

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК 574.583(265.51)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-529-549

EDN: ZTQBYU

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ЗООПЛАНКТОНА И КОРМОВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ НЕКТОНА
В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ****Е.П. Дулепова, В.В. Напазаков, Н.А. Кузнецова, М.А. Шебанова***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. По данным двух комплексных экосистемных съемок 2020 г. оценены структурно-функциональные характеристики зоопланктона западной части Берингова моря, а также особенности питания наиболее массовых видов нектона (минтая, сельди и лососей). Проведен сравнительный анализ структурных показателей с информацией за 2015–2019 гг. Полученные результаты позволили выделить основные закономерности распределения, состава и продуцирования органического вещества зоопланктоном. Показано, что высокий уровень и темп продуцирования органического вещества нехищным зоопланктоном (в основном копеподами и эвфаузидами) характерен для восточной части Анадырского залива, наваринского района, корякского шельфа и олюторского свала глубин. Высокая продукция хищного зоопланктона, формируемая в основном гипериидами, отмечена в водах карагинского свала глубин. В значительной степени это связано с привнесом планктона из районов, где сообщества находятся на более высокой стадии сезонной сукцессии. Сопоставление продукции отдельных групп зоопланктона и уровня выедания минтаем и сельдью показало, что за осенний период 2020 г. минтай и сельдь наибольший пресс оказывали на копепод, эвфаузиид и гипериид, которых выедалось 15–55 % от величины продукции. Однако, учитывая высокую скорость продуцирования этими группами зоопланктона, такое выедание не сказывается на обеспеченности нектона пищей. Для лососей, скопления которых нагуливаются в глубоководных районах моря, характерен еще более низкий уровень использования кормовой базы, не превышающий 3 % от продукции указанных выше групп зоопланктона. Таким образом, проведенный анализ свидетельствует о достаточно высокой кормовой обеспеченности наиболее массовых представителей нектона в осенний период.

Ключевые слова: западная часть Берингова моря, зоопланктон, особенности распределения, структура, продукция, нектон, питание, кормовая обеспеченность

Для цитирования: Дулепова Е.П., Напазаков В.В., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Структурно-функциональные характеристики зоопланктона и кормовая обеспе-

* Дулепова Елена Петровна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, elena.dulepova@tinro.ru, ORCID 0009-0000-6971-9329; Напазаков Владимир Валерьевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, vladimir.napazakov@tinro.ru, ORCID 0009-0007-7206-159X; Кузнецова Наталья Алексеевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, natalya.kuznetsova@tinro.ru, ORCID 0009-0005-8932-1744; Шебанова Марина Анатольевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, marina.shebanova@tinro.ru, ORCID 0009-0002-9859-0696.

Original article

Structure and functional characteristics of zooplankton and food supply for nekton in the western Bering Sea

Elena P. Dulepova*, Vladimir V. Napazakov**, Natalia A. Kuznetsova***, Marina A. Shebanova****

*—**** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* D.Biol., principal researcher, elena.dulepova@tinro.ru, ORCID 0009-0000-6971-9329

** Ph.D., head of laboratory, vladimir.napazakov@tinro.ru, ORCID 0009-0007-7206-159X

*** Ph.D., leading researcher, natalya.kuznetsova@tinro.ru, ORCID 0009-0005-8932-1744

**** Ph.D., leading researcher, marina.shebanova@tinro.ru, ORCID 0009-0002-9859-0696

Abstract. Structure and functional characteristics of zooplankton and feeding of the most abundant nekton species (pollock, herring and salmon) are analyzed using the data of ecosystem survey in the western Bering Sea in 2020 and compared with the structural indices for 2015–2019. The main patterns of composition and distribution of zooplankton and production of organic matter by zooplankton are determined. High values and turnover rate of production are noted for the non-predatory zooplankton (mainly copepods and euphausiids) in the eastern Anadyr Bay, the area at Cape Navarin, the shelf of Koryak coast, and the continental slope of Olyutorsky Bay. High production of predatory zooplankton (mainly hyperiids) is found on the slope of Karaginsky Bay, presumably because of these species transport from the southern areas with later stage of the seasonal succession. In autumn 2020, walleye pollock and pacific herring consumed from 15 to 55 % of the copepod, euphausiid and hyperiid production. This level of consumption did not affect their food supply because of very high turnover rate of these taxonomic groups of plankton. In the deep-water areas, salmon did not use more than 3 % of their food resource. Thus, the survey data indicate a good food supply for the most abundant nekton species in the western Bering Sea in the fall season.

Keywords: western Bering Sea, zooplankton, spatial distribution, functional structure, zooplankton production, nekton, feeding of nekton, food supply

For citation: Dulepova E.P., Napazakov V.V., Kuznetsova N.A., Shebanova M.A. Structure and functional characteristics of zooplankton and food supply for nekton in the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 529–549. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-529-549. EDN: ZTQBYU.

Введение

Для российского промысла биологические ресурсы западной части Берингова моря всегда имели большое значение. Нектонные сообщества в этой части моря формирует небольшое количество местных флуктуирующих видов рыб и кальмаров, которые и определяют динамику биоресурсов. Кроме того, структура нектона зависит от всплеск численности и миграций из восточной части моря минтая, сельди и тихоокеанских лососей [Шунтов, 2016].

В любом районе формирование нектона во многом зависит от кормовых ресурсов. История экосистемных исследований пелагических сообществ в этом регионе насчитывает почти сорок лет, в течение которых регулярно по всем районам западной части моря анализировалось состояние планктона с позиций кормовой обеспеченности рыб. За длительный период исследования, начиная с 1986 г. и по настоящее время, в ходе экосистемных съемок ТИНРО в этой части моря собран значительный материал о состоянии этого компонента экосистемы [Шунтов и др., 1993; Волков, 2012; Дулепова, 2018; Найдено, Сомов, 2022].

Целью настоящего исследования является оценка современных особенностей структурно-функциональных характеристик зоопланктона как кормовой базы наиболее массовых видов нектона в западной части Берингова моря в 2020 г.

Материалы и методы

В основе исследований лежат результаты двух комплексных пелагических макросъемок, проведенных ТИНРО в западной части Берингова моря в летне-осенний период 2020 г. (табл. 1, рис. 1). В ходе съемок по традиционно применяемым методикам [Волков, 2008] регулярно проводились сборы информации по качественным и количественным характеристикам зоопланктона и анализ особенностей питания минтая и других массовых видов нектона. Для сравнения полученной информации с данными прошлых лет (1986–2019) использовались материалы базы данных по зоопланктону ТИНРО [Волков, 2019].

Таблица 1

Список судов, сроки выполнения съемок, количество планктонных проб, 2020 г.

Table 1

List of research vessels, dates of surveys, number of plankton samples for the survey in 2020

Судно	Период исследований	Горизонт лова, м	Кол-во станций (проб)
НИС «Профессор Кагановский»	08–25.09	0–дно, 50–0, 200–0	88
НИС «ТИНРО»	19.08–04.10	50–0, 200–0	91

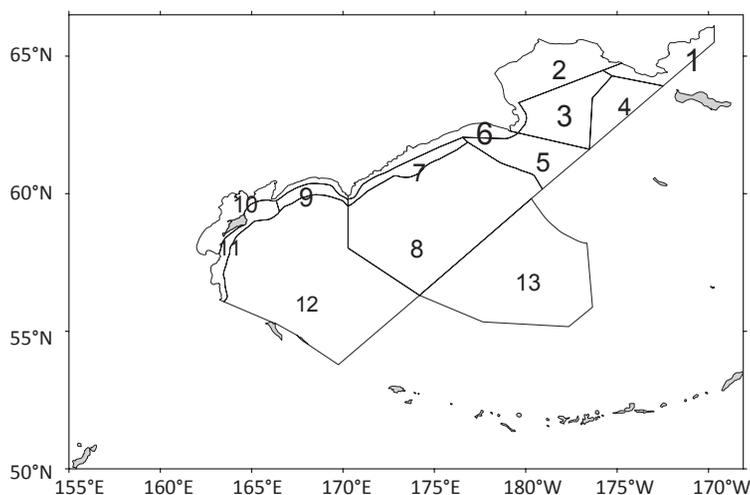


Рис. 1. Схема расположения планктонных станций в Беринговом море в августе-октябре 2020 г.: 1 — Берингов пролив; 2 — северо-западная часть Анадырского залива; 3 — юго-восточная часть Анадырского залива; 4 — восточная часть Анадырского залива; 5 — наваринский шельф; 6 — корякский шельф; 7 — корякский свал глубин; 8 — западная часть Алеутской котловины; 9 — олюторский свал глубин; 10 — шельф Карагинского и Олюторского заливов; 11 — карагинский свал глубин; 12 — Командорская котловина; 13 — центральная часть Алеутской котловины

Fig. 1. Scheme of plankton sampling in the western Bering Sea in August-October, 2020: 1 — Bering Strait; 2 — north-western Anadyr Bay; 3 — south-eastern Anadyr Bay; 4 — eastern Anadyr Bay; 5 — area at Cape Navarin; 6 — shelf of Koryak coast; 7 — continental slope at Koryak coast; 8 — western Aleutian Basin; 9 — slope of Olyutorsky Bay; 10 — shelf of Karaginsky and Olyutorsky Bays; 11 — slope of Karaginsky Bay; 12 — Commander Basin; 13 — central Aleutian Basin

Для расчетов функциональных характеристик зоопланктона (продукции, скорости оборота биомассы наиболее массовых видов и функциональных групп зоопланктона) использовались широко известные методики с учетом средней биомассы и удельной продукции [Дулепова, 2002].

