

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ**

УДК 574.583(265.53)

**А.Ф. Волков\***

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВЕСЕННЕГО  
ПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ  
ОХОТСКОГО МОРЯ (1997–2017 ГГ.)**

В зимне-весенний период 1997–2017 гг. в северной шельфово-сваловой зоне Охотского моря (районы 1–10а) в планктонном сообществе эпипелагиали по ряду количественных показателей четко выделяются два периода: «высокопродуктивный» 1997–2005 гг. с биомассой крупной фракции 1000–1200 мг/м<sup>3</sup> и «среднепродуктивный» 2006–2017 гг. с биомассой 550–580 мг/м<sup>3</sup>. Это резкое снижение биомассы произошло всего за один год за счет эвфаузиид, мизид, гипериид и птеропод, т.е. групп крупной фракции, составляющих основу кормовой базы промысловых видов nekтона, и на этом уровне она остается уже 12 лет. В 1998 г. после серии теплых лет также произошло резкое уменьшение биомассы зоопланктона, но затем в течение последующих 2 лет наблюдалось быстрое ее увеличение до «исторического максимума». Привлекает внимание совпадение динамики биомассы крупной фракции и ее основных групп с динамикой термических составляющих моря — типами лет по холодному промежуточному слою, максимальной и среднегодовой ледовитостью, количеством свободной ото льда воды. При этом «высокопродуктивный» период в планктоне выпал на серию холодных лет, а «среднепродуктивный» — нормальных и теплых.

**Ключевые слова:** Охотское море, ледовитость, планктон, фитопланктон, зоопланктон, nekтон, копеподы, эвфаузииды, гиперииды, сагитты.

DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-121-135.

**Volkov A.F.** Present state of the spring plankton community in the northern Okhotsk Sea (1997–2017) // *Izv. TINRO*. — 2018. — Vol. 192. — P. 121–135.

Two periods are clearly distinguished within the last two decades (1997–2017) by several quantitative parameters of the plankton community in the northern shelf zone of the Okhotsk Sea: the period of high productivity in the 1997–2005 with the biomass of 1000–1200 mg/m<sup>3</sup> and the period of medium productivity in the 2006–2017 with the biomass of 550–580 mg/m<sup>3</sup>. The sharp drop of the biomass had occurred in just one year because of decreasing of the large-sized zooplankton abundance (euphausiids, mysids, hyperiids, and pteropods) that formed the bulk of the food base for commercial species of nekton. After the drop, the plankton biomass had stabilized again. The similar decreasing was observed earlier, in 1998, as the result of several warm years, but in those times the zooplankton abundance restored its maximal values in 2 years. Correlations of the large-sized zooplankton dynamics with the thermal parameters, as the cold subsurface layer temperature and the maximum and mean values of the ice cover are considered. Generally, the period of high productivity was distinguished by cold environments, and they were warmer in the period of medium productivity.

\* Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: volkov413@yandex.ru.

Volkov Anatoly F., D.Sc., leading researcher, e-mail: volkov413@yandex.ru.

**Key words:** Okhotsk Sea, ice cover, plankton, phytoplankton, zooplankton, nekton, copepod, euphausiid, hyperiid, sagitta.

## Введение

Начиная с 1997 г. регулярные комплексные «минтайные» съемки охватывают северную часть акватории Охотского моря, включая прикамчатские и присахалинские воды, и выполняются ежегодно с конца марта по середину июня. В этот период важна оценка качественных и количественных показателей состояния перезимовавшего планктонного сообщества, в первую очередь как кормовой базы минтая, сельди и лососей.

Данные по многолетней динамике планктона регулярно публикуются в печати (Шунтов и др., 1986; Волков, 1997, 2008а, б, 2013а, б; Волков и др., 1997, 2003; Горбатенко, 1997; Шунтов, 2001; Горбатенко, Левицкая, 2016; Горбатенко, Мельников, 2016). По мере выполнения очередных съемок появляются новые материалы, их анализ показывает тенденции в развитии планктонного сообщества, от которого зависит состояние кормовой базы многих промысловых объектов в этот и последующие сезоны.

## Материалы и методы

В основу статьи положены материалы 20 планктонных съемок (5178 станций) из базы «Зоопланктон» ТИНРО-центра, выполненной в формате Excell. Планктон облавливался сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м<sup>2</sup>, сито с ячейей 0,168 мм) тотальными ловами в слое 200–0 м, при меньших глубинах в слое дно–0 м. Постанционные материалы осреднялись по стандартным биостатистическим районам (рис. 1), принятым в ТИНРО-центре с 1984 г. (Шунтов и др., 1986; Волвенко, 2003).

