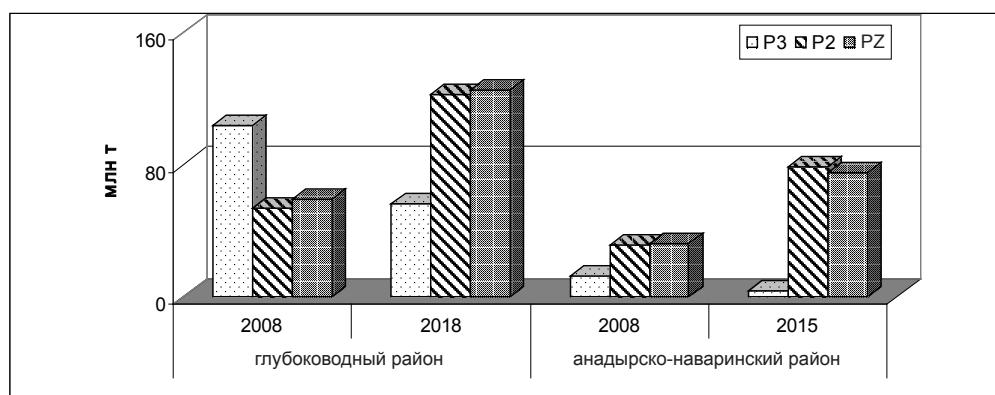


Рис. 9. Общая продукция зоопланктона и компоненты, ее составляющие: P3 — продукция хищного зоопланктона; P2 — продукция нехищного зоопланктона; PZ — продукция сообщества зоопланктона, млн т

Fig. 9. Total seasonal production of zooplankton community (PZ, 10⁶ t) and its components: P3 — production of predatory zooplankton; P2 — production of non-predatory zooplankton

При этом большая часть этой продукции, создаваемая именно хетогнатами, лишь в небольшом количестве используется в пищу представителями более высокого трофического уровня, например рыбами. Так, в анадырско-наваринском районе потребление хетогнат минтаем в 2008 и 2015 гг. составляло соответственно 35 и 56 тыс. т за сезон, или 0,35 и 1,60 % от величины продукции вида. Таким образом, уровень пресса на сагитт со стороны нектона невелик, и большая часть продукции *S. elegans* остается невостребованной рыбами и постепенно переходит в детрит.

В более теплый 2018 г. продукция сообщества в глубоководном районе возрастает (125 млн т) за счет увеличения продукции копепод и снижения продукции хетогнат, поэтому более значительная часть продукции сообщества, которая формируется копеподами, может быть использована нектоном в пищу.

Подобная картина наблюдается и в анадырско-наваринском районе — в 2015 г. продукция сообщества увеличивается более чем в два раза (рис. 9).

Таким образом, степень влияния хетогнат на такую функциональную характеристику сообщества, как его общая продукция, определяется не только структурными характеристиками слагающих сообщество видов, но еще и темпом продуцирования органического вещества копепод и сагитт.

Наибольшее количество органического вещества планктонные сообщества глубоководного и анадырско-наваринского районов создают в более теплые годы, когда

температурные условия наиболее благоприятны именно для копепод (включая их ранние стадии), обладающих более высокой скоростью роста по сравнению с хетогнатами [Шебанова, 2007; Шебанова, Чучукало, 2009; Шебанова и др., 2014].

Ранее при оценке современного состояния планктонных сообществ западной части Берингова моря было указано, что в отдельные годы пресс на нехищный зоопланктон (в основном копепод) со стороны хищного, основу которого составляет *S. elegans*, может быть очень велик [Дулепова, 2018]. При этом объемы выедания копепод хетогнатами превышают их продукцию, что в конечном итоге приводит к снижению биомассы копепод — одного из важных кормовых объектов нектона. Опираясь на ранее проведенные исследования величины и состава суточного рациона сагитт, а также частоты их питания [Дулепова, 2013], можно оценить уровень выедания копепод. В летне-осенний период 2008 г. выедание хетогнатами копепод превышало их продукцию. В 2018 г. при более низкой продукции сагитт и возросшей продукции копепод пресс на копепод составлял не более 50 % от продукции. Таким образом, чем выше в сообществе доля видов, обладающих высокой скоростью продуцирования, тем менее значима в формировании продукции сообщества роль хетогнат. В то же время высокая скорость продуцирования у массовых видов копепод (см. выше) и привнос зоопланктона за счет активной гидродинамики извне определяют быстрое восстановление биомассы этой группы.

Заключение

В многолетнем плане биомасса и, соответственно, значение *S. elegans* в планктонных сообществах рассматриваемых районов существенно меняются. Это проявляется в снижении биомассы хетогнат в современный период по сравнению с 1990–2000 гг. Исключение составляют лишь сообщества мелководных районов, где этот показатель практически стабилен на протяжении всего рассматриваемого периода 1986–2015 гг.