Все материалы по питанию минтая и других видов нектона собраны и обработаны по стандартным методикам, используемым в ТИНРО на протяжении длительного периода [Чучукало, 2006].

При исследовании закономерностей структуры и распределения зоопланктона, а также питания и пищевых отношений планктоноядного нектона был применен метод непрямой ординации — неметрическое многомерное шкалирование nMDS (nonmetric multidimensional scaling), основанный на анализе матрицы данных. Статистический анализ проводился с использованием платформы статистического программирования R* и пакета R *vegan* 2.5-7 [<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>]. Цель использования данного метода заключалась, во-первых, в выявлении сходства и различия между сообществами зоопланктона по биомассам доминирующих видов ($\text{мг}/\text{м}^3$) и по статистическим районам в разные годы (2015, 2017–2020); во-вторых, в обнаружении сходства и различия рационов разноразмерных групп планктонофагов, обусловленных в том числе местом и временем взятия проб. В данном случае результаты съемки 2015 г. (лето) приведены для сравнения состояния структурных характеристик сообществ зоопланктона в разные сезоны. Для количественной оценки несходства выборок применялась метрика Брея-Кертиса, что позволило nMDS-функцией *metaMDS*-пакета *vegan* [<https://cran.r-project.org>, <https://github.com/vegandevs/vegan>] ранжировать расстояния между объектами для нелинейного отображения на упрощенное двумерное пространство с показом ранговых различий на графике. Качество nMDS оценивалось с помощью индикатора «стресс», который варьируется от 0 до 1. Эмпирически считается, что при стрессе менее 0,05 выполнено отличное приближение расстояний в сформированном пространстве к исходным расстояниям, от 0,05 до 0,10 — хорошее, от 0,10 до 0,20 — корректное, а при стрессе более 0,20 искажение расстояний велико [[https://batrachos.com/sites/default/files/pictures/Books/Erve \(2016\) A guide to using statistical methods withR.pdf](https://batrachos.com/sites/default/files/pictures/Books/Erve%20(2016)%20A%20guide%20to%20using%20statistical%20methods%20with%20R.pdf)].

Результаты и их обсуждение

Структурно-функциональные характеристики и закономерности распределения зоопланктона. Морским планктонным сообществам присуща сложность видовой структуры и разнонаправленная зависимость их компонентов от различных факторов среды, что прежде всего отражается на динамике его общей биомассы. Несмотря на то что этот показатель из года в год довольно сильно варьирует, в структурных особенностях его формирования, а также в количественном распределении в западной части Берингова моря можно выделить довольно четкие закономерности [Шунтов и др., 1993; Волков, 2012]. В зоопланктоне западной части Берингова моря (как и в других дальневосточных морях) определяющую роль играет весьма ограниченное число размерных и таксономических групп, биомасса которых представлена на рис. 2–3. При этом, несмотря на многообразие видового состава (табл. 2), лишь небольшое количество видов разноразмерных планктеров формируют основную биомассу (до 94 %). Среди мелкого (длина тела 0,6–1,2 мм) и среднеразмерного (1,2–3,2 мм) зоопланктона обычно доминируют копеподы *Oithona similis*, *Centropages abdominalis*, виды рода *Pseudocalanus*, а также молодь гиперIID *Themisto pacifica*. Основу крупноразмерного зоопланктона (длина тела > 3,2 мм) обычно составляют сагитты *Parasagitta elegans*, копеподы *Eucalanus bungii*, *Neocalanus plumchrus*, эвфаузииды *Thysanoessa inermis*, *Th. longipes*, *Th. raschii* и гиперIIDы *T. pacifica*.

Применение метода многомерного шкалирования позволило выделить в планктоне западной части Берингова моря наиболее значимые виды, доминирующие в тот или иной год за период 2015–2020 гг. (рис. 4).

В 2015 г. наиболее значимыми в планктоне были *E. bungii* (ebun), науплии Euphausiidae (enau), *Pseudocalanus minutus* (pmin), *N. plumchrus* (nplu). Острые углы между векторами этих видов свидетельствуют о положительной корреляции между видами

* R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022, version 4.1.3. <https://www.R-project.org/>.

Биомасса и доля доминирующих видов планктона в эпипелагиали
западной части Берингова моря (август-сентябрь 2020 г.)

Table 2

Biomass and percentage of dominant zooplankton species in the epipelagial
of the western Bering Sea (August-September 2020)

№ п/п	Вид	Мг/м ³	%	Вид	Мг/м ³	%
Район 3				Район 4		
1	<i>O. similis</i>	192,02	27,06	<i>C. abdominalis</i>	293,62	18,77
2	<i>P. elegans</i>	154,13	21,72	<i>P. elegans</i>	288,97	18,47
3	<i>Pseudocalanus newmani</i>	95,46	13,45	<i>Th. inermis</i>	259,81	16,61
4	<i>E. bungii</i>	84,81	11,95	<i>E. bungii</i>	165,85	10,60
5	<i>Calanus glacialis</i>	48,19	6,79	<i>O. similis</i>	157,48	10,07
6	<i>Th. inermis</i>	39,18	5,52	<i>Ps. newmani</i>	138,19	8,83
7	<i>Fritillaria borealis</i>	17,02	2,40	<i>C. glacialis</i>	45,62	2,92
8	<i>Aglantha digitale</i>	12,30	1,73	<i>N. plumchrus</i>	45,24	2,89
9	<i>Limacina helicina</i>	12,00	1,69	<i>L. helicina</i>	32,55	2,08
10	<i>Clione limacina</i>	9,55	1,35	<i>T. pacifica</i>	25,63	1,64
Биомасса 10		664,66	93,66	Биомасса 10	1452,96	92,88
Общая биомасса		709,62		Общая биомасса	1564,34	
Район 5				Район 6		
1	<i>Th. inermis</i>	189,44	22,72	<i>E. bungii</i>	319,11	25,30
2	<i>E. bungii</i>	145,06	17,40	<i>C. abdominalis</i>	238,50	18,91
3	<i>P. elegans</i>	108,94	13,07	<i>Evadne nordmanni</i>	144,05	11,42
4	<i>L. helicina</i>	99,04	11,88	<i>P. elegans</i>	115,00	9,12
5	<i>O. similis</i>	84,16	10,09	<i>Ps. newmani</i>	100,76	7,99
6	<i>N. plumchrus</i>	42,62	5,11	<i>O. similis</i>	66,42	5,27
7	<i>Neocalanus cristatus</i>	23,21	2,78	<i>Podon leuckartii</i>	54,44	4,32
8	<i>Ps. newmani</i>	20,36	2,44	<i>Ps. minutus</i>	40,70	3,23
9	<i>T. pacifica</i>	19,76	2,37	<i>N. plumchrus</i>	22,70	1,80
10	<i>Th. raschii</i>	15,00	1,80	<i>Acartia longiremis</i>	19,20	1,52
Биомасса 10		747,59	89,66	Биомасса 10	1120,89	88,88
Общая биомасса		833,81		Общая биомасса	1261,40	
Район 7				Район 8		
1	<i>P. elegans</i>	198,22	40,81	<i>P. elegans</i>	331,67	42,99
2	<i>E. bungii</i>	64,20	13,22	<i>O. similis</i>	107,17	13,89
3	<i>T. pacifica</i>	35,98	7,41	<i>E. bungii</i>	84,38	10,94
4	<i>O. similis</i>	34,21	7,04	<i>A. digitale</i>	44,21	5,73
5	<i>N. plumchrus</i>	25,26	5,20	<i>T. pacifica</i>	44,04	5,71
6	<i>Th. longipes</i>	21,71	4,47	<i>Ps. newmani</i>	28,96	3,75
7	<i>Th. raschii</i>	20,07	4,13	<i>N. plumchrus</i>	22,86	2,96
8	<i>A. digitale</i>	19,29	3,97	<i>Metridia pacifica</i>	20,72	2,69
9	<i>P. minutus</i>	13,67	2,81	<i>N. cristatus</i>	12,11	1,57
10	<i>N. cristatus</i>	13,16	2,71	<i>Th. longipes</i>	6,22	0,81
Биомасса 10		445,77	91,76	Биомасса 10	702,34	91,04
Общая биомасса		485,78		Общая биомасса	771,44	
Район 9				Район 11		
1	<i>P. elegans</i>	102,47	20,85	<i>P. elegans</i>	351,85	60,47
2	<i>Th. inermis</i>	85,57	17,41	<i>T. pacifica</i>	110,32	18,96
3	<i>T. pacifica</i>	77,74	15,82	<i>L. helicina</i>	37,02	6,36
4	<i>Th. raschii</i>	73,40	14,94	<i>N. cristatus</i>	13,36	2,30
5	<i>Th. longipes</i>	27,88	5,67	<i>O. similis</i>	12,64	2,17
6	<i>Metridia lucens</i>	20,15	4,10	<i>E. bungii</i>	10,17	1,75
7	<i>C. limacina</i>	16,65	3,39	<i>N. plumchrus</i>	7,10	1,22