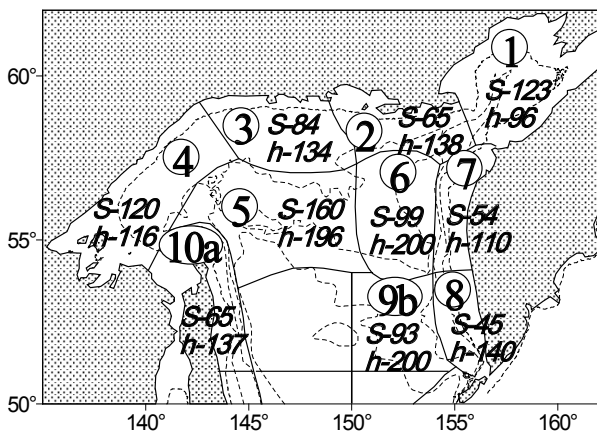


Рис. 1. Биостатистические районы Охотского моря (цифры в кружках — номера районов,  $S$  — площадь, тыс. км<sup>2</sup>,  $h$  — средняя глубина, м)

Fig. 1. Biostatistical areas of the Okhotsk Sea (figures in the circles are the area numbers,  $S$  — area, 10<sup>3</sup> km<sup>2</sup>,  $h$  — average depth, m)

Сезонные сроки были установлены следующим образом: зима — декабрь–март, весна — апрель — 15 июня, лето — 16 июня — 15 сентября, осень — 16 сентября — ноябрь.

Зимне-весенние съемки выполнялись ежегодно в 1997–2017 гг. за исключением 2003 г. Количество планктонных станций (табл. 1) зависело от количества и частоты учетных тралений, зависевших, в свою очередь, от метеоусловий, ледовитости и т. п. По календарному времени схема отбора проб планктона не всегда была строгой, что также зависело от метеоусловий, но практически всегда съемки начинались в камчатских водах (р-ны 7 и 8) а заканчивались в сахалинских (р-н 10), так что с некоторой долей условности их можно считать синхронными по времени выполнения (табл. 2).

Все пробы планктона обрабатывались в судовых лабораториях по стандартной фракционной методике, принятой в ТИНРО-центре (Волков, 2008в), в соответствии с которой фракционирование зоопланктона происходило посредством процеживания пробы через набор из двух сит номер 14 и 9 (с ячейей размером соответственно 0,5 и 1,2 мм), в итоге получают 3 фракции: мелкая (МФ) — 0,6–1,2 мм, средняя (СФ) — 1,2–3,2 мм и крупная (КФ) — > 3,2–3,5 мм. Свойственный планктонным сетям недо-

Таблица 1

Количество планктонных станций в районах 1–10а Охотского моря  
в весенний период 1997–2017 гг.

Table 1

Number of plankton samplings in the springs of 1997–2017, by the biostatistical areas 1–10a

Год	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2004	2005	2006	2007	2008
<b>Кол-во станций</b>	<b>151</b>	<b>362</b>	<b>372</b>	<b>255</b>	<b>202</b>	<b>289</b>	<b>126</b>	<b>277</b>	<b>228</b>	<b>257</b>	<b>290</b>
Год	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	Всего	
<b>Кол-во станций</b>	<b>265</b>	<b>251</b>	<b>261</b>	<b>302</b>	<b>262</b>	<b>253</b>	<b>201</b>	<b>363</b>	<b>211</b>	<b>5178</b>	

Таблица 2

Календарные даты выполнения станций в биостатистических районах в 1997–2017 гг.

Table 2

Calendar dates of the plankton samplings in 1997–2017, by biostatistical areas

Район	1	2	3	4	5	6	7	8	9-b	10-a
Даты	6.04– 9.05	14.03– 31.05	17.04– 12.06	14.05– 18.06	12.04– 19.06	2.04– 4.06	23– 29.04	20.03– 22.04	01.04– 27.05	22.05– 29.06
<b>Кол-во станций</b>	<b>716</b>	<b>552</b>	<b>485</b>	<b>326</b>	<b>665</b>	<b>661</b>	<b>636</b>	<b>649</b>	<b>243</b>	<b>245</b>

лов компенсировался поправками: МФ — 1,5; СФ — 2,0; КФ — эвфаузииды, мизиды и щетинкочелюстные длиной до 10 мм — 2,0, 10–20 мм — 5,0, более 20 мм — 10,0; гиперииды длиной до 5 мм — 1,5, 5–10 мм — 3,0, более 10 мм — 5,0; копеподы длиной до 5 мм — 2,0, более 5 мм — 3,0; прочие (полихеты, мелкие медузы, птероподы и др.) — 1,0. Учитывая, что в КФ большая часть эвфаузиид, мизид, гипериид и некоторых видов копепод (р. Metridia) имеют большую амплитуду суточных миграций, вследствие чего днем опускаются глубже 200 м, данные по этим видам учитывались только по ночным обловам.