Определяющая роль в формировании биомассы и продукции *S. elegans* как «долгоживущего» вида принадлежит динамике вод, от которой зависит как перенос особей из других акваторий, так и воспроизводство.

Использование в пищу молодью сагитт науплий копепод способно повлиять на кормовые условия личинок рыб, снизить их выживаемость и, соответственно, повлиять на формирование урожайности поколений рыб.

Влияние хетогнат на формирование состава и структуры планктонного сообщества и, следовательно, на кормовую базу нектона связано с прессом на копепод (включая их науплии). В годы, когда продукция щетинкочелюстных высока, выедание ими копепод превышает продукцию последних.

Роль сагитт в формировании продукции зоопланктона зависит от функциональных характеристик этого сообщества: чем выше в сообществе доля видов, обладающих высоким продукционным потенциалом и относящихся к нехищному зоопланктону, тем выше общая продукция сообщества и ниже значение в продукционном процессе сагитт.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность всем сотрудникам лаборатории мониторинга кормовых ресурсов и питания рыб за сбор и обработку информации по зоопланктону, а также А.Ф. Волкову за помощь при работе с базой данных «Зоопланктон».

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

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

на все использованные в работе данные других авторов оформлены в соответствии с правилами данного издания.

Список литературы

- Басюк Е.О., Зуенко Ю.И.** Берингово море 2018 — экстремально малоледовитый и теплый год // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 119–142. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-119-142.
- Волков А.Ф.** Возможности и приемы при работе с базами данных ТИНРО «Зоопланктон северной части Тихого океана, Охотского, Берингова и Чукотского морей», «Трофология nekтона» и «Морская биология» // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 239–261. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996. — 70 с.
- Волков А.Ф.** Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе NPAFC (экспедиция «BASIS»). Часть 1. Восточные районы // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 169. — С. 45–66.
- Волков А.Ф.** Состояние кормовой базы тихоокеанских лососей в Беринговом море в 2003–2012 гг. (по результатам работ международных экспедиций BASIS-1 и 2) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 250–271.
- Горбатенко К.М.** Распределение, биомасса, межгодовая динамика сагитт Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 184. — С. 168–177.
- Дулепова Е.П.** Динамика продукционных показателей зоопланктона в северо-западной части Берингова моря в современный период // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 187–196.
- 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.** Состояние планктонных сообществ и кормовая обеспеченность минтая в северо-западной части Берингова моря в современный период // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 174. — С. 91–104.
- Дулепова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.
- Заика В.Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов : моногр. — Киев : Наук. думка, 1983. — 206 с.
- Иванова М.Б.** Продукция планктонных ракообразных в пресных водах : моногр. — Л. : ЗИН АН СССР, 1985. — 222 с.
- Касаткина А.П.** Щетинкочелюстные (Chaetognatha) западной части Тихого океана (морфология, систематика, филогения) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТОИ ДВО РАН, 2012. — 35 с.
- Максименков В.В.** Питание щетинкочелюстных *Parasagitta elegans* в заливе Корфа Берингова моря // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. — 2003. — Вып. 4. — С. 60–68.
- Науменко Е.А.** Суточный рацион питания и пищевой рацион мойвы в юго-восточной части Берингова моря в зимний период // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, № 5. — С. 869–871.
- Слабинский А.М.** О питании массовых видов сагитт в зал. Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 80–83.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса 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.** Соматическая продукция и жизненные циклы сагитты *Parasagitta elegans* в Охотском и Беринговом морях // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана : мат-лы 4-й Междунар. науч.-техн. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2016. — Ч. 1. — С. 218–222.
- Шебанова М.А., 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. Биология *Calanus glacialis* в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 203–217.

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., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

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., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М. и др. Питание минтая *Theragra chalcogramma* в анадырско-наваринском районе Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 3. — С. 362–369.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

Baier C.T., Purcell J.E. Trophic interactions of chaetognaths, larvae fish, and zooplankton in South Atlantic Bight // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1997. — Vol. 146. — P. 43–53.

Bailey E.M., Houde E.D. Predation on eggs and larvae of marine fishes and recruitment problem // Adv. Mar. Biol. — 1989. — № 25. — P. 1–83. DOI: 10.1016/S0065-2881(08)60187-X.

Feigenbaum D.L., Maris R.C. Feeding in the Chaetognatha // Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. — 1984. — Vol. 22. — P. 343–392.

Froneman P.W., Pakhomov E.A., Perissinotto R., Meaton V. Feedings and prédation impact of two chaetognath species, *Eukrohnia hamata* and *Sagitta gazellae*, in the vicinity of Marion Island (Southern Ocean) // Mar. Biol. — 1998. — Vol. 131. — P. 95–101.

