

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

Научная статья

УДК 574.584–153(265.5)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-799-822

EDN: XFKOLO

**МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА КОРМОВОЙ БАЗЫ НЕКТОНА ЛЕТОМ
В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И КАМЧАТКИ****С.В. Найденко¹, М.А. Шебанова¹, Н.А. Кузнецова¹, К.В. Радченко¹,
В.Е. Метревели^{1, 2*}**¹ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;² Дальневосточный федеральный университет,
690922, г. Владивосток, о. Русский, пос. Аякс, 10

Аннотация. Представлены обновленные данные о динамике структурных характеристик и обилии зоопланктонных сообществ эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки, собранные летом 2004–2023 гг. Показано, что на фоне изменяющихся условий среды в последние годы в размерной структуре зоопланктона произошло увеличение доли мелко- и среднеразмерного планктона, в том числе за счет увеличения биомассы умеренно холодноводного вида копепод *Oithona similis* и молоди гиперииды *Themisto pacifica*. Среди крупноразмерного планктона наблюдалось увеличение обилия копеподы *Eucalanus bungii* и снижение биомассы копепод р. *Neocalanus* (особенно *N. cristatus*), принадлежащих к разным экологическим (тепловодным или холодноводным) группировкам. Межгодовые колебания общих запасов зоопланктона за весь период исследований не превышали 3 раз, в то время как у отдельных его групп эта разница в верхней эпипелагиали изменялась от 4 до 9 раз. Суммарная биомасса зоопланктона, составляющего основу кормовой базы рыб и кальмаров, оценена в 96 ± 6 млн т в слое 0–50 м и в 90 ± 6 млн т в слое 50–200 м. При этом установлено, что за летний сезон nekтоном выедается лишь $1/_{27}$ часть продукции зоопланктона. Анализ питания массовых видов nekтона, в том числе промысловых, показал, что изменения в структуре и обилии зоопланктона не сказались на их пищевой обеспеченности в той мере, чтобы говорить о структурных перестройках, происходящих в эпипелагических планктонных сообществах данного региона, в том числе в результате изменения гидрологических условий.

Ключевые слова: зоопланктон, nekтон, биомасса, продукция, кормовая база, пищевая обеспеченность, верхняя эпипелагиаль, тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки

* Найденко Светлана Васильевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, svetlana.naidenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6985-7991; Шебанова Марина Анатольевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, marina.shebanova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0002-9859-0696; Кузнецова Наталья Алексеевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, natalia.kuznetsova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-8932-1744; Радченко Ксения Владимировна, ведущий специалист, kseniia.radchenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0001-9621-1878; Метревели Вадим Евгеньевич, ведущий специалист; аспирант, ассистент кафедры, vadim.metreveli@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-0050-843X.

Для цитирования: Найденко С.В., Шебанова М.А., Кузнецова Н.А., Радченко К.В., Метревели В.Е. Многолетняя динамика кормовой базы nektona летом в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 4. — С. 799–822. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-799-822. EDN: XFKOLO.

Original article

Long-term dynamics of the food base for nekton in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in summer

Svetlana V. Naidenko*, Marina A. Shebanova**, Natalia A. Kuznetsova***, Ksenia V. Radchenko****, Vadim E. Metreveli*****

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

***** Far Eastern Federal University, Ajax Bay, 10, Vladivostok, 690922, Russia

* D.Biol., principal researcher, svetlana.naidenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6985-7991

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

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

**** leading specialist, ksenia.radchenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0001-9621-1878

***** leading specialist, vadim.metreveli@tinro.vniro.ru; postgraduate student, assistant, ORCID 0000-0003-0050-843X

Abstract. Modern data on dynamics of structure and abundance of zooplankton communities in the epipelagial layer of Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka are presented on the data collected in summer of 2004–2023. On the background of changing environmental conditions, the portion of small- and medium-sized zooplankton is increased recently, mainly due to increasing abundance of moderately cold-water copepod *Oithona similis* and hyperiid *Themisto pacifica*. Among the large-sized zooplankton, increasing abundance of warm-water copepod *Eucalanus bungii* and decreasing number of cold-water Neocalanus copepods (especially *N. cristatus*) is observed. Inter-annual fluctuations of the total zooplankton stock did not exceed 3 times, while the biomass of some taxonomic groups varied in 4–9 times. The total biomass of zooplankton, which forms the basis of food base for fish and squids, is assessed as $(96 \pm 6) \cdot 10^6$ t in the 0–50 m layer and $(90 \pm 6) \cdot 10^6$ t in the 50–200 m layer. In summer, nekton consumes a small part of zooplankton production in this season ($1/_{27}$). The studies of fish and squids consumption of zooplankton in the North-West Pacific did not reveal its significant dependence on the changes in structure and abundance of zooplankton communities, possibly related with oceanographic regime changes.

Keywords: zooplankton, nekton, biomass, production, forage resources, food security, epipelagic layer, Pacific waters at Kuril Islands and Kamchatka

For citation: Naidenko S.V., Shebanova M.A., Kuznetsova N.A., Radchenko K.V., Metreveli V.E. Long-term dynamics of the food base for nekton in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in summer, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 4, pp. 799–822. (In Russ). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-799-822. EDN: XFKOLO.

Введение

Тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки — это часть обширной акватории, в пределах которой обитают и нагуливаются массовые виды nektona, в том числе и ценные промысловые объекты. В частности, данный регион является местом летнего нагула низкобореально-субтропическо-тропических (НБ-СТ-Т) видов рыб и головоногих моллюсков, транзитным районом для тихоокеанских лососей, а в верхнюю эпипелагиаль в темное время суток поднимается большое количество мезопелагических гидробионтов [Иванов О.А., 1998; Беляев, 2003; Иванов А.Н., 2005; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Шунтов, 2016; Иванов, Хоружий, 2019; Найденко, 2023]. Сроки и длительность миграций и в целом пищевая обеспеченность этих представителей nektona зависят от общего запаса кормовой базы, в частности от обилия зоопланктона и соотношения групп в его составе в эпипелагиали. В то же время известно [Шунтов, 2001], что для данного региона характерны очень высокая динамичность вод, пестрота океанологических условий и, следовательно, значительная пространственная и

временная (межгодовая и сезонная) вариабельность качественных и количественных характеристик зоопланктона. Кроме этого, на планктонные сообщества оказывает влияние термический режим вод, изменяющийся в том числе вследствие происходящих в атмосфере глобальных процессов. Поэтому для оценки запасов и условий обитания различных видов водных биологических ресурсов необходимо проводить постоянный мониторинг и количественную оценку состояния и особенностей функционирования пелагических сообществ. Такие работы в эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки проводятся ежегодно начиная с 2004 г. Они позволяют оценивать условия обитания промысловых видов нектона и использовать в дальнейшем полученную информацию для обоснования прогнозов их численности.

В рамках настоящего исследования поставлена цель оценить современные запасы зоопланктонных ресурсов, выявить изменения, происходящие в обилии и структуре зоопланктонных сообществ на фоне изменчивости гидрологических условий, и рассмотреть влияние этих изменений на качественные и количественные характеристики питания нектона.

Материалы и методы

Исходными первичными материалами являются данные, собранные в 19 комплексных экспедициях, проведенных ТИНРО в июне — начале июля 2004–2023 гг. в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки между 40 и 56° с.ш. При этом использовано деление обследованной акватории на стандартные биостатистические районы (рис. 1), которые впервые были введены ТИНРО в 1980-е гг. для унификации рыбохозяйственных биоценологических исследований в дальневосточных морях [Шунтов и др., 1988; Волков, 1996а; Волвенко, 1998, 2003; Нектон..., 2005; Макрофауна..., 2012]. При расчетах численности и биомассы гидробионтов в абсолютных единицах (тоннах) использованы стандартные площади 7–10-го районов (обследовались полностью) и среднемноголетние для 5–6 и 13-го районов (обследовались неполностью).

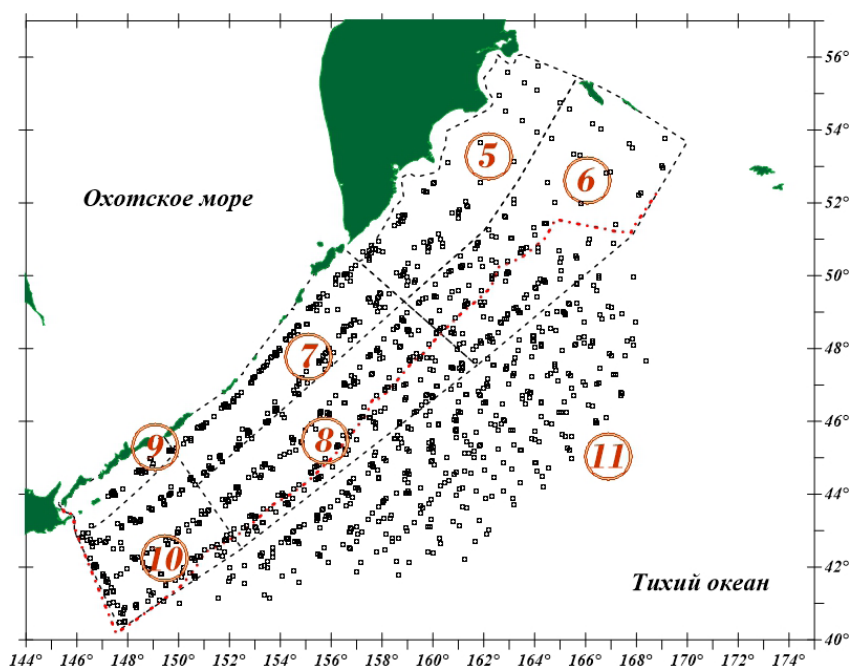


Рис. 1. Схема района работ и расположение станций, выполненных в июне — начале июля 2004–2023 гг. Нанесены границы и номера биостатистических районов

Fig. 1. Scheme of the surveyed area with sampling sites location in June — early July, 2004–2023. Boundaries of numbered biostatistical areas are shown

Ввиду комплексного характера исследований в морских экспедициях выполнялись одновременно гидрологические, ихтиологические, планктонологические и трофологические работы. Сбор гидрологической информации осуществлялся с помощью гидрологического комплекса Sea Bird Electronics либо автономного CTD-зонда SBE 19 Plus. Данные о температуре поверхности воды и минимальной температуре ядра зимнего охлаждения (холодного промежуточного слоя — ХПС) позволили проанализировать многолетнюю динамику гидрологических условий исследуемого региона.

Планктонные материалы, на которых базируется данное исследование, собирались большой сетью Джеди со стандартными параметрами: диаметром входного отверстия 38 см (с площадью $0,1 \text{ м}^2$) и фильтрующим конусом из капронового сита № 48 (с размером ячеи $0,168 \text{ мм}$) [Куликова, 1954; Инструкция..., 1974*; Современные методы..., 1983; Волков, 2008а, б]. Обловы планктона проводили в темное и светлое время суток в двух слоях эпипелагиали — 0–50 и 0–200 м. Общее количество планктонных станций составило 1732, каждая из них выполнялась в двух горизонтах. Собранные материалы обрабатывались по стандартной методике, доработанной и усовершенствованной А.Ф. Волковым [1996а, 2008а, б].