### Результаты и их обсуждение

Значения биомасс (табл. 3) получены на основе их сезонных значений для биостатистических районов, затем через суммы запасов, определяемых по площадям и глубинам, были вычислены общие средневзвешенные сезонные биомассы. Всего планктонная база по исследуемой зоне составила 9654 станции: зима — 771, весна — 5178, лето — 1893, осень — 1812. Из всех сезонов наибольшим количеством материалов обеспечен весенний, поскольку начиная с 1997 г. на этой акватории ежегодно, кроме 2003 г., выполнялись повторяющиеся подробные «минтайные» съемки.

При сравнении среднесезонных значений биомасс и запаса фракций и групп КФ проявляются следующие характерные особенности (табл. 3): максимальная биомасса фитопланктона приходится на весну и лето; биомасса МФ и СФ летом и осенью в 3–4 раза выше, чем зимой и весной. Весной биомасса КФ по сравнению с осенью и зимой не только не снижалась, но даже возрастала, что, несмотря на уменьшение численности вследствие затухания в планктоне процессов размножения, происходит за счет соматического роста массовых видов копепод и эвфаузиид. Биомасса КФ летом была на 30–40 % выше, чем в остальные сезоны, за счет почти всех групп, кроме эвфаузиид, сезонная биомасса которых изменялась в небольших размерах. Наиболее низкие биомассы весной во все годы и во всех районах имели гиперииды *Parathemisto pacifica*, которые в это время опускаются в более глубокие слои и облавливаются только частично. Кроме того, особи гипериид наиболее старшего возраста элиминируются вследствие естественной гибели и выедания нектоном, так что к весне остаются преимущественно мелкие особи.

В 1997–2017 гг., как и во все предшествовавшие годы, в зоопланктоне исследуемой акватории Охотского моря в зимне-весенний период повсеместно преобладал

Таблица 3

Сезонные биомасса и запас планктона в эпипелагиали Охотского моря (районы 1–10а)  
в 1984–2017 гг.

Table 3

Biomass and stock of zooplankton in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in 1984–2017,  
by the biostatistical areas 1–10a and by seasons

Сезон	Фито	Сумма фракций	МФ	СФ	КФ	Группы КФ							
						Copepoda	Euphausiacea	Mysidacea	Amphipoda	Chaetognatha	Pteropoda	Coelenterata	Прочие
<i>Биомасса, мг/м<sup>3</sup></i>													
Зима	21,0	723,9	38,0	39,0	646,9	155,0	248,0	3,9	13,0	207,0	2,1	0,9	17,0
Весна	300,0	863,4	32,0	33,0	798,4	322,0	254,0	6,0	9,0	203,0	0,9	3,2	0,3
Лето	566,0	1309,4	122,0	159,0	1028,4	477,0	222,0	6,2	48,0	232,0	2,6	28,6	12,0
Осень	31,0	970,2	122,0	155,0	693,2	174,0	269,0	1,8	42,0	164,0	3,6	1,8	37,0
<i>Запас, млн т</i>													
Зима	2,9	112,9	16,1	5,3	91,5	21,2	33,9	0,5	4,9	28,3	0,3	0,1	2,3
Весна	41,0	118,0	4,4	4,5	109,1	44,1	34,7	0,8	1,2	27,8	0,1	0,4	0,0
Лето	77,4	179,3	16,7	21,8	140,8	65,2	30,4	0,9	6,6	31,8	0,4	3,9	1,6
Осень	4,3	133,0	16,7	21,3	95,0	23,9	36,8	0,2	5,8	22,5	0,5	0,2	5,1