№ п/п	Вид	Мг/м ³	%	Вид	Мг/м ³	%
Район 9				Район 11		
8	<i>O. similis</i>	12,92	2,63	<i>A. digitale</i>	7,03	1,21
9	<i>N. plumchrus</i>	12,24	2,49	<i>Th. inermis</i>	5,95	1,02
10	<i>Ps. minutus</i>	12,06	2,45	<i>Ps. minutus</i>	5,40	0,93
Биомасса 10		441,08	89,75	Биомасса 10	560,84	96,39
Общая биомасса		491,43		Общая биомасса	581,84	
Район 12						
1	<i>P. elegans</i>	257,85	37,95			
2	<i>O. similis</i>	69,40	10,21			
3	<i>E. bungii</i>	66,81	9,83			
4	<i>T. pacifica</i>	59,69	8,78			
5	<i>Th. longipes</i>	36,32	5,35			
6	<i>Ps. newmani</i>	21,15	3,11			
7	<i>M. pacifica</i>	20,47	3,01			
8	<i>N. cristatus</i>	19,50	2,87			
9	<i>N. plumchrus</i>	19,40	2,86			
10	<i>A. digitale</i>	19,32	2,84			
Биомасса 10		589,91	86,81			
Общая биомасса		679,43				

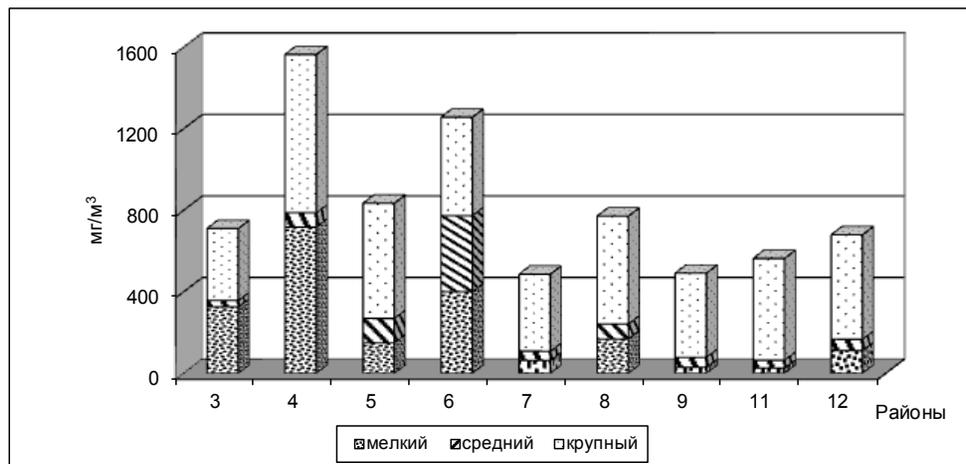


Рис. 2. Биомасса и размерный состав зоопланктона (мг/м³) в различных районах западной части Берингова моря в 2020 г.

Fig. 2. Biomass (mg/m³) and size composition of zooplankton in certain areas of the western Bering Sea in 2020

[https://batrachos.com/sites/default/files/pictures/Books/Erve (2016) A guide to using statistical methods with R.pdf]. В остальные годы наблюдений наиболее значимыми в планктоне были *T. pacifica* (tpac), *Th. longipes* (tlon), *Limacina helicina* (lhel), *Th. inermis* (tine), *Pseudocalanus newmani* (pnew), *O. similis* (osim). Судя по всему, значительные отличия данных за 2015 г. от остальных лет объясняются сроками съемки, когда размерный состав и таксономическая структура планктона соответствовали более раннему развитию планктеров.

Аналогичным образом был проанализирован состав планктонных сообществ относительно места взятия проб, сгруппированный по статистическим районам (рис. 5).

Ординационная диаграмма первой десятки доминирующих видов зоопланктона по статистическим районам западной части Берингова моря (рис. 5), как и предполагалось, показала, что в разные годы физико-географические особенности исследо-

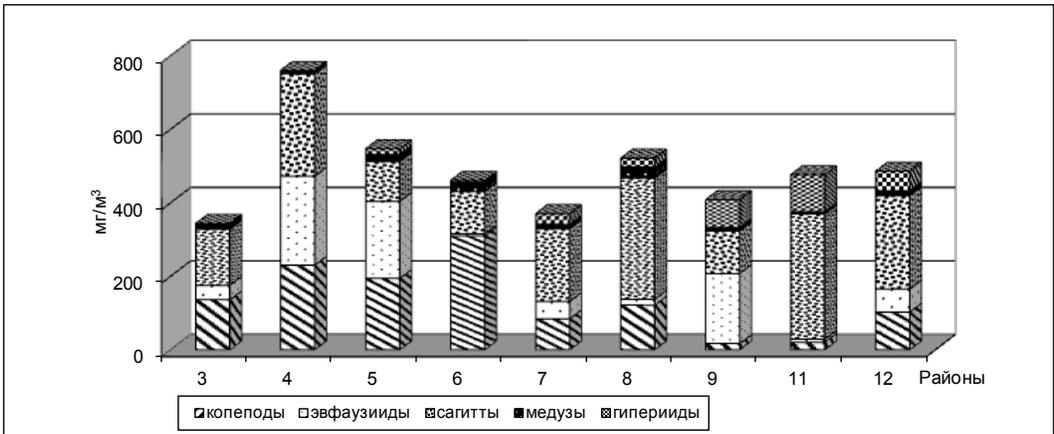


Рис. 3. Состав крупной фракции зоопланктона в различных районах западной части Берингова моря в 2020 г.

Fig. 3. Taxonomic composition of large-sized zooplankton in certain areas of the western Bering Sea in 2020

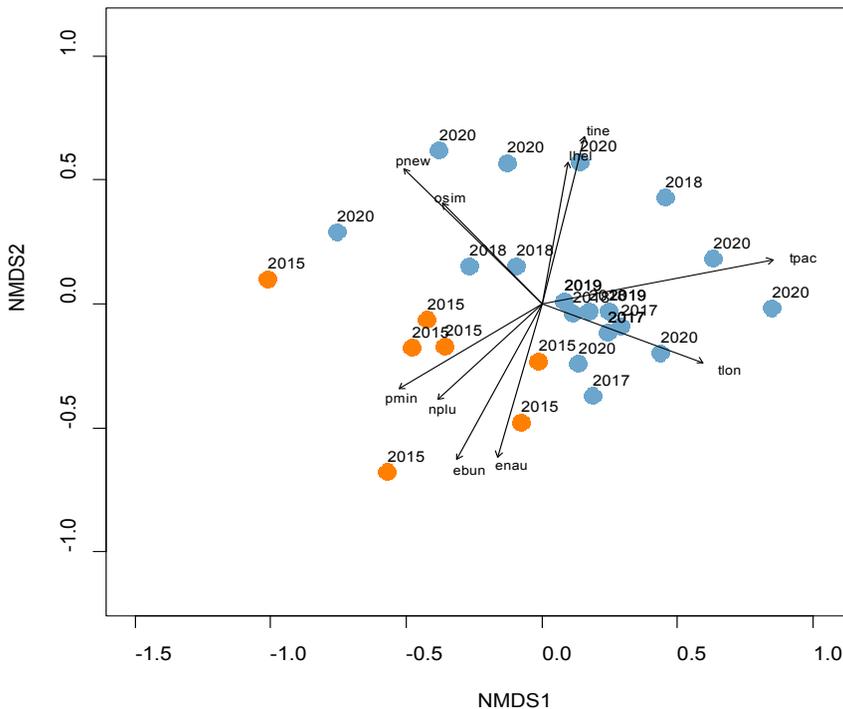


Рис. 4. Ординационная диаграмма зоопланктона (первой десятки доминирующих видов сообщества, mg/m^3) в разные годы, выполненная методом nMDS-анализа в пакете vegan. Цифра рядом с кругом — год съемки, оранжевый цвет — данные 2015 г., голубой — остальные годы

Fig. 4. Ordination diagram of multi-dimensional scaling for the top-ten species of zooplankton with the highest biomass (mg/m^3), by years. The years are labeled at the circles, the year 2015 is shown by orange color, other years — by blue color

ванных районов являются определяющим фактором в формировании неритической и океанической группировок планктона, между которыми находится надшельфовая группировка зоны смешения. На шельфе (p-ны 2–6) доминировали *Ps. newmani*, *O. similis*, *Th. inermis*, *L. helicina*, *Ps. minutus*, *N. plumchrus*. В глубоководных районах (8, 12) — *Th. longipes*, *T. pacifica*, *E. bungii*, науплии Euphausiidae. В районах свала глубин