Обловы нектона во всех рейсах проводили с помощью тралений разноглубинным тралом РТ 80/396 с мелкочечной вставкой в кутце (дель 10 мм), вооруженным по 4-кабельной схеме. Траления стандартно выполнялись круглосуточно в верхнем слое эпипелагиали в горизонте хода верхней подборы 0 м. Вертикальное раскрытие трала (среднее по съемкам) находилось в пределах 30–33 м, а горизонтальное — 46–48 м. Скорость тралений составляла в среднем не менее 4,5–4,6 уз, продолжительность — 1 ч. Численность и биомассу видов нектона рассчитывали по методике, отработанной и принятой в практике проведения ТИНРО аналогичных экосистемных съемок и подробно описанной в ряде публикаций [Волвенко, 1998; Нектон..., 2005; Макрофауна..., 2012].

Трофологические материалы собирались и обрабатывались в соответствии с существующими методиками [Шорыгин, 1946; Богоров, 1947; Правдин, 1966; Методическое пособие..., 1974] и стандартными методами, усовершенствованными и принятыми в практике ТИНРО [Руководство..., 1986; Чучукало, 2006; Волков, 2008а]. Для анализа интенсивности питания нектона (или его накормленности) рассчитывали индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‰), а также суточные, сезонные и годовые рационы с учетом особенностей питания каждого изучаемого вида.

Для оценки пищевой обеспеченности нектона были применены несколько показателей. Коэффициент использования кормовой базы рассчитывался как отношение суммарного рациона (потребленной пищи) рыб и кальмаров, питающихся в исследуемом слое эпипелагиали, к запасу кормовых ресурсов в этом слое [Чучукало, 2006; Найденко, 2023]. Индекс $Z_{\text{общ}}/H$, показывающий, сколько единиц потенциальных планктонных ресурсов приходится на единицу массы нектона**, находили как отношение относительной биомассы (т/км^2) зоопланктона (Z) в верхнем слое эпипелагиали к относительной биомассе (т/км^2) нектона (H) в этом же слое.

Статистический анализ материала (в том числе расчет коэффициентов корреляции (r)) выполнен по общепринятым методикам [Лакин, 1990; Боровиков, 2003] с применением пакета Statistica (версия 6.0).

Результаты и их обсуждение

В ряде публикаций [Волков, 1996б, 2008а; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Шунтов и др., 2007; Заволокин, 2014; Найденко, Хоружий, 2017; и др.] на материалах

* Инструкция по сбору и первичной обработке планктона в море / М.С. Кун, А.Ф. Волков, Е.П. Каредин. Владивосток: ТИНРО, 1974. 50 с.

** Индекс $Z_{\text{общ}}/H$ не имеет размерности, так как представляет собой отношение показателей (биомасса на единицу площади, т/км^2) с одинаковыми единицами измерения.

разных лет уже было показано, что в эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки концентрация зоопланктона и его общие запасы довольно высоки, а состав разнообразен. По ежегодным данным, полученным летом (июнь-июль) с 2004 по 2023 г., среднемноголетняя относительная биомасса зоопланктона в этом регионе оценена в 1739 ± 118 и 842 ± 50 мг/м³ в слоях эпипелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м. Биомасса зоопланктона, рассчитанная для слоя 50–200 м, была в 3,2 раза ниже, чем в верхнем 50-метровом слое.

Сопоставление количественных данных за 20-летний ряд наблюдений показало, что межгодовые различия обилия планктона в среднем для всей исследуемой акватории не превышают 3 раз (рис. 2). Однако в отдельных районах амплитуда колебаний биомассы зоопланктона была выше вследствие динамичности океанологических условий, влияющих на пространственное и количественное распределение планктонов, а также переноса их течениями, и только в открытых океанических водах (11-й район) наблюдались незначительные межгодовые различия (рис. 3).

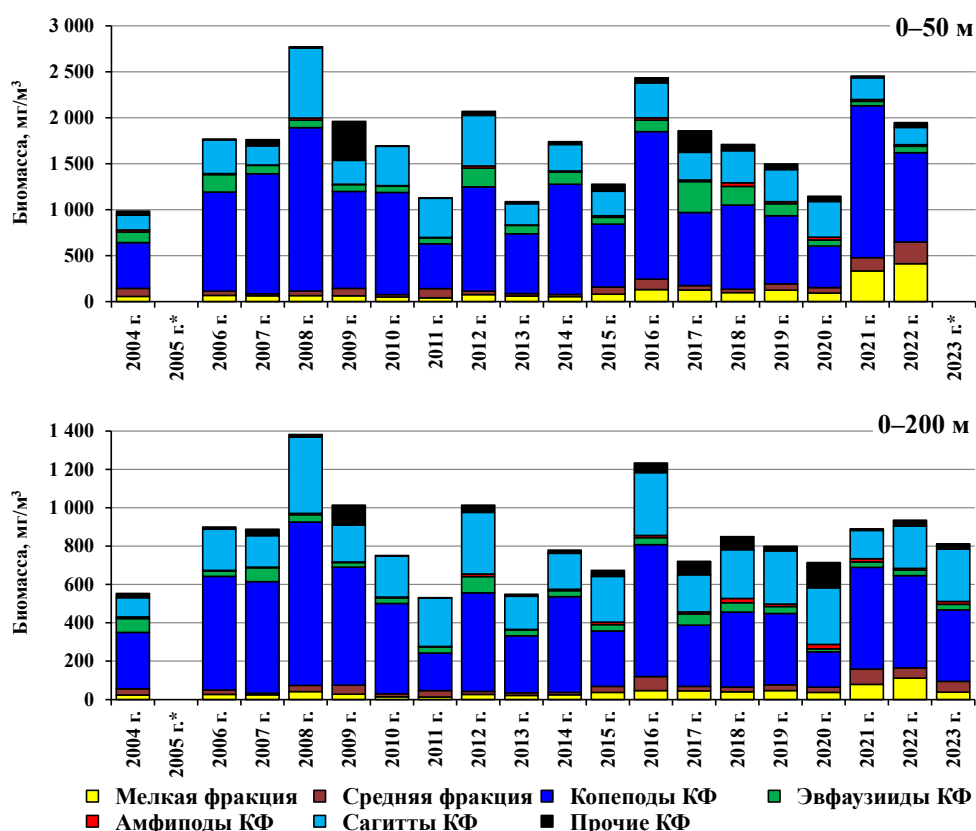


Рис. 2. Состав и межгодовая динамика биомассы зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в июне-июле 2004–2023 гг. Здесь и на рис. 4–13: 2005 г.* — исследования не проводили, 2023 г.* — данные только для слоя 0–200 м [Найденко, 2023, с добавлением за 2019–2023 гг.]

Fig. 2. Composition and interannual dynamics for biomass of zooplankton in the 0–50 and 0–200 m layers in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in June-July of 2004–2023, mg/m³. Here and at Figs. 4–13: 2005* — no survey, 2023* — data for the 0–200 m layer only [from: Naydenko, 2023, with additions for 2019–2023]

Наиболее заметные изменения состава и структуры планктонных сообществ рассматриваемого региона произошли в последние несколько лет на фоне увеличения температуры поверхности воды и минимальной температуры ядра зимнего охлаждения (ХПС) (рис. 4).

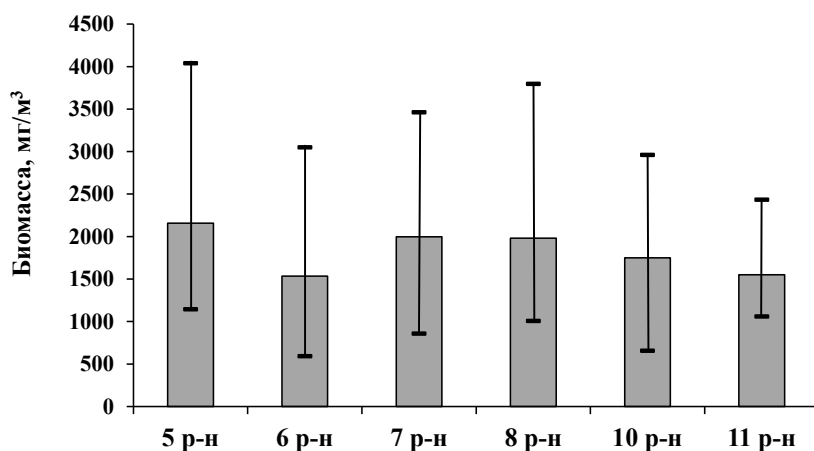


Рис. 3. Межгодовые колебания биомассы зоопланктона в слое эпипелагиали 0–50 м в разных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2023 гг.: столбцы — среднегодовая биомасса, планками обозначена амплитуда межгодовых колебаний биомассы

Fig. 3. Mean annual biomass of zooplankton in the 0–50 m layer in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in summer of 2004–2023, by biostatistical areas, mg/m³. The amplitude of interannual biomass variations in each area is shown by whiskers

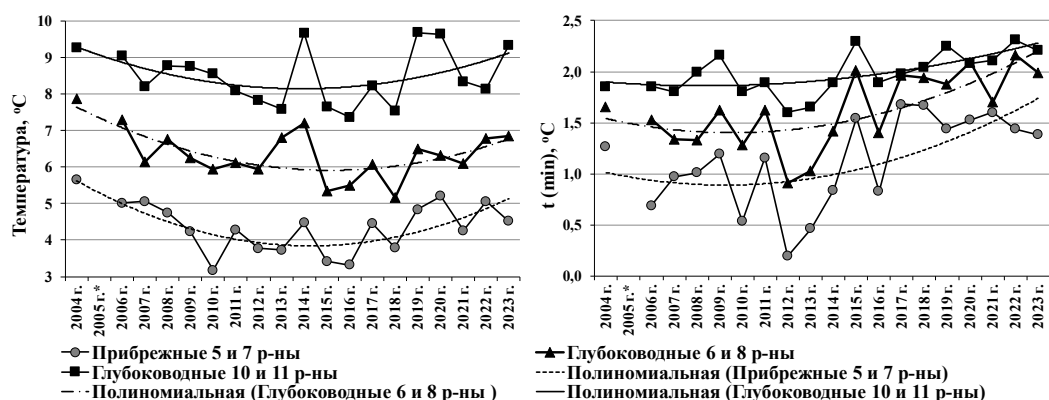


Рис. 4. Межгодовая динамика поверхностной температуры летом (слева) и минимальной температуры ядра зимнего охлаждения (справа) в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в 2004–2023 гг.

Fig. 4. Interannual dynamics of the sea surface temperature (**left panel**) and minimum temperature in the cold subsurface layer (**right panel**) in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in summer of 2004–2023

Так, в размерной структуре зоопланктона начиная с 2015 г. стали постепенно увеличиваться абсолютная и относительная биомасса и доля мелко- и среднеразмерных планктеров (см. рис. 2). В частности, в слое 0–50 м в 2021 и 2022 гг. суммарная доля этих размерных групп возросла соответственно до 18 и 30 % по сравнению со среднегодовой (9 %) за 2004–2020 гг. Летнее соотношение обилия разных размерных групп обусловлено главным образом размножением и соматическим ростом, сменой видового состава беспозвоночных и зависит от сложившихся фоновых условий. Вероятно, при слабом зимнем выхолаживании вод создаются более благоприятные гидрологические условия для размножения и развития массовых мелко- и среднеразмерных видов планктона тепловодной и умеренно холодноводной группировок, что в итоге отражается на их биомассе. При этом если в 2015 и 2016 гг. увеличение биомассы мелкого и среднеразмерного зоопланктона произошло главным образом за счет молоди

беспозвоночных (фурцилий эвфаузиид и калиптописов, науплиев копепоид, молоди гиперид) [Кузнецова, Шебанова, 2017а], то в последующие годы оно, кроме этого, изменялось за счет увеличения обилия некоторых видов мелкоразмерных копепоид.