Houde E.D. Fish early life dynamics and recruitment variability // Am. Fish. Soc. Symp. — 1987. — № 2. — P. 17–29.

Hunter J.R. Feeding ecology and predation of marine fish larvae // Marine fish larvae morphology, ecology and relation to fisheries. — Seattle : University of Washington Press, 1981. — P. 34–77.

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

Sameoto D.D. Annual life cycle and production of the chaetognath *Sagitta elegans* in Bedford Basin, Nova Scotia // J. Fish. Board Can. — 1973. — Vol. 30, № 3. — P. 333–344.

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

Terazaki M. Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Subarctic Pacific: a review // Plankt. Biol. Ecol. — 1998. — Vol. 45(1). — P. 1–17.

References

Basyuk, E.O. and Zuenko, Yu.I., Bering Sea: 2018 as the extreme low-ice and warm year, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 119–142. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-119-142

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

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

Volkov, A.F., Results of zooplankton research in the Bering Sea under NPAFC program (expedition BASIS). Part 1. Eastern areas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 169, pp. 45–66.

Volkov, A.F., State of forage base for pacific salmon in the Bering Sea in 2003–2012 (by results of surveys of the international expeditions BASIS-1 and 2), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 179, pp. 250–271.

Gorbatenko, K.M., Distribution, biomass, and year-to-year dynamics of *Sagitta* in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 184, pp. 168–177.

Dulepova, E.P., Dynamics of zooplankton production parameters in the north-western Bering Sea in the present period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 187–196.

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., The current state of plankton communities and food availability for walleye pollock in the western Bering Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 174, pp. 91–104.

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

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

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

Kasatkina, A.P., Chaetognatha (Chaetognatha) of the western part of the Pacific Ocean (morphology, taxonomy, phylogeny), *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TOI DVO RAN, 2012.

Maksimov, V.V., Feeding by chaetognaths *Parasagitta elegans* in the Korfa Bay, Bering Sea, *Tr. Kamchatskogo Fil. Tikhookean. Inst. Geogr. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2003, vol. 4, pp. 60–68.

Naumenko, E.A., Daily ration and food ration of capelin in the southeastern part of the Bering Sea in winter, *Vopr. Ikhtiol.*, 1986, vol. 26, no. 5, pp. 869–871.

Slabinsky, A.M., On feeding of mass *Sagitta* species in Peter the Great Bay (Sea of Japan), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1982, vol. 106, pp. 80–83.

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

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. and Chuchukalo, V.I., Biology of *Calanus glacialis* in the Far Eastern seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 156, pp. 203–217.

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., 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, 1993.

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., Dulepova, E.P., Gorbatenko, K.M., Slabinsky, A.M., and Efimkin, A.Ya., Feeding of the walleye pollack *Theragra chalcogramma* in the anadyr-navarinsky area of the Bering Sea, *Vopr. Ikhtiol.*, 2000, vol. 40, no 3, pp. 362–369.

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

Baier, C.T. and Purcell, J.E., Trophic interactions of chaetognaths, larvae fish, and zooplankton in South Atlantic Bight, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1997, vol. 146, pp. 43–53.

Bailey, E.M. and Houde, E.D., Predation on eggs and larvae of marine fishes and recruitment problem, *Adv. Mar. Biol.*, 1989, no. 25, pp. 1–83. doi 10.1016/S0065-2881(08)60187-X

Feigenbaum, D.L. and Maris, R.C., Feeding in the Chaetognatha, *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 1984, vol. 22, pp. 343–392.

Froneman, P.W., Pakhomov, E.A., Perissinotto, R., and Meaton, V., Feedings and prédation impact of two chaetognath species, *Eukrohnia hamata* and *Sagitta gazellae*, in the vicinity of Marion Island (Southern Ocean), *Mar. Biol.*, 1998, vol. 131, pp. 95–101.

Houde, E.D., Fish early life dynamics and recruitment variability, *Am. Fish. Soc. Symp.*, 1987, no. 2, pp. 17–29.

Hunter, J.R., Feeding ecology and predation of marine fish larvae, *Marine fish larvae morphology, ecology and relation to fisheries*, Seattle: University of Washington Press, 1981, pp. 34–77.

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

Sameoto, D.D., Annual life cycle and production of the chaetognath *Sagitta elegans* in Bedford Basin, Nova Scotia, *J. Fish. Board Can.*, 1973, vol. 30, no. 3, pp. 333–344.

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

Terazaki, M., Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in the Subarctic Pacific: a review, *Plankt. Biol. Ecol.*, 1998, vol. 45, no. 1, pp. 1–17.

Поступила в редакцию 14.04.2021 г.

После доработки 21.04.2021 г.

Принята к публикации 21.05.2021 г.