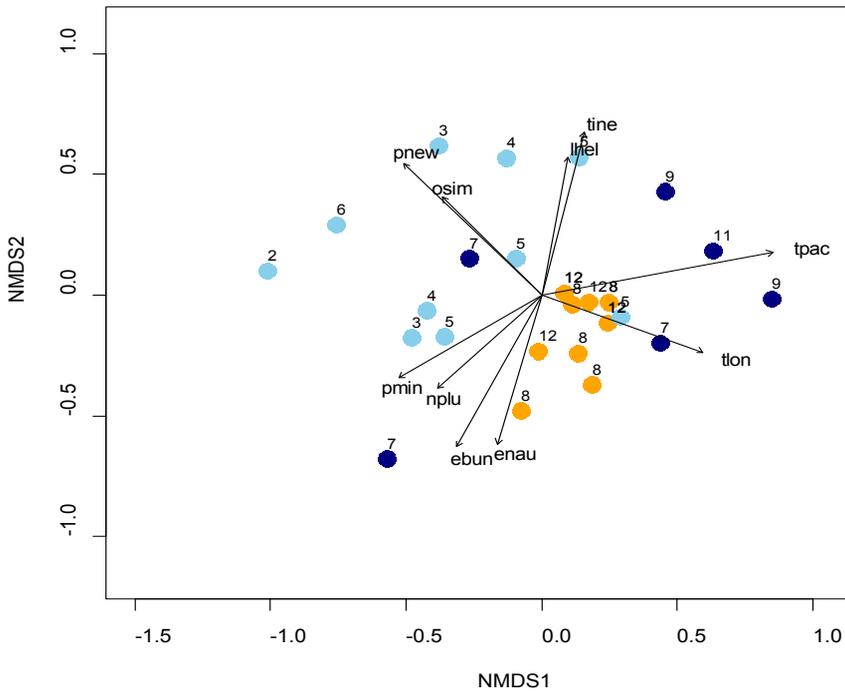


Рис. 5. Ординационная диаграмма зоопланктона (первой десятки доминирующих видов сообщества, мг/м³) по статистическим районам западной части Берингова моря в разные годы, выполненная методом nMDS-анализа в пакете *vegan*. Стрелками обозначены векторы биомасс доминирующих видов зоопланктона. Цифра рядом с кругом — номер статистического района. Оранжевым цветом обозначены глубоководные районы 8, 12, синим — сваловые 7, 9, 11, голубым — шельфовые 2–6

Fig. 5. Ordination diagram of multi-dimensional scaling for the top-ten species of zooplankton with the highest biomass (mg/m³), by biostatistical areas in the western Bering Sea in certain years. Arrows indicate vectors of the species biomass. The numbers of biostatistical areas are labeled at the circles, the deep-water areas 8 and 12 are shown by orange color, the continental slope areas 7, 9, and 11 are shown by dark blue color, and the shelf areas 2–6 are shown by blue color

(7, 9, 11) положительной корреляции не наблюдалось, здесь доминируют как шельфовые, так и глубоководные виды зоопланктона, в сущности подтверждая факт смешения прибрежных и глубинных водных масс в этих районах.

Следующей особенностью распределения зоопланктона в западной части Берингова моря является наличие его высоких концентраций в северных шельфовых и присваловых районах (восточная часть Анадырского залива, наваринский район и корякский шельф). Сложная система течений и высокая обеспеченность района биогенами позволяют включить эти районы в число наиболее высокопродуктивных среди всех дальневосточных морей [Шунтов, 2001].

Структурной особенностью зоопланктона этих районов является значительное количество особей с размерами тела менее 3,2 мм (см. рис. 2–3). Их доля в период исследований варьировала от 45 до 63 %. Это копеподы *P. newmani*, *O. similis*, *E. bungii*, а также *C. abdominalis*, развитию которого способствовало сильное распреснение вод. На корякском шельфе (р-н 6) заметную часть биомассы составляли ветвистоусые рачки *P. leuckartii* и *E. nordmanni*. Все указанные выше виды отличаются очень высокой скоростью роста, что способствует формированию обильной продукции зоопланктона [Liang et al., 1996; Шебанова и др., 2010, 2011, 2012, 2014; Шебанова, 2016].

Именно в этих районах почти ежегодно наблюдаются значительные концентрации эвфаузиевых *Th. inermis* и копепод *E. bungii*, *N. plumchrus*, *C. glacialis* и *N. cristatus*,

чем и объясняется их «привлекательность» для мигрирующего минтая [Волков, 2015]. В 2020 г. средняя биомасса зоопланктона здесь варьировала в пределах 834–1260 мг/м³. Суммарная биомасса крупноразмерных эвфаузиид и копепод, предпочитаемых nekтоном в качестве корма, превышала в этих районах 300 мг/м³ (рис. 3).

Ранее было показано, что количество макропланктона на единицу площади увеличивается от внутреннего шельфа к открытым водам [Шунтов, Темных, 2008]. Однако эта закономерность наблюдается только при осреднении большого количества данных по определенным временным периодам. В 2020 г. наиболее высокие биомассы макропланктона были отмечены как в северных шельфовых и присваловых (р-ны 4, 5, 6), так и в глубоководных районах (8 и 12). Однако планктонные сообщества в этих районах существенно различались по таксономической структуре: в глубоководных районах основу крупной фракции зоопланктона формировали исключительно щетинкочелюстные, а в северных шельфовых и присваловых районах в значительных количествах присутствовали копеподы и эвфаузииды (рис. 3).

Полученные в 2020 г. данные по глубоководным районам позволяют сравнить их с аналогичной информацией за весь ряд наблюдений начиная с 1986 г. (рис. 6). За рассматриваемый период наиболее высокие биомассы макропланктона (700–1070 мг/м³) в глубоководных котловинах наблюдались в период значительных структурно-функциональных перестроек в пелагической подсистеме западной части Берингова моря в 1992–2003 гг. [Шунтов и др., 2007]. Биомасса планктона в этот период формировалась почти исключительно копеподами и щетинкочелюстными, суммарная доля которых достигала 90 %.

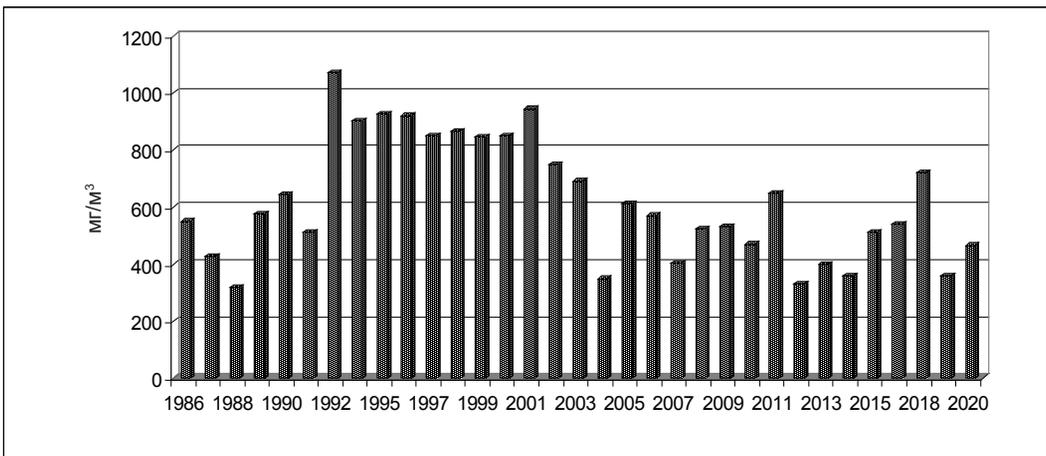


Рис. 6. Многолетняя динамика биомассы (мг/м³) крупной фракции зоопланктона в глубоководных районах (8, 12) западной части Берингова моря

Fig. 6. Long-term dynamics of large-sized zooplankton biomass (mg/m³) in the western Bering Sea for the deep-water biostatistical areas 8 and 12

В последние годы (2010–2019) биомасса крупной фракции зоопланктона в глубоководных районах западной части Берингова моря варьировала в пределах 331–721 мг/м³ при среднем показателе 482,0 ± 40,6 мг/м³. Таким образом, эта характеристика планктонного сообщества в 2020 г. оценивалась практически на уровне средней величины — 465 мг/м³.

Ранее на фоне снижения подходов тихоокеанских лососей Карагинской подзоны в 2020 г. был сделан ряд предположений об изменившихся условиях зимнего нагула группы молоди лососей в 2019 г. [Бугаев и др., 2020]. К таким предположениям указанные авторы отнесли возможное негативное воздействие на выживаемость лососей пищевой конкуренции со стороны молоди других видов рыб (трехиглой колюшки и молоди минтая). Авторы исходили исключительно из совпадения районов нагула и качественного состава желудков молоди лососей и названных видов-конкурентов.

С.В. Найденко с соавторами [2020] вполне аргументированно опровергли эту точку зрения, подчеркивая, что сходство состава пищи трехиглой колюшки и молоди лососей наблюдалось исключительно в пресноводный период жизни молоди лососей. Анализ наших данных показал, что условия нагула молоди лососей в 2019 г. были не столь катастрофичными. Несмотря на довольно низкую биомассу зоопланктона (357 мг/м³), доля в нем наиболее ценных с кормовой точки зрения, отличающихся высоким продукционным потенциалом эвфаузиид, копепод и гипериид была достаточно высока и превышала 50 %. Помимо этого, для лососей характерно рассеянное перемещение в районах нагула, следовательно, для них наиболее важна не плотность кормовых ресурсов, а общий объем планктонных ресурсов в том или ином районе моря [Шунтов, Темных, 2008].

В табл. 3 приведены результаты оценки в эпипелагиали отдельных групп планктеров крупной фракции, которая служит основой рациона планктоноядного нектона.