Так, среди мелкоразмерных копепоид увеличилась биомасса умеренно холодноводного вида *Oithona similis* (рис. 5). Продукция этого вида почти не зависит от термического режима года [Шебанова, 2016], но в то же время установлено, что его размножение начинается обычно в более теплых глубоководных районах, где зимнее выхолаживание происходит менее интенсивно [Шебанова и др., 2011]. В тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки повышенная биомасса *O. similis* (≥ 50 мг/м³) наблюдалась в основном в тех случаях, когда температура ядра зимнего охлаждения была выше 1,7 °С, т.е. в теплые годы, а пониженная — в широком температурном диапазоне.

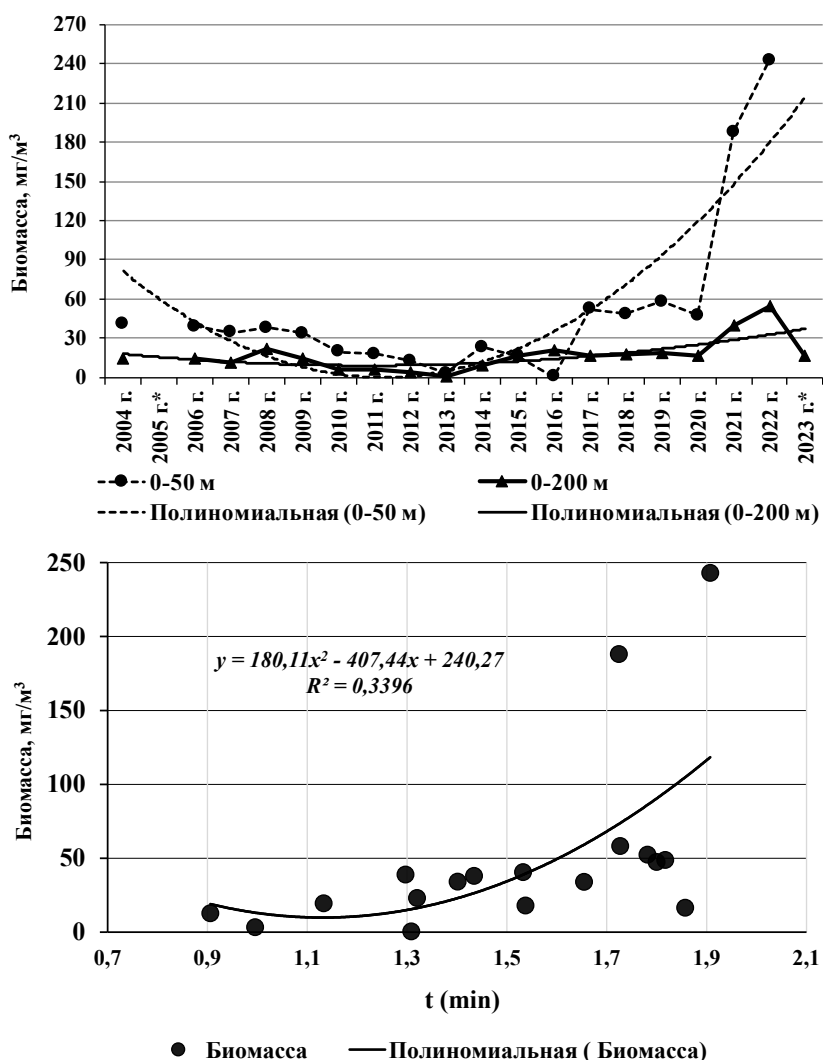


Рис. 5. Межгодовая динамика биомассы *O. similis* в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в июне — начале июля (**вверху**) и зависимость летней биомассы *O. similis* в слое 0–50 м от минимальной температуры ядра зимнего охлаждения (**внизу**) в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в 2004–2023 гг.

Fig. 5. Interannual dynamics for biomass of *O. similis* in the 0–50 and 0–200 m layers in June — early July, mg/m³ (**upper panel**) and dependence of the *O. similis* summer biomass in the 0–50 m layer on minimum temperature in the cold subsurface layer (**bottom panel**) for Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka

За счет увеличения обилия мелко- и среднеразмерных гидробионтов в последние 5 лет существенно уменьшилась доля крупной фракции планктона (до 70 % в 2022 г.), обычно составляющей в июне в среднем 92 % его общей биомассы, которая, как известно, формирует основу кормовой базы рыб и кальмаров. Особенно заметно доля крупных планктеров снизилась (до 50–80 %) в 2021 и 2022 гг. в южных прикурильских районах (9- и 10-й) и открытых океанических водах (11-й район).

Среди крупноразмерного планктона одной из многочисленных групп являются веслоногие рачки (отр. Copepoda), имеющие большое значение в питании почти всех гидробионтов. Именно для этой группы характерны выраженные межгодовые различия биомассы. До 2018 г. прослеживается повышение обилия копепод в четные годы, а понижение — в нечетные, но после 2018 г. высокую биомассу наблюдали в 2021 г. Общая биомасса любой группы планктона — это интегральный показатель, зависящий от обилия слагающих ее видов. В исследуемом регионе среди веслоногих рачков крупной фракции доминирующими по биомассе являются океанические интерзональные виды рода *Neocalanus* (*N. plumchrus*, *N. flemingeri*, *N. cristatus*) и *Eucalanus bungii*. Количественное обилие этих видов в эпипелагиали является следствием реализации разных типов их жизненных циклов, которые различаются временем размножения, продолжительностью развития и сроками появления в поверхностных слоях разных стадий этих беспозвоночных, что хорошо освещено в ряде публикаций [Шебанова, 1997, 2003, 2006, 2016; Шебанова и др., 2010].

Размножение копепод и дальнейшее развитие их молоди зависит от сложившихся гидрологических и иных условий среды обитания. Анализ годового температурного минимума, приходящийся на зимний период, показал, что в многолетнем ходе минимальной температуры в ХПС исследуемого региона прослеживается двухлетняя цикличность. Это связано с изменчивостью в природных процессах Земли и с квазидвухлетней цикличностью общей циркуляции атмосферы, которая отражается на водной толще. Вероятно, такие квазиколебания и являются причиной межгодовых различий (теплее/холоднее) фоновых условий (особенно в зимний период). Все это, в свою очередь, влияет на успешность нереста разных генераций рачков, сохранение зимующего фонда и развитие младших копеподитов в приповерхностных слоях, что в итоге, по всей видимости, определяет двухгодичную цикличность обилия копепод. Но в силу высокой динамичности океанологических, гидрологических и климатических процессов данную закономерность в колебаниях количества планктона не всегда удастся проследить. Кроме того, многие виды зоопланктона являются в значительной мере эвритермными и не проявляют строгой зависимости количественного обилия от типа лет. Из массовых видов копепод в районах исследований только у *N. cristatus* и *E. bungii* наиболее четко выражена двухлетняя цикличность (рис. 6, слева), которая и определяет динамику биомассы всей группы.

Следует также отметить, что обилие копепод, принадлежащих к разным экологическим группировкам — тепловодной и холодноводной, может изменяться в годы с аномальными климатическими показателями. Так, в последние годы в связи с тенденцией роста температуры воды биомасса *N. cristatus*, самого холодноводного из группы субарктических видов, уменьшилась. В частности, при минимальных температурах ХПС выше 1,5 °C биомасса *N. cristatus* не превышала 500 мг/м³ (рис. 6, справа). Некоторая тенденция снижения биомассы в очень теплые годы прослеживалась и у представителя океанической умеренно холодноводной группировки *N. plumchrus* (рис. 6). На уязвимость этого вида к изменению температуры и снижение биомассы в очень теплые годы указывают и другие исследователи [Ashlock et al., 2021].

Иная динамика биомассы характерна для умеренно холодноводного вида *E. bungii*. Изменение абсолютной и относительной биомассы и удельной суточной продукции в сторону увеличения у *E. bungii* чаще всего наблюдается в годы с теплыми термическими условиями [Шебанова, 1997, 2003, 2006, 2007, 2016; Волков, 2012, 2016a]. Вероятно, это связано с более благоприятными условиями в поверхностных слоях эпипелагиали,

куда половозрелые особи поднимаются в весенне-летний период и где после нереста остаются и развиваются младшие стадии. В районах исследований *E. bungii* наиболее высокие показатели обилия также имел в теплые годы (рис. 6).

В целом общая биомасса копепоид в верхней эпипелагиали всей обследованной акватории варьировала от 452 до 1776 мг/м³ (среднемноголетняя 1006 ± 94 мг/м³), а в слое эпипелагиали 0–200 м — от 184 до 852 мг/м³ (в среднем 450 ± 40 мг/м³). Более высокая концентрация копепоид летом в верхней эпипелагиали, по сравнению со всем 200-метровым слоем, отмечена и другими исследователями [Виноградов, 1968; Шун-