крупный планктон — 90–96 %. Биомасса мелкого и среднего планктона в этот период была небольшой, но позже, когда у многих пелагических и донных беспозвоночных начнется интенсивный процесс размножения, их биомасса и численность возрастут в разы за счет личинок бентоса (Волков, 2013в) и ранних стадий развития самого планктона, преимущественно копепод (Шебанова, 2007) и эвфаузиид (Чучукало и др., 2013). Среднеголетние показатели макросоставляющих планктона в 1997–2017 гг. были характерными для Охотского моря (табл. 3–5): во всех районах происходило цветение фитопланктона (в сетных сборах это были почти исключительно диатомовые водоросли холодноводного комплекса), наибольшее количество которого, как и в более ранний период (Горбатенко, 1997; Шунтов, 2001), было приурочено к районам 4 (циклонический круговорот в аяно-шантарском углу моря) и 5 (апвеллинг в районе банки Кашеварова и о. Ионы). В северо-восточном углу (р-ны 1 и 2) цветение во время съемок было намного слабее, поскольку обычно оно там запаздывает на 1–2 мес. (Шунтов, 2001), а в северо-восточной части Центральной котловины (р-н 9b) цветение обычно менее интенсивно и к тому же в апреле-мае уже идет на убыль. Высокие значения биомассы сетевого диатомового фитопланктона в отдельные годы резко снижались, а затем столь же резко возрастали, совпадение с уровнем ледовитости наблюдалось не всегда и могло показаться случайным, но такие флюктуации для фитопланктона Охотского моря и его отдельных акваторий достаточно характерны и помимо неравномерности в формировании полей биогенов вызываются разными сроками прогрева вод и неполной синхронностью ежегодных съемок. Облавливаемый сетями диатомовый планктон может быть индикатором интенсивности зон вертикального перемешивания, хотя составляет только часть микроводорослей, из которых наиболее мелкая фракция (голые жгутиковые и др.) может создавать значительно большую биомассу, которая в питании самых ранних стадий планктона и личинок нектона имеет основное значение.

Таблицы с осредненными (по районам, годам и периодам лет) данными по биомассам и запасам фракций, групп КФ и доминирующих видов могут служить базовыми, характеризующими зоопланктон прежде всего как кормовую базу массовых видов нектона на разных стадиях онтогенеза — от личинок и до максимально крупных особей. Среднеголетние значения основных составляющих планктона (табл. 4–6) в каждый из сезонов служат ориентирами, показывающими сезонную динамику, в конкретный же год или период они могут варьировать по отношению к этим цифрам.

Таблица 4

Биомасса зоопланктона в эпипелагиали Охотского моря в весенний период 1997–2017 гг., мг/м<sup>3</sup> (1997–2005 — высокопродуктивный период, 2006–2017 — низкопродуктивный)

Table 4

Biomass of zooplankton in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in the springs of 1997–2005 (period of high productivity) and 2006–2017 (period of medium productivity), mg/m<sup>3</sup>

Год	Фито	МФ	СФ	КФ	Групповой состав КФ							
					Copepoda	Euphausiacea	Mysidacea	Amphipoda	Chaetognatha	Pteropoda	Coelenterata	Прочие
1997	362	127,0	99,0	<b>1258,2</b>	156,0	566,0	28,6	15,1	488,0	0,3	4,1	0,1
1998	411	46,0	30,0	<b>528,3</b>	175,0	152,0	10,3	12,7	176,0	0,3	1,9	0,1
1999	353	33,0	36,0	<b>1737,1</b>	363,0	963,0	16,9	9,5	382,0	1,8	0,8	0,1
2000	476	45,0	38,0	<b>1297,0</b>	487,0	502,0	10,4	11,4	284,0	1,3	0,8	0,1
2001	505	31,0	22,0	<b>1028,1</b>	537,0	267,0	6,0	11,7	204,0	1,2	1,0	0,2
2002	234	22,0	38,0	<b>950,0</b>	491,0	272,0	2,1	15,4	167,0	1,2	1,2	0,1
2004	54	26,0	14,0	<b>1322,9</b>	655,0	350,0	10,2	12,4	292,0	0,6	1,8	0,9
2005	147	21,0	7,0	<b>999,6</b>	482,0	353,0	4,2	8,0	148,0	2,6	1,4	0,4
Среднее	318	43,9	35,5	<b>1140,2</b>	418,3	428,1	11,1	12,0	267,6	1,2	1,6	0,3
2006	333	27,0	11,0	547,9	283,0	116,0	1,0	4,4	140,0	0,3	2,5	0,7
2007	454	30,0	16,0	735,2	373,0	187,0	2,3	8,3	159,0	0,4	5,1	0,1
2008	237	17,0	33,0	527,1	262,0	131,0	4,5	7,4	119,0	1,6	1,5	0,1
2009	26	19,0	44,0	625,0	403,0	90,0	3,2	3,6	116,0	0,7	8,2	0,3
2010	113	16,0	14,0	440,1	188,0	76,0	0,4	4,3	169,0	1,3	1,0	0,1
2011	243	28,0	39,0	678,5	267,0	165,0	3,4	4,7	237,0	0,8	0,3	0,3
2012	106	28,0	24,0	566,5	174,0	136,0	2,2	10,4	238,0	1,1	4,8	0,0
2013	533	28,0	39,0	666,9	209,0	194,0	4,3	6,9	250,0	0,5	2,0	0,2
2014	322	13,0	18,0	460,0	242,0	105,0	0,5	4,9	104,0	0,7	2,3	0,6
2015	285	16,0	30,0	503,4	224,0	175,0	2,8	6,3	92,0	0,3	2,4	0,6
2016	362	31,0	37,0	542,4	205,0	169,0	3,6	7,8	138,0	0,4	17,7	0,9
2017	437	37,0	73,0	559,8	269,0	120,0	2,9	7,7	157,0	0,4	2,2	0,6
Среднее	288	24,2	31,5	571,2	258,3	138,7	2,6	6,4	159,9	0,7	4,2	0,4