Таблица 3
Биомасса основных таксономических групп зоопланктона западной части Берингова моря в 2020 г., тыс. т

Table 3
Biomass of the main taxonomic groups of zooplankton in the western Bering Sea in 2020, 10³ t

Группа	Районы									
	3	4	5	6	7	8	9	11	12	
Аппендикулярии	0,75	0,05	1,46	2,42	0,74	22,55	–	–	3,72	
Эвфаузииды	161,83	565,68	1360,55	6,68	130,19	500,0	345,17	28,84	3389,70	
Копеподы	562,57	540,80	1264,53	369,96	235,81	3806,68	31,71	73,26	5751,99	
Гиперииды	15,14	3,61	100,21	5,82	80,91	738,01	137,10	349,90	2827,91	
Головоногие	–	9,66	–	–	3,47	13,43	–	–	–	
Декаподы	10,64	9,93	6,50	5,27	1,41	6,47	0,37	0,45	16,80	
Кумовые	–	0,50	–	0,60	–	–	–	–	–	
Личинки минтая	–	–	–	–	–	–	0,07	–	347,60	
Личинки рыб	–	1,69	–	0,11	–	–	–	3,91	–	
Икра рыб	–	–	–	–	–	–	–	–	13,66	
Сагитты	629,39	651,74	705,61	137,63	546,79	10288,14	209,7	1180,0	13668,08	
Птероподы	7,54	2,49	90,03	3,09	0,83	945,33	1,93	70,41	283,09	
Медузы	47,66	18,40	125,86	30,12	34,07	23,93	17,87	19,84	755,29	
Полихеты	0,16	0,42	3,69	0,02	33,14	44,15	1,35	0,22	32,84	
Ракушковые	–	–	2,44	0,39	2,29	1,69	0,44	2,24	45,87	
Сифонофоры	0,72	–	5,88	–	3,53	94,44	–	–	42,64	
Гаммариды	14,34	9,90	4,00	11,50	2,60	4,05	–	–	–	
Мизиды	1,48	2,73	0,24	2,23	1,09	–	2,44	–	93,39	
Личинки двустворчатых моллюсков	0,37	–	0,27	–	–	–	–	–	–	
Итого	1452,60	1817,60	3671,27	575,84	1076,87	16488,87	748,15	1729,07	27272,58	

В осенний период 2020 г. общая биомасса планктона в исследуемых районах оценивалась в 78 млн т, при этом до 70 % общей величины составлял крупноразмерный («кормовой») зоопланктон.

Описанные выше особенности количественного распределения зоопланктона, а также различия в структурных характеристиках зоопланктона разных районов накладывают отпечаток на такие функциональные характеристики сообщества, как продукция, скорость оборота биомассы и соотношение функциональных элементов (табл. 4, рис. 7).

Повышенный уровень продукции органического вещества нехищным зоопланктоном (фито-, эврифаги) и высокий темп продуцирования в таких районах, как восточная часть Анадырского залива, наваринский, корякский шельфы, олюторский свал

Продукция основных функциональных элементов планктонного сообщества в различных районах западной части Берингова моря в осенний период 2020 г., мг/м³

Table 4

Production of the main functional elements of the plankton community in certain areas of the western Bering Sea in autumn of 2020, mg/m³

Функц. элемент	Район									
	3	4	5	6	7	8	9	11	12	
Нехищный зоопланктон	953	2426	1525	2173	533	447	1033	200	728	
Хищный зоопланктон	305	525	285	240	523	741	621	1174	754	

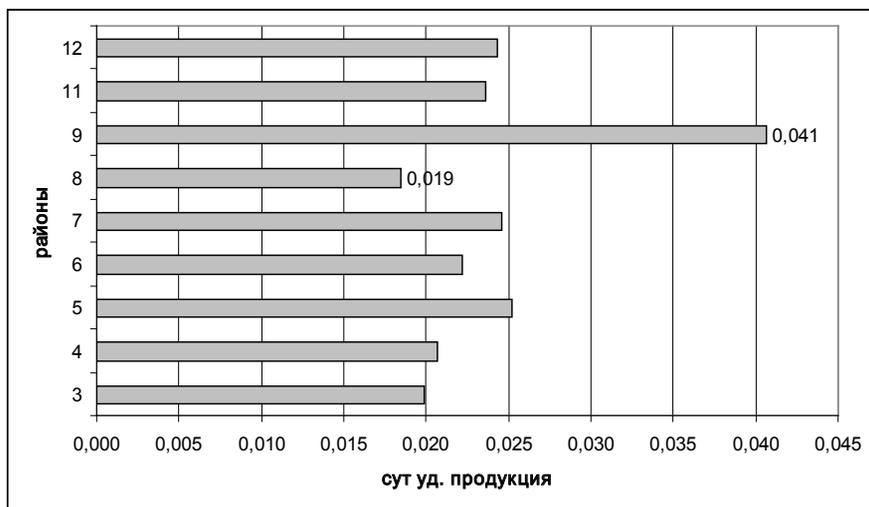


Рис. 7. Величина суточной удельной продукции нехищного зоопланктона в отдельных районах западной части Берингова моря в осенний период 2020 г.

Fig. 7. Daily turnover rate of non-predatory zooplankton production in the western Bering Sea in autumn of 2020

глубин, создаются за счет наличия копепод *E. bungii*, *Ps. newmani*, *O. similis* и эвфаузиид *Th. inermis*, *Th. raschii*, *Th. longipes* с высокой суточной удельной продукцией. У этих видов суточная удельная продукция в осенний период варьируется в пределах 0,014–0,048. Самая высокая суточная удельная продукция этого функционального элемента зоопланктона характерна для олюторского свала глубин, где этот показатель формируется за счет высокой доли быстрорастущих в осенний период эвфаузиид. В свою очередь невысокая суточная удельная продукция (например, в западной части Алеутской котловины) свидетельствует о доминировании в зоопланктоне видов с более низким продукционным потенциалом.

Для хищного зоопланктона сильных вариаций суточной удельной продукции по районам практически не наблюдалось. В данном случае все зависит от присутствия двух доминирующих групп планктонных хищников — сагитт и гипериид. При этом увеличение доли последних (в частности, *T. pacifica*) за счет высокой суточной удельной продукции (0,06) значительно повышает продукцию хищного зоопланктона. Именно по этой причине столь высокая продукция этого компонента сообщества отмечена в водах карагинского свала глубин. Большое количество хищных планктонов в западной части Берингова моря можно объяснить целым рядом причин, самой главной из которых является привнос планктонных сообществ из районов с более высоким уровнем сезонной сукцессии

Питание минтая и сельди. Сравнение трофических характеристик наиболее массовых видов нектона в западной части Берингова моря с литературными данными

показало, что в 2020 г. принципиальных отличий от ранее установленных закономерностей не выявлено. Также и в прошлые годы [Шунтов и др., 1993; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2011; Волков, 2015, 2016а; и др.], в исследуемый период в рационе мелкого и среднеразмерного минтая преобладал зоопланктон (в основном копеподы и эвфаузииды), а у крупного доминировали мелкий нектон и десятиногие раки. Сеголетки и мелкий минтай питались достаточно интенсивно, а с увеличением размеров наблюдалось снижение интенсивности питания (рис. 8).

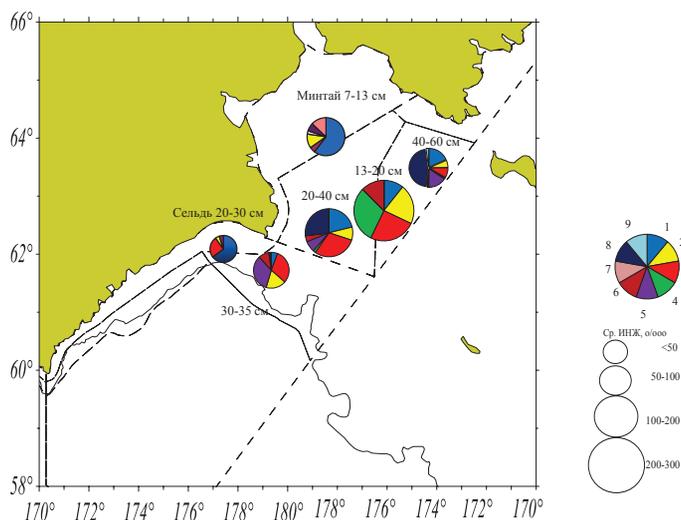


Рис. 8. Состав пищи и интенсивность питания минтая и сельди в северо-западной части Берингова моря в августе-сентябре 2020 г.: 1 — эвфаузииды, 2 — гиперииды, 3 — копеподы, 4 — птероподы, 5 — декаподы, 6 — ойкоплевры, 7 — головоногие моллюски, 8 — рыбы, 9 — прочие; диаметр круга соответствует среднему индексу наполнения желудков

Fig. 8. Food composition and feeding intensity for pollock and herring in certain areas of the northwestern Bering Sea in August-September, 2020: 1 — euphausiids, 2 — hyperiids, 3 — copepods, 4 — pteropods, 5 — decapods, 6 — oikopleurae, 7 — cephalopod molluscs, 8 — fishes, 9 — others; the circle diameter corresponds to the average index of stomach filling

Основой рациона сельди размерной группы 20–30 см служили эвфаузииды (65 %) и копеподы (25 %). Рацион сельди длиной 30–35 см составляли ойкоплевры (35,3 %), копеподы (31,7 %) и гиперииды (18,6 %), в меньшей степени рыбы и эвфаузииды (8,0 и 6,0 %) (рис. 8). Интенсивность питания сельди в зависимости от размера варьировала от 35,5 до 122,9 ‰.