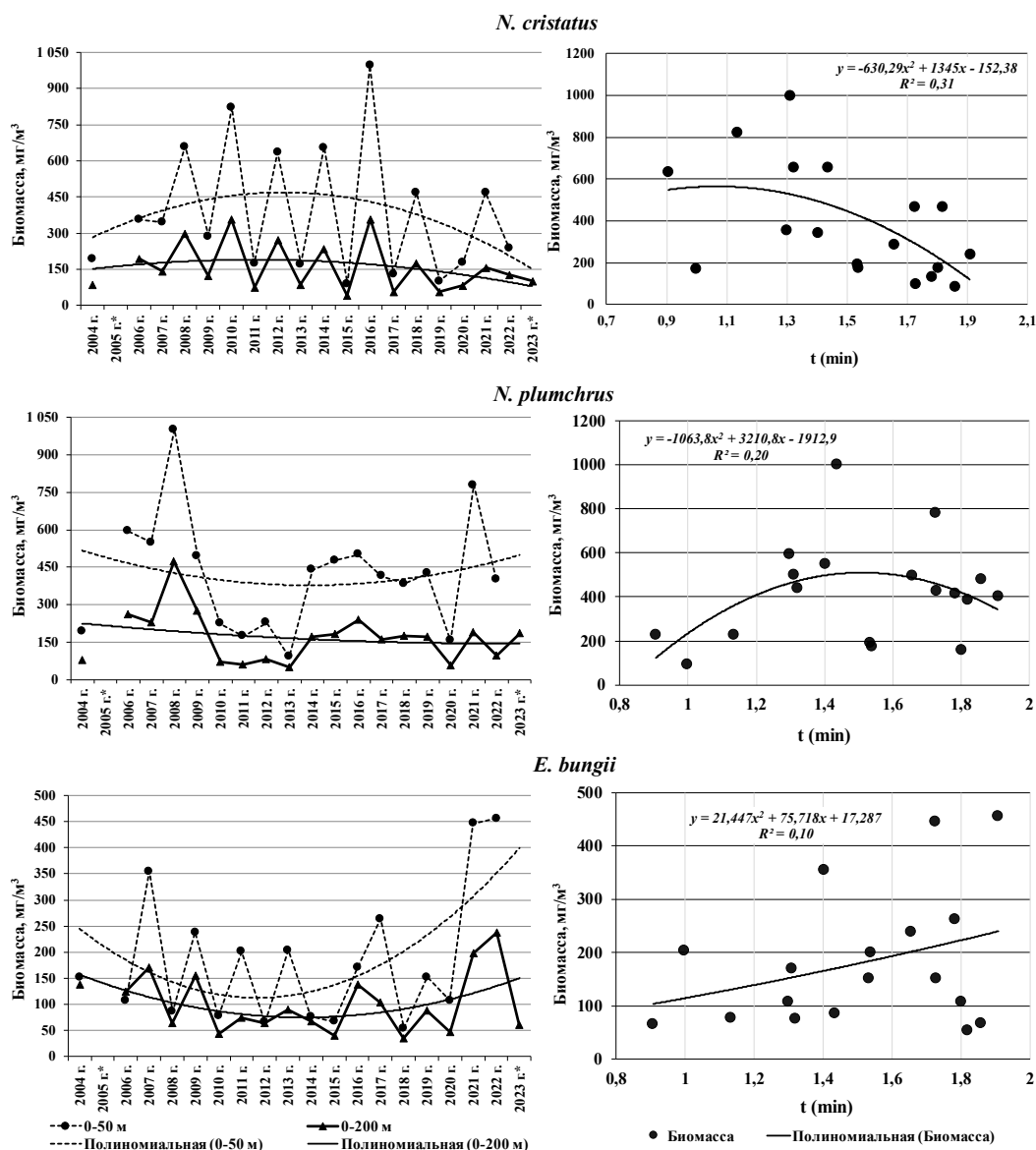


Рис. 6. Межгодовая динамика биомассы массовых видов копепоид в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2004–2023 гг. (слева) и зависимость летней биомассы в слое 0–50 м от минимальной температуры ядра зимнего охлаждения (справа)

Fig. 6. Interannual dynamics for copepods biomass in the 0–50 and 0–200 m layers in summer of 2004–2023, mg/m³ (left panel) and dependence of the summer copepods biomass in the 0–50 m layer on minimum temperature in the cold subsurface layer (right panel) in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka

тов, 2001; Дулепова, 2002; Волков, 2008в]. По районам межгодовая вариабельность количества копепод и их доли в общей массе зоопланктона была значительнее. Наиболее высокое обилие представителей данной группы характерно для прибрежных прикамчатского (5-й) и прикурильского (7-й) районов (что, возможно, связано в том числе с транспортом копепод в эти районы течениями) и открытых океанических вод, а минимальное — для южного прибрежного района (с преимущественной глубиной до 200 м).

Рассчитанный валовый запас копепод (всех размерных групп) в верхней эпипелагиали исследуемой акватории в разные годы изменялся от 32 до 115 млн т, составляя в среднем 65 ± 6 млн т. Для всего слоя эпипелагиали 0–200 м среднесноголетний запас оценен в 110 ± 10 млн т, из которого в верхнем слое эпипелагиали сосредоточено 60 %. При этом доля копепод в общей массе зоопланктона верхнего 50-метрового слоя в последние годы достигла 78–85 % (рис. 7). За счет таких высоких показателей обилия тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки характеризуются как «копеподитные» [Шунтов, 2001; Волков, 2008в], что имеет немаловажное значение для рыб и кальмаров, особенно промысловых, нагуливающих в пределах данной акватории.

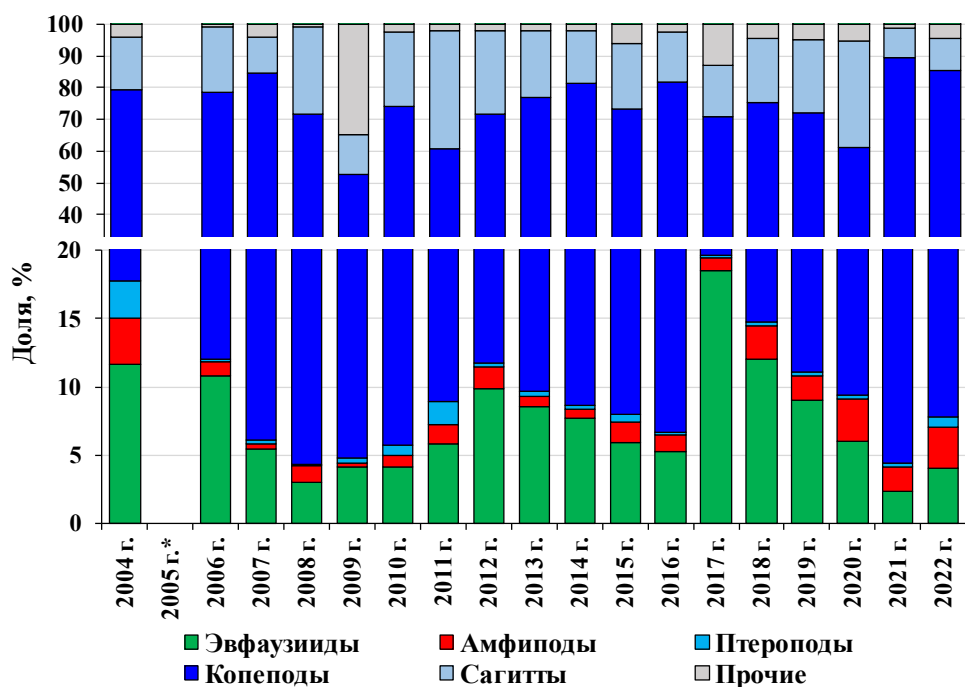


Рис. 7. Межгодовая динамика доли основных групп зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали 0–50 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом

Fig. 7. Interannual dynamics for percentage of the main zooplankton groups in the 0–50 m layer in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in summer

Из эвфаузиид в тихоокеанских водах наиболее высокую относительную и абсолютную биомассу имеют главным образом только два вида *Thysanoessa longipes* и *Euphausia pacifica*, биомасса других видов (*Thysanoessa inspinata*, *Th. inermis* и *Th. raschii*) обычно ниже. При неравномерном пространственном распределении, сложных вертикальных миграциях и значительной межгодовой динамике биомассы разных видов эвфаузиид довольно сложно выделить районы по наибольшему их обилию. Тем не менее максимальное количество эвфаузиных рачков чаще всего отмечается вдоль побережья Курильских островов и в местах, находящихся под воздействием циклонических круговоротов [Чучукало и др., 1996; Шунтов, 2001; Волков, 2008в]. За период исследований максимальные количественные показатели эвфаузиид наблюда-

лись в 2006, 2012 и 2017–2018 гг., особенно в южной части прикурильских районов, где они в 2017 и 2018 гг. достигали 791–970 мг/м³. Для этих же районов характерны и значительные межгодовые колебания биомассы. Однако после 2018 г. по всей акватории тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки наблюдаются пониженные биомасса и доля эвфаузиид в планктоне (см. рис. 2, рис. 7), но обоснованно судить о каких-либо закономерностях в динамике их обилия весьма затруднительно.

Показатели валового запаса эвфаузиид, по сравнению с показателями копепод, в данном регионе невысокие. Даже в годы повышенного обилия этих рачков, их запас в верхнем слое эпипелагиали был ниже среднеемноголетнего показателя обилия копепод в 3 раза (а для слоя 0–200 м эта разница была выше). Среднеемноголетний валовый запас эвфаузиид для всей акватории тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки оценен в $7,6 \pm 1,2$ млн т (min 3,2 и max 21,0) и $9,1 \pm 0,9$ млн т (min 3,7 и max 18,7) в слоях соответственно 0–50 и 0–200 м. Среди таксономических групп зоопланктона именно эвфаузииды и копеподы являются наиболее ценными в энергетическом отношении [Горбатенко, 2018], и от их обилия зависит пищевая обеспеченность многих массовых видов nekтона.

У щетинкочелюстных, по сравнению с другими группами зоопланктона, межгодовая динамика обилия выражена не столь значительно (см. рис. 2, рис. 7). В районах исследований в этой группе абсолютно доминирует один вид — *Parasagitta elegans* — с размером особей от 2 до 33 мм. Несмотря на то что сагитты в меньшей степени, чем копеподы, используются nekтоном в качестве пищевых объектов, они являются «резервной» частью кормовой базы, и запасы их в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки значительны. Только южные прикурильские и глубоководный 11-й районы отличаются пониженным обилием сагитт. Среднеемноголетний валовый запас щетинкочелюстных для всей акватории оценен в слое 0–50 м в $18,7 \pm 1,7$ млн т (min 8,2 и max 41,9 млн т), а в слое 0–200 м — в $50,9 \pm 3,7$ млн т (min 22,0 и max 87,8 млн т). В количественном соотношении массовых групп зоопланктона при повышенной биомассе и доле сагитт часто наблюдается пониженное обилие копепод, что, наряду с другими причинами, может быть связано с выеданием веслоногих рачков щетинкочелюстными.

У амфипод, напротив, просматриваются выраженные межгодовые изменения количественных показателей. В эпипелагиали исследуемой акватории амфиподы представлены несколькими видами, среди которых доминирующим является гипериида *Themisto pacifica*, достигающая более 97 % общей биомассы амфипод. Вид *T. pacifica* считается относительно теплолюбивым. Так, в Охотском море его биомасса в зависимости от типа лет в весеннее и летнее время различается, а летом и осенью в холодные и теплые годы сопоставима [Горбатенко и др., 2017]. В тихоокеанских районах, особенно в верхней эпипелагиали, после 2004 г. наметился тренд некоторого снижения и затем постепенного увеличения обилия и доли в планктоне *T. pacifica* (всех размеров) с максимальными показателями (42–49 мг/м³) в 2018, 2021 и 2022 гг. (рис. 8), что почти совпадает с общей тенденцией изменения температуры поверхности океана и минимальной температуры в ХПС (см. рис. 4).

По имеющимся сведениям [Чучукало и др., 1999; Горбатенко, 2009; Шебанова и др., 2014; Горбатенко и др., 2017], размножение этого вида идет не прерываясь в течение года, но самой мощной считается весенняя (апрель–май) генерация. Появившаяся многочисленная молодежь постоянно обитает в поверхностном 20-метровом слое воды, а более крупные совершают суточные вертикальные миграции [Чебанов, 1965; Журавлев, Нейман, 1976; Ikeda et al., 1992; Чучукало и др., 1999]. В июне 2004, 2010–2011 и 2021–2022 гг. в данном биотопе отмечалось очень большое количество молодежи (рачков размером до 2 мм) данного вида гипериид, составляющих 55–74 % общей его биомассы (рис. 9). Возможно, благоприятные условия этих лет повлияли на успешность нереста и, соответственно, биомассу гипериид. Предположительно сроки нереста и появления молодежи были растянуты и совпали со временем проведения исследований. Это по-

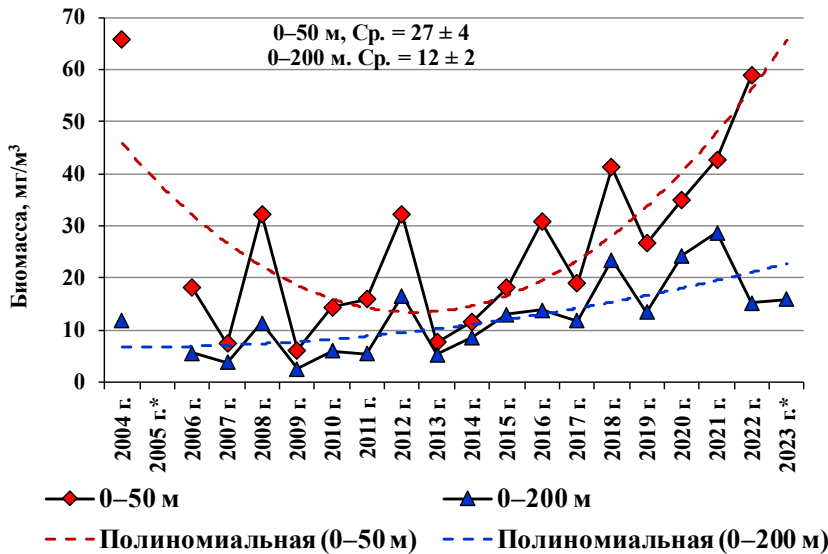


Рис. 8. Межгодовая динамика биомассы амфипод в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в июне — начале июля 2004–2023 гг.

Fig. 8 Interannual dynamics for amphipods biomass in the 0–50 and 0–200 m layers in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in June — early July of 2004–2023, mg/m³

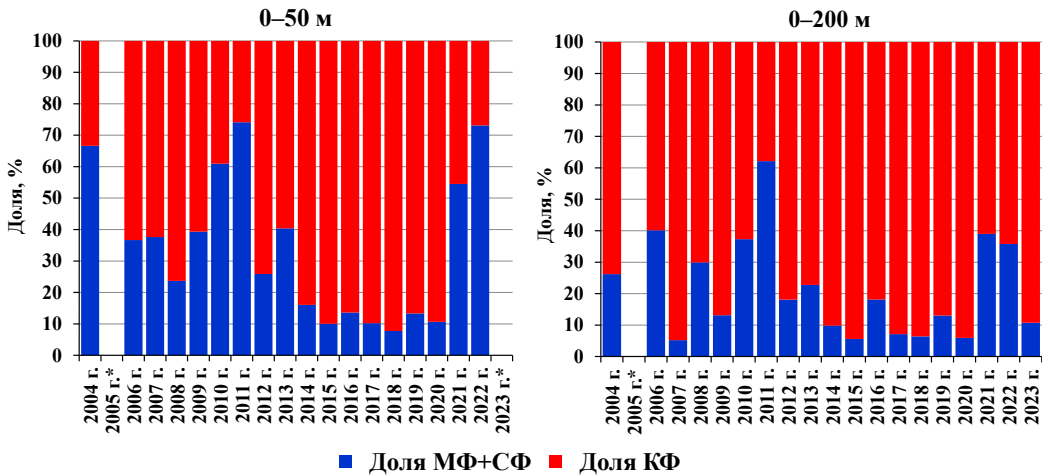


Рис. 9. Соотношение разноразмерных групп *T. pacifica* в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в июне — начале июля 2004–2023 гг.: МФ — мелкая фракция, СФ — средняя фракция, КФ — крупная фракция

Fig. 9. Ratio (%) of size groups for hyperiid *T. pacifica* in the 0–50 and 0–200 m layers in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in June — early July, 2004–2023: МФ — small-sized fraction, СФ — medium-sized fraction, КФ — large-sized fraction

зволило учесть гораздо большее количество молодых рачков, чем в другие годы, что отразилось на размерной структуре не только данного вида, но и зоопланктона в целом.

Амфиподы, являясь одной из важных кормовых групп зоопланктона, имеют невысокие количественные показатели обилия — $1,5 \pm 0,2$ и $2,8 \pm 0,4$ млн т в слоях эпипелагиали соответственно 0–50 и 0–200 м. Но при оценке кормовой базы необходимо учитывать, что по причине специфичного распределения гипериид в приповерхностном слое эпипелагиали и очень неоднородного пространственного распределения биомасса этих ракообразных в определенной степени недоучитывается [Чебанов, 1965; Волков, 1996]. Подобная ситуация характерна и для крылоногих моллюсков (отр. Pteropoda),

которые в большом количестве потребляются нектоном (в частности лососями), но по данным планктонных уловов их среднемноголетний запас в эпипелагиали составляет всего 0,8 млн т.

Таким образом, в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки (особенно при сравнении северных и южных, прибрежных и глубоководных районов) прослеживается межгодовая изменчивость летних показателей обилия зоопланктона, обусловленная в том числе изменениями гидрологических условий. Однако общеизвестно, что суммарную биомассу зоопланктона, даже в пределах отдельно взятой таксономической группы, слагают виды с различной экологией и биологией, а набор факторов, влияющих на урожайность поколений конкретных видов и лимитирующих их численность, очень широк. В связи с этим одностороннего увеличения или уменьшения биомассы одновременно всех групп планктона в ответ на изменения фоновых условий не происходит, как и не существует строго единого сценария структурных перестроек планктонных сообществ в зависимости от климатической изменчивости. Кроме этого, исследуемый регион характеризуется высокой динамичностью и разнородностью океанологических условий, на некоторых участках возможен перенос и накопление планктона и оценить масштабы этих явлений практически невозможно. Поэтому показатели общего запаса зоопланктона в смежные годы могут различаться, а в годы, разные по термическому режиму вод, — быть на одном уровне. В годы повышенных температур поверхности океана и минимальной температуры в слое ХПС наблюдаемые изменения в запасах зоопланктона в целом для всей обследованной акватории находились в рамках обычной межгодовой изменчивости и отличались от среднемноголетнего значения всего в 1,3 раза (рис. 10).

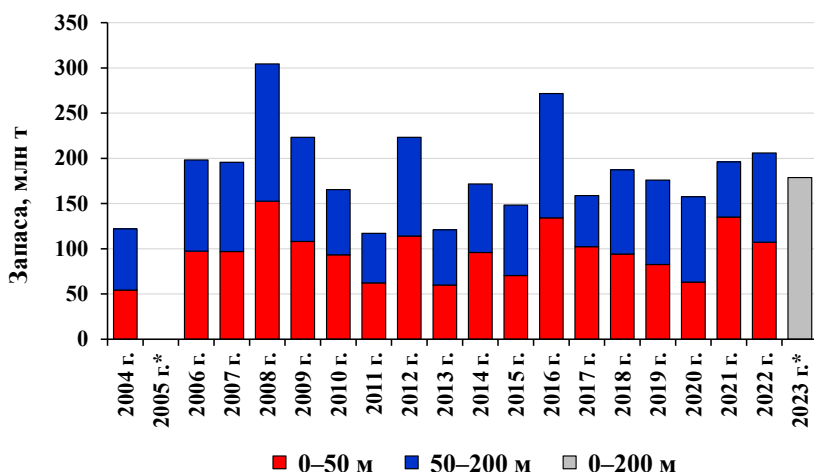


Рис. 10. Межгодовая динамика общего запаса зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 50–200 м в тихоокеанских водах Курильских островов и восточной Камчатки в июне — начале июля 2004–2023 гг. [Найденко, 2023, с добавлением за 2019–2023 гг.]

Fig. 10. Interannual dynamics for total zooplankton biomass in the 0–50 and 50–200 m layers in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in June – early July of 2004–2023, 10^6 t [from: Naydenko, 2023, with additions for 2019–2023]

Среднемноголетний общий запас зоопланктона составил 96 ± 6 млн т (от 54 до 153 млн т) в слое эпипелагиали 0–50 м и 90 ± 6 млн т (от 15 до 54 млн т) в нижележащем 150-метровом слое (50–200 м), т.е. летом основные запасы зоопланктона сосредоточены в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали (рис. 10).

При различных комбинациях запаса зоопланктона и биомассы нектона индекс $Z_{\text{общ}}/H$, рассчитанный для верхней эпипелагиали, в 2004–2013 гг. изменялся от 11 до 78. Начиная с 2014 г., когда летом в данный район стали совершать нагульные миграции виды НБ-СТ-Т комплекса (в частности сардина *Sardinops melanostictus* и скумбрия

Scomber japonicus и *S. australasicus*) и обилие потребителей зоопланктона возросло (рис. 11), индекс $Z_{\text{общ}}/H$ снизился и варьировал уже от 8 до 49. В эти же годы (за исключением 2019 г.) суточный коэффициент использования был выше, чем в предыдущий период, но тем не менее оставался в пределах всего 0,002–0,006. Рассчитанный сезонный суточный коэффициент использования кормовой базы достигал значений 0,21–0,47, что указывает на повышенное, по сравнению с периодом низкой численности субтропических рыб, потребление планктонных ресурсов. С учетом сезонной продукции планктона данный показатель изменялся в пределах от 0,005 до 0,049 в годы низкого обилия нектона и от 0,069 до 0,173 в годы высокого [Найденко, 2023, с добавлением за 2019–2023 гг.]. Однако при оценке пищевой обеспеченности нектона необходимо принимать во внимание, что планктонные сообщества разных слоев эпипелагиали тесно взаимосвязаны между собой посредством вертикальных миграций и верхняя эпипелагаль постоянно «пополняется» зоопланктоном с нижележащих слоев. Кроме того, для планктонных и нектонных гидробионтов характерна сложная сеть трофических взаимоотношений. Поэтому коэффициент использования нектоном зоопланктонных ресурсов верхнего слоя эпипелагиали является показателем весьма динамичным, но при этом свидетельствующим о том, что в разные периоды лет их запасы остаются вполне высокими.