Поскольку осенью 2020 г. максимальная биомасса концентраций минтая и сельди была сосредоточена в районах 3, 4 и 5, для расчета воздействия нектона на планктонные сообщества (и соответственно, обеспеченности пищей нектона) были использованы данные по биомассе и продукции основных групп зоопланктона именно из этих районов. В целом минтай и сельдь за осенний период съедали 5,3 млн т кормовых объектов, среди которых основное значение имели планктонные группы — эвфаузииды, копеподы, гиперииды и ойкоплевры, личинки рыб, причем последние в основном потреблялись минтаем (табл. 5, рис. 9).

Потребление кормовых объектов сельдью за осенний период было почти в 3 раза выше, чем минтаем, за счет ее более высокой биомассы и различий в величине рациона. В период исследований биомасса сельди в исследуемых районах составляла 634 тыс. т, что существенно выше, чем минтая. При этом и рацион сельди был более значительным [Чучукало, 2006].

Ранее А.Ф. Волков [2016а] при сопоставлении количества месячных рационов минтая и реальной кормовой базы вида в различные временные периоды пришел к выводу, что дефицита пищи при нагуле этого вида не наблюдалось. Подобные расчеты

Таблица 5

Биомасса (тыс. т) и рационы минтая и сельди (СПР, % от массы тела) осенью 2020 г.

Table 5

Biomass (10^3 t) and daily rations of pollock and herring (% of body weight) in autumn, 2020

Размерная группа, см	Биомасса	СПР
<i>Минтай</i>		
6–20	4,78	8,10
20–40	116,42	5,49
40–60	304,37	2,60
Всего	425,57	
<i>Сельдь</i>		
25–35	208,0	5,30
Всего	633,57	

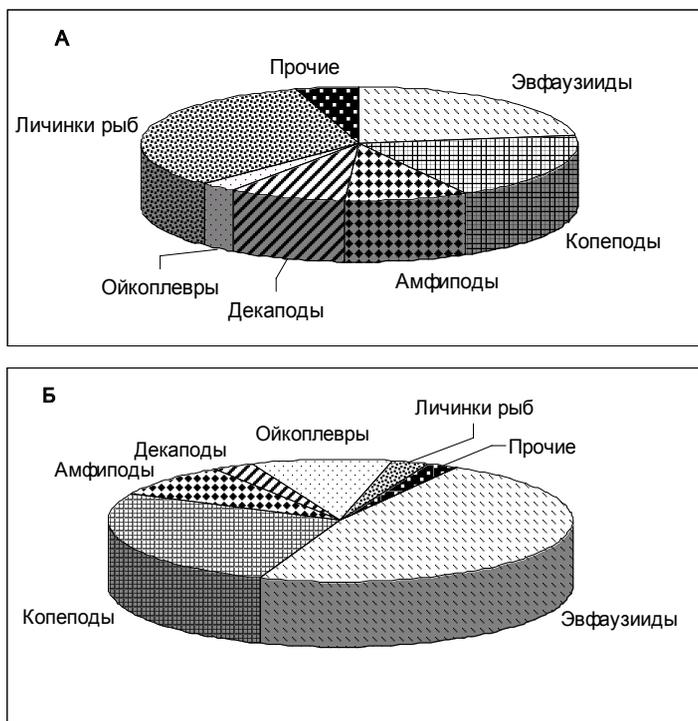


Рис. 9. Осредненный состав пищи минтая (А) и сельди (Б) в северо-западной части Берингова моря в 2020 г.

Fig. 9. Average food composition of pollock (А) and herring (Б) in the northwestern Bering Sea in autumn, 2020

были сделаны и для 2020 г. Запас в месячных рационах по эвфаузидам составил 4 ед., копеподам — 7, птероподам — 11, мизидам — 5, гипериидам — 1, по декаподам и ойкоплеврам — менее 1, прочим группам — 10 ед. Практически не использовались пищевые резервы сагитт. В целом по всему зоопланктону данное соотношение составило 5,3. Таким образом, осенью 2020 г. состояние кормовой базы для минтая и сельди было вполне удовлетворительным. Данная оценка усиливается тем фактом, что осенью при дефиците планктона резервной пищей минтаю служат сеголетки минтая, мойвы, сельди, лептоклина, а также молодь кальмаров [Шунтов и др., 1993].

Сопоставление продукции отдельных групп зоопланктона и уровня его выедания минтаем и сельдью показало, что за осенний период 2020 г. сельдь и минтай потребляли не более 15 % продукции нехищного зоопланктона в целом, что, учитывая скорость

продуцирования доминирующих групп, представляет собой небольшую величину. В то же время уровень выедания отдельных групп довольно высок. Так, в районах наибольших концентраций сельди и минтая ими выедается от 15 до 28 % продукции соответственно копепод и эвфаузиевых и 55 % продукции гипериид. Однако если учесть, что суточная удельная продукция у последней группы достаточно высока (до 0,06) и гиперииды не играют в суммарном рационе сельди и минтая значительной роли, то данный факт не отражается на кормовой обеспеченности минтая и сельди.

Таким образом, применение двух вышеуказанных методических подходов при оценке выедания планктона минтаем и сельдью свидетельствует, что обеспеченность пищей минтая и сельди в осенний период находится на достаточно высоком уровне. В то же время определение продукционных параметров кормовой базы позволяет оценить ее потенциал в перспективе.

Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Берингова моря в августе-сентябре 2020 г. Исследования питания лососей в осенний период 2020 г. были проведены в глубоководных районах в западной части Алеутской котловины и в Командорской котловине.

Анализ состава пищи молоди горбуши, кеты и нерки показал, что они питаются главным образом гипериидами и копеподами. У неполовозрелых и половозрелых особей кеты и нерки, кроме гипериид, в пище присутствовали птероподы, рыбы и кальмары. Пища хищных кижуча и чавычи (даже молоди) состояла преимущественно из рыб и кальмаров.

Сравнение пищевых спектров одноразмерных групп лососей выявило различия по статистическим районам, что, очевидно, определяется обилием и доступностью кормовых объектов. Также подтверждена закономерность возрастной изменчивости рационов и снижение интенсивности питания с возрастом [Волков, 2016б]. Для молоди лососей характерны планктонная пища и большая пищевая активность, а для половозрелых — нектонная и, соответственно, меньшая пищевая активность. Горбуша, а также неполовозрелая нерка питались со средней интенсивностью до 160 ‰. Кета всех размеров кормилась слабо, ее ИНЖ не превышал 125 ‰. Кижуч и чавыча потребляли пищу интенсивнее: их максимальные ИНЖ достигали соответственно 418 и 302 ‰.

В межгодовом аспекте пищевые различия тихоокеанских лососей проявляются только в соотношении основных жертв. По составу пищевых спектров в разные годы можно заключить, что, когда какая-либо группа кормового планктона достигает высокой численности, это находит отражение в рационах всех дальневосточных лососей, включая кижуча и чавычу. Наиболее важными и взаимозаменяемыми жертвами лососей являются амфиподы и эвфаузииды.

Сравнительный анализ состава рационов планктоноядных рыб в 2020 г. по размерным группам и по статистическим районам был выполнен методом nMDS-ординации.

Ординация пищевых рационов планктоноядного нектона (% пищи) по размерным группам показана на рис. 10. Цветные круги с подписями — рационы размерных групп рыб. На рисунке видно, что во II координатной четверти (вверху слева) сгруппированы рационы мелкоразмерных групп — горбуши, кеты, нерки размером до 50 см. Доминирующими компонентами их пищи являются амфиподы, хетогнаты, аппендикулярии и остракоды. В I координатной четверти (справа вверху) объединена кета всех размеров, а также нерка размером 30–40 см и крупнее. Внизу в III и IV четвертях собраны горбуша, минтай и сельдь. Доминирующие компоненты рациона сельди — эвфаузииды и копеподы. У минтая всех размерных групп пищевой спектр по сравнению с сельдью шире и содержит в том числе ойкоплевр, декапод и головоногих. Следует отметить, что рационы одноразмерных групп разных видов рыб имеют большее сходство, чем на внутривидовом уровне. Из всех исследованных лососей выделяется лишь кета, у которой и молодь, и крупноразмерные особи, как видно по близко расположенным точкам на диаграмме, питаются сходно. Однако надо иметь в виду, что сравнение