В то же время, оценивая возможности кормовой базы нектона, следует учитывать и тот факт, что не все зоопланктонные организмы имеют одинаковую кормовую значимость для рыб и кальмаров, не только в силу индивидуальных морфологических особенностей последних, но также за счет неравномерного распределения, обилия и доступности зоопланктона (в том числе в течение суток в верхней эпипелагиали). В районе исследований из зоопланктона самыми важными кормовыми объектами являются несколько видов: эвфаузииды *Th. longipes*, *Th. inermis* и *E. pacifica*, гипериида *T. pacifica*, копеподы *N. cristatus* и *N. plumchrus*, птероподы *Clione limacina* и *Limacina helicina* и сагитта *P. elegans*. По расчетам, выполненным для разных лет, выедание зоопланктонных видов, имеющих статус предпочитаемых, не превышало 0,1–0,5 % их запаса. Так, в 2020 г. около 52 % пищевых потребностей рыб и кальмаров покрывалось

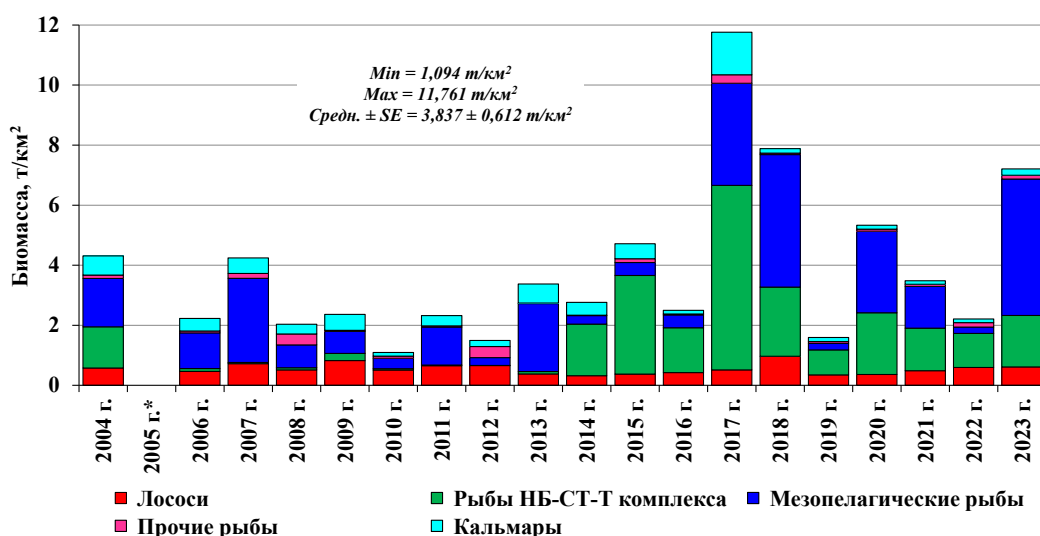


Рис. 11. Межгодовая динамика биомассы нектона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов в июне — начале июля 2004–2023 гг. [Найденко, 2023, с добавлением за 2019–2023 гг.]

Fig. 11. Interannual dynamics for nekton biomass in the upper epipelagic layer in Pacific waters at Kamchatka and Kuril Islands in June – early July, 2004–2023 [from: Naydenko, 2023, with additions for 2019–2023]

за счет вышеуказанных видов зоопланктона, 43 % обеспечивалось фитопланктоном и остальная часть — прочим зоопланктоном и нектонной пищей. За сутки предпочитаемой зоопланктонной пищи потреблялось до 96 тыс. т, что составляет всего 0,2 % ее запаса. При этом на долю эвфаузиид приходилось около 25 % общего рациона рыб и кальмаров, а на долю копепод и гипериид — соответственно 20 и 5 %. В последующие годы в связи с изменениями в количественном соотношении этих групп зоопланктона изменилась их весовая доля в питании нектона. Это, в частности, хорошо демонстрируют данные по питанию лососей. Например, в 8-м прикурильском районе, через который в июне проходит основная масса тихоокеанских лососей, при обилии эвфаузиид от 89 до 358 мг/м³ их доля в рационе горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* варьировала от 21 до 63 %, но в 2021–2022 гг. при невысокой биомассе (35–51 мг/м³) эвфаузиид в планктоне их доля в рационе снизилась до 6–14 % (рис. 12), в то время как при повышенном обилии гипериид их значение в питании по сравнению со среднееголетним показателем (16 % рациона) в эти же годы возросло в 2 раза (до 33 %). На фоне увеличения биомассы копепод с 439 мг/м³ в 2020 г. до 2991 в 2021 г. и 1896 мг/м³ в 2022 г. доля веслоногих в рационе горбуши также возросла в эти годы с 11 до 39 и 41 % и снизилась до 19 % в 2023 г. (рис. 12). Сила связи между обилием в планктоне и долей в рационе рыб оценена как средняя для гипериид ($r = 0,69$) и копепод ($r = 0,55$) и как слабая для эвфаузиид ($r = 0,34$). Таким образом, предпочтительность (или выборочность) в отношении конкретного кормового объекта меняется не только в зависимости от его обилия и доступности, но и от таких же показателей других кормовых объектов, которыми могут питаться нектонные виды. Стратегия питания, в основе которой лежат элективность, размерная селективность и трофическая пластичность, позволяет рыбам и кальмарам при разных сложившихся кормовых условиях использовать все имеющиеся пищевые ресурсы, что показано на большом массиве трофологических данных [Волков, 1994, 2016а, б, 2024; Волков и др., 1997; Дулепова, 1998; Найденко, 2003, 2023; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Найденко и др., 2008, 2017; Заволокин, 2014; Кузнецова, Шебанова, 2017б; Горбатенко, 2018; и мн. др.].

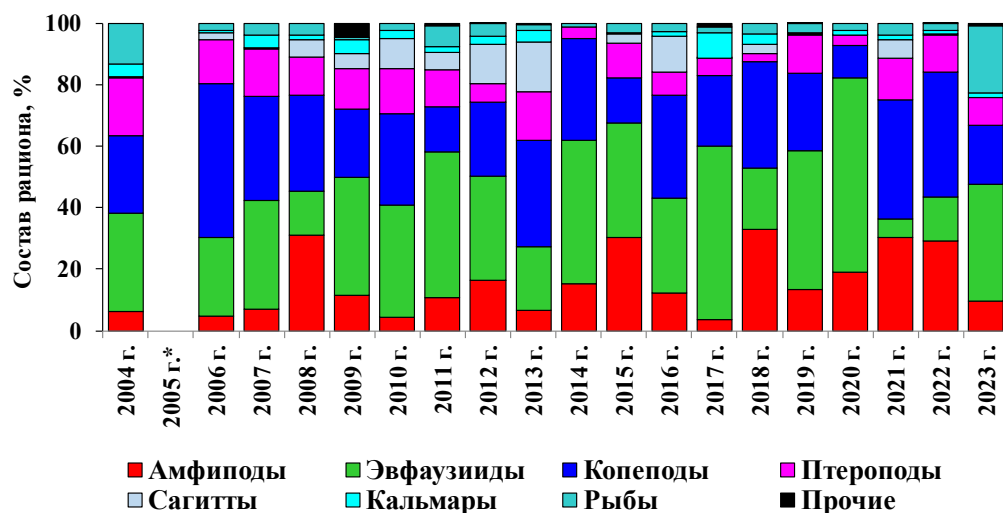


Рис. 12. Межгодовая динамика состава рациона горбуши размерной группы 40–50 см в 8-м прикурильском районе в июне — начале июля 2004–2023 гг.

Fig. 12. Interannual dynamics for diet composition of *O. gorbuscha* (size group FL 40–50 cm) in the 8th biostatistical area in Pacific waters at the Kuril Islands in June — early July, 2004–2023

В межгодовой динамике интенсивности питания горбуши наблюдалось снижение показателей одновременно во всех районах в 2015, 2018, 2021 и 2023 гг. (рис. 13, А). В эти же годы отмечалось снижение ИНЖ и у других лососей (рис. 13, Б), но однонаправленность в снижении интенсивности их питания наблюдалась при разных условиях

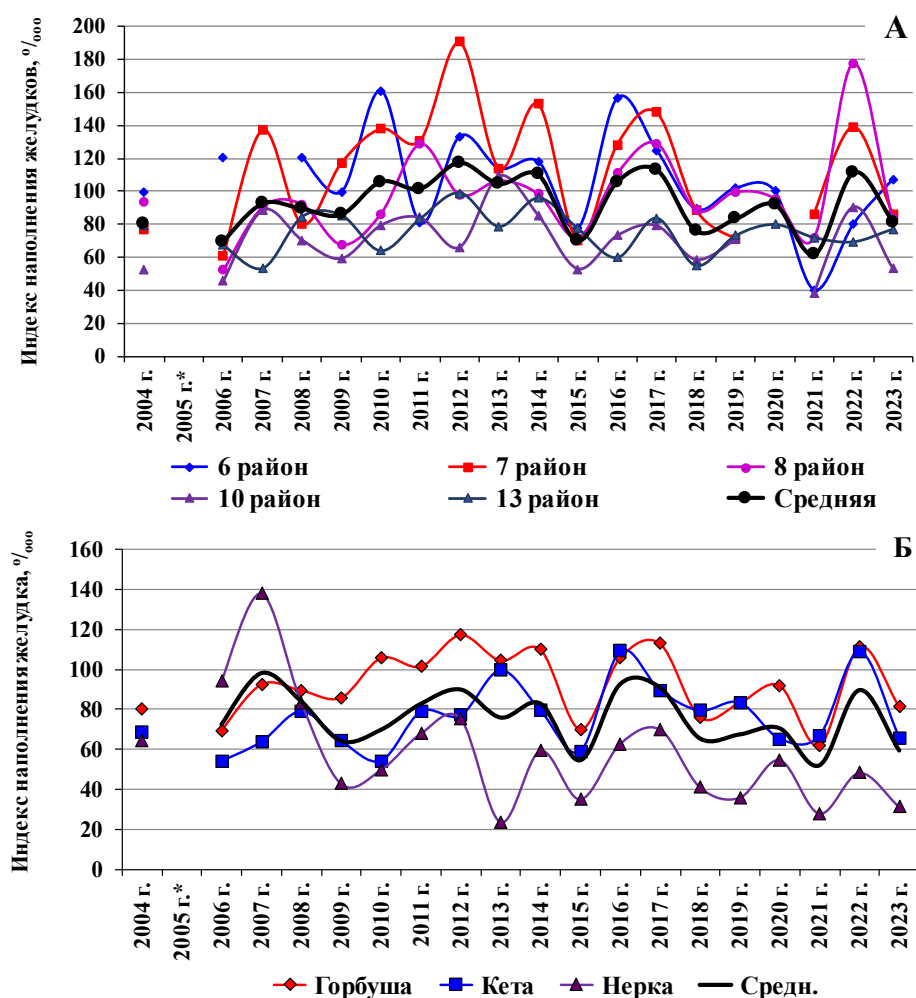


Рис. 13. Интенсивность питания горбуши с длиной тела АС 40–50 см в разных районах (А) и разных видов лососей (Б) в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2023 гг. [Найденко, 2023, с добавлениями за 2019–2023 гг.]

Fig. 13. Feeding intensity (ИНЖ, ‰) for certain fish species dwelling the upper epipelagic layer in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in summer, 2004–2023: А — for *O. gorbuscha* (FL 40–50 cm), by biostatistical areas; Б — for different species of Pacific salmon [from: Naydenko, 2023, with additions for 2019–2023]

пищевой обеспеченности. Корреляция между накормленностью рыб и обилием зоопланктона в районах нагула оказалась низкой (рис. 14). Это свидетельствует в пользу того, что интенсивность питания лососей зависит не только от биомассы кормовых организмов в верхней эпипелагиали, но и от их доступности (концентрации, вертикальных миграций, послыного распределения и т.д.), численности других потребителей (совпадения времени и районов нагула), физиологического состояния рыб, фоновых условий и прочих причин, т.е. обусловлено множеством различных факторов и является функцией целого ряда механизмов, действующих одновременно.