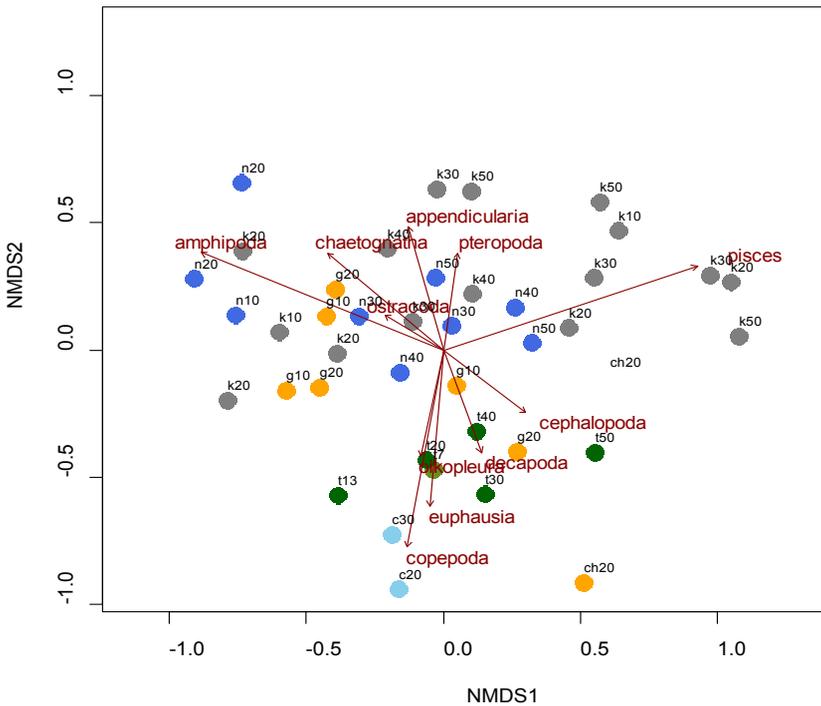


Рис. 10. Ординационная диаграмма пищевых рационов планктоноядного нектона (% пищи) в западной части Берингова моря. Стрелками с подписями темно-красным цветом обозначены векторы долей пищевых компонентов. Цифра рядом с кругом — размерная группа хищника, оранжевый цвет круга (g10-g50) — горбуша, синий (n10-n50) — нерка, серый (k10-k50) — кета, оранжевый (ch20) — чавыча, голубой (c20-c30) — сельдь, темно-зеленый (t13-t50) — минтай

Fig. 10. Ordination diagram of multi-dimensional scaling for food diets (%) of nekton planktivores in the western Bering Sea. Arrows with dark-red labels indicate vectors of the food components. The size ranges for nekton are labeled at the circles in cm, the species of nekton are shown by the circles color: orange — pink salmon, dark blue — sockeye salmon, grey — chum salmon, orange — chinook salmon, blue — pacific herring, dark green — walleye pollock

выполнено по крупным таксонам жертв без учета их размеров. Поэтому различия рационов между размерными группами кеты будут определяться также и размерами потребленных жертв.

Ординация относительно районов сбора проб визуализирована на рис. 11. Трофологические данные, собранные в глубоководных 8 (ei) и 12 (tw) районах, а также в Тихом океане (pac), группируются в верхних четвертях графика, в то время как в нижних III и IV четвертях — трофологические сборы из прибрежных районов Берингова моря (ber). Следует пояснить, что пробы на питание минтая и сельди брали в прибрежных районах. В глубоководных районах Берингова моря значимыми для планктоноядного нектона пищевыми объектами были рыбы, амфиподы, хетогнаты, аппендикулярии, птероподы, остракоды и мизиды, а в прибрежных шельфовых районах — копеподы, эвфаузииды, ойкоплевры, декаподы и кальмары.

Наибольшее пищевое сходство отмечалось между кетой и неркой, между неркой и горбушей, в меньшей степени — между горбушей и кетой. Наблюдаемая картина пищевого сходства между дальневосточными лососями явно коррелирует с особенностями фильтрационного аппарата конкретного вида [Волков, Ефимкин, 2017]. На рис. 11 также видно, что одноразмерные группы рыб разных видов питаются более сходно, чем разные по размеру рыбы одного вида. В результате ординации также было выявлено, что пищевые спектры по доминирующим жертвам различаются в глубоководных и шельфовых районах. В глубоководных районах в пище лососей доминируют рыбы,

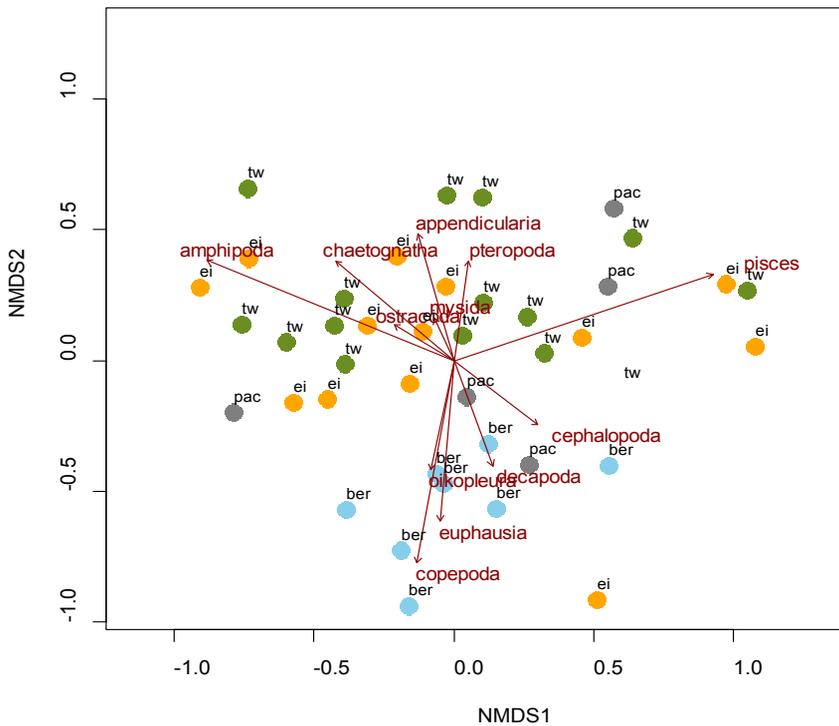


Рис. 11. Ординационная диаграмма пищевых рационов планктоноядного нектона (% пищи) в западной части Берингова моря относительно районов сбора трофологических проб, полученная методом nMDS-анализа в пакете *vegan*. Стрелками с подписями темно-красным цветом обозначены векторы долей пищевых компонентов. Текст рядом с кругом — район взятия пробы, оранжевый цвет круга — 8-й район, серый — Тихий океан, голубой — шельфовые районы Берингова моря, зеленый — 12-й район

Fig. 11. Ordination diagram of multi-dimensional scaling for food diets (%) of nekton planktivores in the western Bering Sea, by areas of stomach sampling. Arrows with dark-red labels indicate vectors of the food components. The areas are labeled at the circles and shown by their color: orange — biostatistical area 8, grey — Pacific Ocean, blue — Bering Sea shelf, and green — biostatistical area 12

амфиподы, хетогнаты, аппендикулярии, птероподы, остракоды и мизиды, а в мелководных — копеподы, эвфаузииды, ойкоплевры, декаподы и кальмары. Эти различия, очевидно, определяются разделением берингоморского зоопланктона по своему составу на зональные комплексы, а именно прибрежный, надшельфовый и открытых вод [Волков, Ефимкин, 1990].

Полученные в ходе исследования материалы по продукционным характеристикам наиболее массовых групп макропланктона, биомассе лососей, составу и величине их рационов (табл. 6, рис.12) позволили оценить объемы выедания в 2020 г.

За осенний сезон лососями в 2020 г. в глубоководных районах выедалось почти 820 тыс. т кормовых объектов, и при этом основная часть этой величины (до 73 %) приходится на сеголеток горбуши и кеты, а также половозрелых и неполовозрелых особей кеты. Исходя из сравнения объемов выедания кетой и горбушей основных групп зоопланктона и их сезонной продукции в глубоководных котловинах было установлено, что наибольший пресс кета и горбуша в 2020 г. оказывали на гипериид, а наименьший — на хетогнат. В первом случае выедание не превышало 2,4 % продукции группы, а во втором — 0,02 %.

Столь низкий уровень выедания лососями кормовой базы объясняется высоким уровнем продуцирования органического вещества зоопланктоном в глубоководных

Биомасса (тыс. т) и суточные рационы лососей (СПР, % от массы тела) в глубоководных районах в Беринговом море осенью 2020 г.

Table 6

Biomass (10^3 t) and daily rations of salmon (% of body weight) in deep-water areas of the Bering Sea in autumn, 2020

Вид	Размерно-возрастная группа	Р-н 8	Р-н 12	Всего	СПР
Горбуша	Сеголетки	45,20	38,09	83,30	5,0
Кета	Сеголетки	0,41	2,74	3,20	7,0
	Неполовозрелые	13,42	34,06	47,50	3,9
	Половозрелые	1,48	2,43	3,90	2,6
Нерка	Сеголетки	0,44	0,76	1,20	4,5
	Неполовозрелые	18,23	20,71	38,9	4,2
Кижуч	Неполовозрелые	1,52	1,25	2,80	4,4
	Половозрелые	0,09	0,26	0,40	2,1
Чавыча	Сеголетки	0,08	1,15	1,23	4,5
	Неполовозрелые	1,41	1,66	3,10	4,3
Все лососи		82,28	103,11	185,40	—

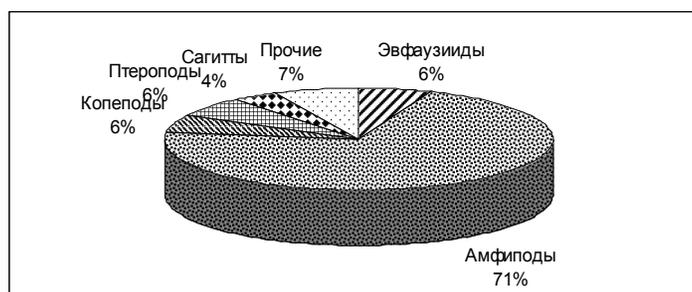


Рис. 12. Осредненный состав рационов горбуши и кеты в глубоководных районах западной части Берингова моря осенью 2020 г.