Кроме того, для лососей тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки в летний период являются лишь транзитным районом на пути к местам нереста или основного нагула. Поэтому снижение интенсивности питания рыб может сигнализировать в том числе и об изменении кормовых условий, но на этом коротком этапе миграций оно не имеет решающего значения для формирования численности или продукционных показателей лососей. Для НБ-СТ-Т активно мигрирующих видов не-

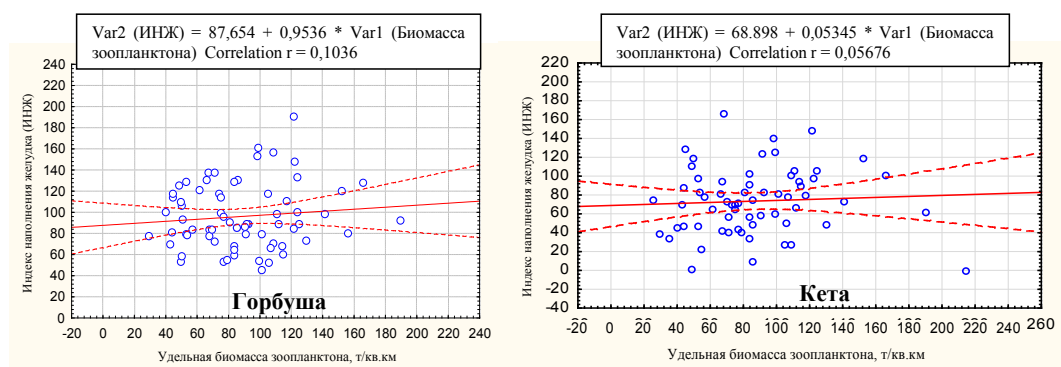


Рис. 14. Зависимость интенсивности питания (ИНЖ, ‰) горбуши и кеты от биомассы зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом (июнь — начало июля) [Найденко, 2023]

Fig. 14. Scattering diagram for dependence of feeding intensity (ИНЖ, ‰) for *O. gorbuscha* and *O. keta* on zooplankton biomass (t/km²) in the upper epipelagic layer in Pacific waters at the Kuril Islands and Kamchatka in summer (June — early July) [Naydenko, 2023]

ктона данный регион в летне-осенний период, напротив, является нагульной областью. Однако за счет широкого распространения субтропических видов в пределах данной акватории, постоянного перераспределения с юга на север и от прибрежных районов в океан, а также миграций из тихоокеанских вод в южную часть Охотского моря нагрузка этих видов на кормовую базу постоянно меняется. В целом в рассматриваемом регионе всеми рыбами и кальмарами, питающимися в верхней эпипелагиали, используется в среднем всего $\frac{1}{27}$ часть продукции зоопланктона [Найденко, 2023]. Поэтому 2–3-кратные межгодовые колебания биомассы зоопланктона вряд ли катастрофичны для его потребителей, даже при высокой их численности. В то же время межгодовые изменения в обилии важных кормовых групп зоопланктона, как было показано выше, отражаются на количественном их соотношении в рационе нектона.

Выводы

В тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в период с 2004 по 2023 г. на фоне наблюдаемых гидрологических изменений значительного снижения/увеличения общей биомассы зоопланктона не произошло. Межгодовые колебания общих запасов зоопланктона не превышали 3 раз, но в динамике обилия отдельных его групп, в частности в верхней эпипелагиали, это различие достигало 9 раз. В наиболее теплые 2021–2023 гг. биомасса зоопланктона была выше среднемноголетней всего в 1,3 раза.

В наибольшей степени изменчивость океанологических условий повлияла на темп сукцессии планктона, размерную структуру зоопланктона, обилие тепловодных и холодноводных видов и количественное соотношение основных групп зоопланктона. В размерной структуре зоопланктона в последние годы произошло увеличение доли мелко- и среднеразмержного планктона, в том числе за счет увеличения биомассы умеренно холодноводного вида копепоид *O. similis* и молоди гиперииды *T. pacifica*. Среди крупноразмерного планктона наблюдалось увеличение обилия копепоиды *E. bungii* и снижение биомассы копепоид р. *Neocalanus* (особенно *N. cristatus*), принадлежащих к разным экологическим (тепловодным или холодноводным) группировкам. За счет этого в составе зоопланктона увеличилась доля амфипод и копепоид и уменьшилась — эвфаузиид.

Межгодовые изменения количественного соотношения компонентов кормовой базы в определенной мере отразились на составе пищевых рационов нектона, что, в частности, показано на примере горбуши. Также в некоторые годы одновременно у трех видов лососей отмечено снижение интенсивности питания, но сила связи между

накормленностью рыб и общим обилием пищи и отдельных кормовых объектов оказалась низкой и средней. Это свидетельствует о том, что степень накормленности рыб является результатом большого количества одномоментно действующих факторов.

Летом в эпипелагиали наибольшие запасы зоопланктона находятся в ее верхнем 50-метровом слое и оцениваются в 96 млн т. Суточное потребление только той части зоопланктонных ресурсов, которые составляют основу питания нектона, оценивается для разных лет от 0,1 до 0,5 % ее запаса, а за сезон потребление зоопланктона составляет $\frac{1}{27}$ часть его продукции. Полученные оценки указывают на то, что при таких показателях обилия и использования зоопланктонной части кормовой базы ее 2–3-кратные межгодовые колебания, вряд ли могут значительно ухудшать пищевую обеспеченность рыб и кальмаров, даже при их высокой численности.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают глубокую признательность главному научному сотруднику, д-ру биол. наук К.М. Горбатенко, канд. геогр. наук А.Л. Фигуркину и другим сотрудникам, принимавшим участие в экспедициях и участвовавшим в сборе материалов, использованных в работе, а также главному научному сотруднику, д-ру биол. наук А.Ф. Волкову за ценные консультации.

The authors are deeply grateful to Dr. K.M. Gorbatenko, Dr. A.L. Figurkin, and other members of marine expeditions conducted by TINRO for collecting materials for the study and to Dr. A.F. Volkov (TINRO) for his valuable advices.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals are observed. The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

С.В. Найденко — интерпретация полученных результатов, написание статьи, подготовка таблиц и рисунков, М.А. Шебанова, Н.А. Кузнецова, К.В. Радченко, В.Е. Метревели — сбор и обработка планктонных материалов, обсуждение полученных данных.

S.V. Naydenko — data analysis and interpretation, writing and illustrating the text; M.A. Shebanova, N.A. Kuznetsova, K.V. Radchenko, and V.E. Metreveli — plankton samples collection and processing; results of the study were discussed jointly.

Список литературы

Беляев В.А. Экосистема зоны течения Куроисио и ее динамика : моногр. — Хабаровск : Хабар. кн. изд-во, 2003. — 382 с.

Богоров В.Г. Инструкция для проведения гидробиологических работ в море (планктон, бентос). — М. ; Л. : Изд-во Главсевморпути, 1947. — 126 с.

Боровиков В. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере : моногр. — 2-е изд. — СПб. : Питер, 2003. — 688 с.

Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона : моногр. — М. : Наука, 1968. — 320 с.

Волвенко И.В. Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоценологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем Востоке // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 27–42.

Волвенко И.В. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съёмов // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 473–500.

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

Волков А.Ф. Среднеголетние характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 152. — С. 253–270.

Волков А.Ф. Интегральные схемы количественного распределения массовых видов зоопланктона дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана по среднеголетним данным (1984–2006 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2008в. — Т. 154. — С. 135–143.

Волков А.Ф. О методике взятия проб зоопланктона // Изв. ТИНРО. — 1996а. — Т. 119. — С. 306–311.

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

Волков А.Ф. Особенности питания горбуши, кеты и нерки во время анадромных миграций // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 128–136.

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. Трофологический календарь лососей Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 3. — С. 683–704. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-683-704.

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

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

Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Чучукало В.И. Региональные особенности питания азиатских лососей в летний период // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 324–341.

Горбатенко К.М. Сезонные изменения размерного состава массовых видов зоопланктона (эвфаузиид, гиперид, сагитт и крылоногих) Охотского моря и прилегающих вод // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 174–191.

Горбатенко К.М. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 2018. — 48 с.

Горбатенко К.М., Гришан Р.П., Дудков С.П. Биология и распределение гиперииды Охотского моря // Океанол. — 2017. — Т. 57, № 2. — С. 311–321. DOI: 10.7868/S0030157416060022.

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

Дулупова Е.П. Трофические связи массовых видов лососей в Беринговом море в летний период // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 614–623.

Журавлев В.М., Нейман М.Ю. К изучению суточного ритма вертикальных миграций и питания *Parathemisto japonica* Bov. (Crustacea, Hyperiididae) в Охотском море // Океанол. — 1976. — Т. 16, № 2. — С. 346–350.

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

Иванов А.Н. Состав и структура nekтонного сообщества эпипелагиали Субарктического фронта северо-западной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 24 с.

Иванов О.А. Эпипелагическое сообщество рыб и головоногих моллюсков прикурильских вод Тихого океана в 1986–1995 гг. // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 3–54.

Иванов О.А., Хоружий А.А. Межгодовая динамика интегральных характеристик ихтиоцены верхней эпипелагиали тихоокеанских вод России в июне–сентябре 2004–2018 гг. // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 5. — С. 566. DOI: 10.1134/S0042875219050059.

Кузнецова Н.А. Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 236 с.

Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Состояние планктонного сообщества в прикурильских водах при современном возобновлении массовых нагульных северных миграций субтропических рыб // Изв. ТИНРО. — 2017а. — Т. 190. — С. 119–131. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-190-119-131.

Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Питание и трофические отношения массовых видов рыб в прикурильских водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 20176. — Т. 190. — С. 132–145. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-190-132-145.

Куликова Е.Б. Сравнительная уловистость нескольких типов планктонных сетей // Тр. ИОАН СССР. — 1954. — Т. 11. — С. 233–237

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979-2009 / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 616 с.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / отв. ред. Е.В. Боруцкий. — М. : Наука, 1974. — 254 с.

Найденко С.В. Трофическая структура нектона эпипелагиали южнокурильского района в летний период в первой половине 1990-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 618–652.

Найденко С.В. Трофическая структура пелагических сообществ южнокурильского района : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2003. — 182 с.

Найденко С.В. Трофодинамика нектонных сообществ верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана и западной части Берингова моря : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2023. — 506 с.

Найденко С.В., Ефимкин А.Я., Лаженцев А.Е. и др. Избирательность питания молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 18–36.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Трофодинамика нектонных сообществ эпипелагиали северо-западной части Тихого океана в летний и зимний периоды // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 188. — С. 181–203. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-188-181-203.

Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 544 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.

Руководство по изучению питания рыб / сост. А.Ф. Волков, В.И. Чучукало. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 32 с.

Современные методы количественной оценки распределения морского планктона / под ред. М.Е. Виноградова. — М. : Наука, 1983. — 279 с.

Чебанов С.М. Распределение гипериид в приповерхностном слое южной части Берингова моря и прилежащих районах Тихого океана // Тр. ВНИРО. — Т. 58 : Изв. ТИНРО. — Т. 53. — 1965. — С. 85–90.

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

Чучукало В.И., Кузнецова Н.А., Напазаков В.В. Сезонное распределение эвфаузиид в Беринговом и Охотском морях и прилежащих водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 256–281.

Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М., Самко Е.В. Сезонное распределение и некоторые черты биологии массовых видов гипериид пелагиали Охотского моря и прилежащих вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 529–551.

Шебанова М.А. Биология некоторых массовых видов копепод (Copepoda: Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 24 с.

Шебанова М.А. Закономерности сезонного распределения *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* (Copepoda, Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 342–360.

Шебанова М.А. Продукция копепод в западной части Берингова моря в летне-осенний период // Морские биологические исследования: достижения и перспективы : сб. мат.-лов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. — Т. 2. — С. 477–480.

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. Распределение и возрастной состав *Neocalanus plumchrus* и *Neocalanus flemingeri* в весенне-летний период в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 135. — С. 178–189.

Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Чучукало В.И. Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Eucalanus bungii* в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 281–293.

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

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.

Шорыгин А.А. Количественный способ изучения пищевой конкуренции у рыб // Зоол. журн. — 1946. — Т. 25, вып. 1. — С. 45–60.

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., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообщества рыб пелагиали тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов // Биол. моря. — 1988. — № 4. — С. 54–62.

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 : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

Ashlock L., García-Reyes M., Gentemann C. et al. Temperature and patterns of occurrence and abundance of key copepod taxa in the Northeast Pacific // Sec. Marine Ecosystem Ecology. — 2021. — Vol. 8. — P. 1–10. DOI: 10.3389/fmars.2021.670795.

Ikeda T., Hirakawa R., Imamura A. Abundance, population structure and life cycle of a Hyperiid Amphipod *Themisto japonica* (Bovallius) in Toyama Bay, Southern Japan Sea // Bull. Planet. Soc. of Jap. — 1992. — Vol. 39, № 1. — P. 1–16.

References

Belyaev, V.A., *Ekosistema zony techeniya Kuroshio i yeye dinamika* (Ecosystem of the Kuroshio Current Area and its Dynamics), Khabarovsk: Khabarovskoye knizhnoye izdatel'stvo, 2003.

Bogorov, V.G., *Instruktsiya dlya provedeniya gidrobiologicheskikh rabot v more (plankton, bentos)* (Instructions for conducting hydrobiological work at sea (plankton, benthos)), Moscow; Leningrad: Izd-vo Glavsevmorputi, 1947.

Borovikov, V., *Statistica. Iskustvo analiza dannykh na komp'yutere* (Statistica. The Art of Data Analysis on a Computer), St. Petersburg: Piter, 2003, 2nd ed.

Vinogradov, M.E., *Vertikal'noe raspredelenie okeanicheskogo zooplanktona* (Vertical Distribution of Oceanic Zooplankton), Moscow: Nauka, 1968.

Volvenko, I.V., Morphometric characteristic of standard biostatistical regions for biocenological researches of Russian fishing zone on Far East, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 27–42.

Volvenko, I.V., Problems in quantitative estimation of fish abundance by trawl sampling, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 473–500.

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., Quantitative parameters of zooplankton communities in the Okhotsk and Bering Seas and North-West Pacific (biomass, composition, dynamics), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 152, pp. 253–270.

Volkov, A.F., Average quantitative distribution of mass zooplankton species in the Far Eastern Seas and North-West Pacific (1984–2006), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 154, pp. 135–143.

Volkov, A.F., Method of zooplankton sampling, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1996, vol. 119, pp. 306–311.

Volkov, A.F., Zooplankton epipelagial 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., Features of pink, chum and sockeye salmon feeding habits during the anadromous migrations, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1994, vol. 116, pp. 128–136. doi 10.26428/1606-9919-2015-180-128-139

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., Trophological calendar of salmon in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 3, pp. 683–704. doi 10.26428/1606-9919-2024-204-683-704

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., 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., Efimkin, A.Ya., and Chuchukalo, V.I., Regional feeding habits of Asian salmon in summer period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 324–341.

Gorbatenko, K.M., Seasonal changes in size of the mass zooplankton species (euphausiids, hyperiids, sagittas, and pteropods) in the Okhotsk Sea and adjacent waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 156, pp. 174–191.

Gorbatenko, K.M., Trophodynamics of aquatic organisms in the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO, 2018.

Gorbatenko, K.M., Grishan, R.P., and Dudkov, S.P., Biology and distribution of hyperiids in the Sea of Okhotsk, *Oceanology*, 2017, vol. 57, no. 2, pp. 278–288. doi 10.1134/S0001437016060023

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

Dulepova, E.P., Trophic relations on main species of Pacific salmon in Bering Sea in summer, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 614–623.

Zhuravlev, V.M. and Neyman, M.Yu., On the study of a diurnal rhythm of the vertical migrations and feeding of *Parathemisto japonica* Bov. (Crustacea, Hyperiidae) in the Sea of Okhotsk, *Oceanology*, 1976, vol. 16, no. 2, pp. 346–350.

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

Ivanov, A.N., Composition and structure of the nekton community of the epipelagic zone of the Subarctic Front of the northwestern part of the Pacific Ocean, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.

Ivanov, O.A., Epipelagic community of fishes and squids in the Kuril Islands area of the Pacific Ocean in 1986–1995, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 3–54.

Ivanov, O.A. and Khoruzhy, A.A., Interannual dynamics of the FISH COMMUNITY'S integral characteristics IN the upper epipelagic LAYER of THE Pacific OCEAN'S Russian in June–September 2004–2018), *Vopr. Ikhtiol.*, 2019, vol. 59, no. 5, pp. 727–742. DOI: 10.1134/S0032945219050047

Kuznetsova, N.A., *Pitaniye i pishchevye otnosheniya nektona v epipelagiali severnoi chasti Okhotskogo morya* (Diet and Feeding Interactions of Nekton in the Epipelagic Zone of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.

Kuznetsova, N.A. and Shebanova, M.A., State of plankton community in the Kuril waters under recent renewal of mass feeding northward migrations of subtropical fish, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 190, pp. 119–131. doi 10.26428/1606-9919-2017-190-119-131

Kuznetsova, N.A. and Shebanova M.A., Feeding and trophic relations of mass fish species in the Kuril waters of the Pacific Ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 190, pp. 132–145. doi 10.26428/1606-9919-2017-190-132-145

Kulikova, E.B., Comparative catchability of several types of plankton nets, *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1954, vol. 11, pp. 233–237.

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990.

Shuntov, V.P., Bocharov, L.N., Volvenko, I.V., and Kulik, V.V., *Pelagic Macrofauna of the Northwestern Pacific: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1979–2009*, Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012.

Metodicheskoye posobiye po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnosheniy ryb v yestestvennykh usloviyakh (Toolkit for the study of nutrition and nutritional relationships of fish in vivo), Borutsky, E.V., ed. Moscow: Nauka, 1974.

Naidenko, S.V., Trophic structure of nekton in the epipelagic of the South Kuril region in summer, 1991–1996, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 618–652.

Naidenko, S.V., Trophic structure of pelagic communities of the South Kuril region, *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2003.

Naidenko, S.V., Trophodynamics of nekton communities of the upper epipelagic zone of the northwestern Pacific Ocean and the western Bering Sea, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2023.

Naidenko, S.V., Efimkin, A.Ya., Lazhentsev, A.E., Kuznetsova, N.A., Kosenok, N.S., and Slabinsky, A.M., Selectivity in the diet of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Bering, Okhotsk, and Japan Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 152, pp. 18–36.

Naidenko, S.V. and Khoruzhiy, A.A., Trophodynamics of nekton communities in the epipelagic layer of the north-west Pacific in summer and winter seasons, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 188, pp. 181–203. doi 10.26428/1606-9919-2017-188-181-203

Nekton of the Northwestern Pacific. Abundance, Biomass and Species Ratio, Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* (Guide to the Study of Fish (Mainly Freshwater)), 4th ed., Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Volkov, A.F. and Chuchukalo, V.I., *Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya ryb* (Guide to the Study of Diet of Fish), Vladivostok: TINRO, 1986.

Sovremennyye metody kolichestvennoi otsenki raspredeleniya morskogo planktona (Modern Methods for Quantifying the Distribution of Marine Plankton), Vinogradov, M.E., ed., Moscow: Nauka, 1983.

Chebanov, S.M., Distribution of hyperiids in inflammation foci in the southern part of the Bering Sea and the threat of approach to the Pacific Ocean, *Tr. Vseross. Nauchnj-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, vol. 58: *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, vol. 53, 1965, pp. 85–90.

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., Kuznetsova, N.A., and Napazakov, V.V., Seasonal distribution of euphausiids in the Bering and Okhotsk Seas and adjacent waters of the Pacific ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1996, vol. 119, pp. 256–281.

Chuchukalo, V.I., Napazakov, V.V., Borisov, B.M., and Samko, Ye.V., Seasonal distribution and some features of biology of mass species of Hyperiidea in pelagic layer of the Okhotsk Sea and adjacent Pacific Ocean waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 529–551.

Shebanova, M.A., Biology of some common copepod species (Copepoda: Calanoida) in the epipelagic zone of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-center, 2006.

Shebanova, M.A., Regularities of seasonal distribution of *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* (Copepoda; Calanoida) in epipelagic of the Okhotsk sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 342–360.

Shebanova, M.A., Somatic production of copepoda in the western part of Bering Sea in summer-autumn period, in *Sb. mater. Vseross. nauchno-prakt. konf. mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol. biol. stn. "Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy"* (Collect. Mater. All-Russ. Sci. Pract. Conf. Int. Participation, Commem. 145th Anniv. Sevastopol Biol. Stn. "Marine Biological Research: Achievements and Prospects"), Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2016, vol. 2, pp. 477–480.

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., Distribution and age structure of *Neocalanus plumchrus* and *Neocalanus flemingeri* in the Okhotsk Sea in spring-summer period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 135, pp. 178–189.

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

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Gorbatenko, K.M., Life cycles and somatic production of hyperiids in the Okhotsk and Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 155–176. doi 10.26428/1606-9919-2014-176-155-176

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.

Shorygyn, A.A., Quantitative method for the evaluation of the food competition of fishes, *Zool. Zh.*, 1946, vol. 25, no. 1, pp. 45–60.

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., and Efimkin, A.Ya., The composition and current state of the Pacific Pelagial fish community in Kamchatka and the Kuril Islands, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1988, vol. 14, no. 4, pp. 54–62.

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.

Ashlock, L., García-Reyes, M., Gentemann, C., Batten, S., and Sydeman, W., Temperature and patterns of occurrence and abundance of key copepod taxa in the Northeast Pacific, *Sec. Marine Ecosystem Ecology*, 2021, vol. 8, pp. 1–10. doi 10.3389/fmars.2021.670795

Ikeda, T., Hirakawa, R., and Imamura, A., Abundance, population structure and life cycle of a Hyperiid Amphipod *Themisto japonica* (Bovallius) in Toyama Bay, Southern Japan Sea, *Bull. Planct. Soc. of Jap.*, 1992, vol. 39, no. 1, pp. 1–16.

Kun, M.S., Volkov, A.F., and Karedin, E.P., *Instruktsiya po sboru i pervichnoy obrabotke planktona v more* (Instructions for the collection and primary processing of plankton at sea), Vladivostok: TINRO, 1974.

Поступила в редакцию 29.10.2024 г.

После доработки 4.12.2024 г.

Принята к публикации 10.12.2024 г.

The article was submitted 29.10.2024; approved after reviewing 4.12.2024;
accepted for publication 10.12.2024