Fig. 12. Average food composition of pink and chum salmon in the deep-water areas of the western Bering Sea in autumn, 2020

котловинах западной части Берингова моря в 2020 г. и, соответственно, высокой кормовой обеспеченностью этой группы нектона.

Заклучение

Современные структурные особенности сообществ зоопланктона западной части Берингова моря создают предпосылки для высокого уровня и стабильного продуцирования органического вещества этим компонентом экосистемы.

Повышенная продукция и высокий темп продуцирования органического вещества нехищным зоопланктоном (фито-, эврифаги) наблюдаются в восточной части Анадырского залива, наваринском районе, на корякском шельфе и олоторском свале глубин и создаются за счет наличия отдельных видов копепоид и эвфаузиид с высокой суточной удельной продукцией.

Величина продукции хищного зоопланктона зависит от присутствия двух доминирующих групп планктонных хищников — сагитт и гипериид. При этом увеличение доли последних (в частности, *T. pacifica*) за счет высокой суточной удельной продукции значительно повышает продукционный потенциал компонента. Именно по этой причине наиболее высокая продукция планктонных хищников отмечена в глубоководных районах и в водах карагинского свала глубин.

Анализ трофических характеристик наиболее массовых видов нектона (сельди, минтая, лососей) и сопоставление с более ранними данными (2015–2019 гг.) показали,

что в 2020 г. принципиальных отличий от ранее установленных закономерностей не выявлено.

Наиболее используемыми нектоном в пищу группами зоопланктона были копеподы, эвфаузииды и гиперииды. Сопоставление продукции отдельных групп зоопланктона и уровня его выедания минтаем и сельдью позволило сделать вывод, что в осенний период выедание этих групп существенно ниже уровня продуцирования ими органического вещества. Для лососей, скопления которых нагуливаются в глубоководных районах моря, характерен еще более низкий уровень использования кормовой базы, что связано с объемностью кормовых ресурсов в глубоководных районах.

Все это при высоком уровне продуцирования свидетельствует о достаточно высокой кормовой обеспеченности массовых представителей нектона в западной части Берингова моря.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают глубокую признательность профессору В.П. Шунтову за ценные критические замечания, а также научным сотрудникам ТИНРО, принимавшим участие в сборе и обработке гидробиологической и другой информации, которая использована в настоящей статье.

The authors are deeply grateful to Prof. V.P. Shuntov (TINRO) for his valuable critical comments to the manuscript and to their colleagues who collected and processed zooplankton and stomach samples, which data are analyzed in this study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Е.П. Дулепова — расчет продукционных показателей, анализ результатов и написание статьи; В.В. Напазаков — статистическая обработка информации; Н.А. Кузнецова, М.А. Шебанова — обработка планктонных и трофологических проб. Обсуждение полученных результатов, формулировка выводов и подготовка иллюстраций выполнены авторами совместно.

E.P. Dulepova — calculations of production parameters, their analysis and the text writing; V.V. Napazakov — statistical analysis; N.A. Kuznetsova and M.A. Shebanova — processing of zooplankton and stomach samples. Results of the analyses were discussed, conclusions were formulated, and the text was illustrated by all authors jointly.

Список литературы

Бугаев А.В., Лепская Е.В., Коваль М.В. и др. Обзор итогов лососевой путины-2020 в Камчатском крае (сообщение 2): анализ оправдываемости прогнозов и возможных причин их несоответствия // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — С. 141–170.

Волков А.Ф. Введение в трофологию минтая // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 166–185. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-166-185.

Волков А.Ф. Возможности и приемы при работе с базами данных ТИНРО «Зоопланктон северной части Тихого океана, Охотского, Берингова и Чукотского морей», «Трофология некто-

на» и «Морская биология» // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 239–261. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261.

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. Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе NPAFC (экспедиция «BASIS»). Часть 2. Западные районы // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 151–171.

Волков А.Ф. Таблицы и графики по трофологии минтая западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2016а. — Т. 185. — С. 175–184. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-185-175-184.

Волков А.Ф. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды // Изв. ТИНРО. — 2016б. — Т. 187. — С. 162–186. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186.

Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Видовые характеристики фильтровальных аппаратов массовых рыб дальневосточных морей // Бюл. № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2017. — С. 98–105.

Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Планктонные сообщества и кормовая база рыб эпипелагиали Берингова моря в осенний период // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 94–102.

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.

Найденко С.В., Сомов А.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 2. Пищевая обеспеченность нектона // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 34–60. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60.

Найденко С.В., Хен Г.В., Фигуркин А.Л. и др. Условия нагула молоди горбуши в западной части Берингова моря осенью 2019 г. и в океане зимой 2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — С. 171–195.

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

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., Чучукало В.И., Горбатенко К.М. Жизненные циклы, соматическая продукция гиперидов в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 155–176. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-176-155-176.

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Дулепова Е.П. 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., Дулепова Е.П. Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Oithona similis* (Copepoda) в Охотском и западной части Берингова моря // 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., Темных О.С. и др. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в дальневосточной российской экономической зоне // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.

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

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

Liang D., Uye S., Onbé T. Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. I. *Centropages abdominalis* // Mar. Biol. — Vol. 124. — P. 527–536.

References

Bugayev, A.V., Lepskaya, Ye.V., Koval', M.V., Tepnin, O.B., Zikunova O.V., and Fel'dman, M.G., Review of the results of the salmon route-2020 in the Kamchatka Territory (message 2): analysis of the reliability of forecasts and possible reasons for their discrepancy, in *Byull. 'N 15 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 15 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2020, pp. 141–170.

Volkov, A.F., Introduction to trophology of walleye pollock, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 183, pp. 166–185. doi 10.26428/1606-9919-2015-183-166-185

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., 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., Results of the studies on zooplankton in the Bering Sea under NPAFC program (expedition BASIS). Part 2. Western areas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 170, pp. 151–171.

Volkov, A.F., Tables and diagrams on trophology of walleye pollock in the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 185, pp. 175–184. doi 10.26428/1606-9919-2016-185-175-184

Volkov, A.F., Elementary trophic ecology of pacific salmon in the Bering Sea. Species and regional differences. Provision with food in different environments, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 162–186. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186

Volkov, A.F. and Efimkin, A.Ya., Species characteristics of filtering apparatuses of mass fish of the Far Eastern seas, in *Byulleten' no. 12 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 12 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2017, pp. 98–105.

Volkov, A.F. and Efimkin, A.Ya., Planktonic communities and nutritive base of epipelagic fish of the Bering Sea in autumn, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1990, vol. 111, pp. 94–102.

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.

Naydenko, S.V. and Somov, A.A., Long-term dynamics of forage base and food supply for nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea. Part 2. Food supply for nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 34–60. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60

Naydenko, S.V., Khen, G.V., Figurkin, A.L., Kuznetsova, N.A., Starovoytov, A.N., Somov, A.A., and Shebanova, M.A., Environmental surrounding of pink salmon juveniles during fall 2019 in the Western Bering Sea and during winter 2020 in the North Pacific Ocean, in *Byull. 'N 15 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 15 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2020, pp. 171–195.

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.

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., 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. doi 10.26428/1606-9919-2014-176-155-176

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Dulepova, E.P., 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 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-Tsentr, 1993.

Shuntov, V.P., Dulepova, E.P., Temnykh, O.S., Volkov, A.F., Naidenko, S.V., Chuchukalo, V.I., and Volvenko, I.V., The status of biological resources in connection with dynamics of macroecosystems in the Far Eastern economic zone of Russia, in *Dinamika morskikh ekosistem i sovremennye problemy sokhraneniya bioresursnogo potentsiala morei Rossii* (Dynamics of Marine Ecosystems and the Current Problems of Conservation of the Bioresource Potential of the Russian Seas), Vladivostok: Dal’nauka, 2007, pp. 75–176.

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

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

Liang, D., Uye, S., and Onbé, T., Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. I. *Centropages abdominalis*, *Mar. Biol.*, 1996, vol. 124, pp. 527–536.

R Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022, version 4.1.3. <https://www.R-project.org/>. Cited January 27, 2022.

Oksanen, J.O., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D.R., Minchin, P., O’Hara, R., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H., Szoecs, E., and Wagner, H., *Vegan: Community Ecology Package*. R package Version 2.3-5. URL <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. 2016.

Oksanen, J.O., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D.R., Minchin, P., O’Hara, R., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H., Szoecs, E., and Wagner, H., *Vegan: Community Ecology Package*. R package Version 2.5-7. URL <https://cran.r-project.org, https://github.com/vegandevs/vegan>. 2020.

Herve, M., *Aide-mémoire de statistique appliquée à la biologie : Construire son étude et analyser les résultats à l’aide du logiciel R*. Version finale, 2016. 203 p. <https://batrachos.com/sites/default/files/pictures/Books/Erve> (2016) A guide to using statistical methods with R.pdf.

Поступила в редакцию 27.12.2022 г.

После доработки 8.08.2023 г.

Принята к публикации 4.09.2023 г.

The article was submitted 27.12.2022; approved after reviewing 8.08.2023; accepted for publication 4.09.2023