Средние значения МФ и КФ с основными составляющими в период 1997–2005 гг. были значительно более высокими, чем в 2006–2017 гг., по фитопланктону и зоопланктону СФ и различия были небольшими.

Термическая характеристика года служит одним из наиболее важных океанологических факторов, определяющих состояние планктонных сообществ Охотского моря. Эпипелагиаль, которую с некоторой долей условности ограничивают глубиной 200 м, охватывает две водные массы — поверхностную и холодную промежуточную (ХПС). Последняя является результатом зимнего выхолаживания и отделяется от поверхности слоем летнего прогрева по границе термоклина или слоя скачка. Однако термическая характеристика года по ХПС (Лучин, Матвеев, 2016) отражает состояние моря в летне-осенний период с развитой и обособленной поверхностной водной массой (Лучин, Круц, 2016). В весенний период, когда вся эпипелагиаль северной части моря почти гомотермична, а большая или меньшая часть ее поверхности покрыта льдами, показателем типа года (сезона) может быть ледовитость, межгодовые колебания которой также бывают значительными.

Типизация лет по среднезимней и максимальной ледовитости и ХПС (рис. 2–4) показывает, что холодному периоду 1998–2005 гг. с пиком в 2001 г. предшествовала серия более теплых лет с максимумом в 1990–1997 гг., после чего с небольшими колебаниями следовал довольно длинный нормально теплый период 2006–2014 гг. без резких амплитуд. Очередное резкое снижение уровня ледовитости, произошедшее в 2015 г., сменилось столь же резкими ее повышением в 2016 г. и понижением в 2017 г.

Таблица 5

Запас зоопланктона в эпипелагиали Охотского моря (районы 1–10а) в весенний период  
1997–2017 гг., млн т

Table 5

Stock of zooplankton in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in the springs of 1997–2017,  
by the biostatistical areas 1–10a, 10<sup>6</sup> t

Год	Фито	МФ	СФ	КФ	Групповой состав КФ							
					Copepoda	Euphausiacea	Mysidacea	Amphipoda	Chaetognatha	Pteropoda	Coelenterata	Прочие
1997	47	9,7	7,6	138,2	61,7	42,6	1,3	1,5	30,7	0,06	0,31	0,02
1998	70	2,8	1,8	71,0	33,7	19,1	0,8	2,0	15,1	0,06	0,18	0,02
1999	75	4,0	4,5	237,1	104,2	91,3	2,9	1,4	36,9	0,31	0,10	0,02
2000	76	7,2	6,1	206,7	77,6	80,0	1,7	1,8	45,3	0,20	0,13	0,01
2001	72	4,9	3,5	164,0	85,6	42,5	1,0	1,9	32,6	0,18	0,16	0,03
2002	37	3,5	6,1	151,4	78,3	43,3	0,3	2,5	26,6	0,19	0,19	0,02
2004	9	4,2	2,3	210,8	104,4	55,7	1,6	2,0	46,6	0,10	0,28	0,14
2005	24	3,4	1,1	159,5	76,9	56,2	0,7	1,3	23,7	0,41	0,23	0,06
2006	53	4,4	1,7	87,4	45,1	18,5	0,2	0,7	22,3	0,05	0,39	0,11
2007	72	4,8	2,6	117,2	59,5	29,8	0,4	1,3	25,3	0,07	0,82	0,01
2008	38	2,7	5,3	83,9	41,7	20,8	0,7	1,2	19,0	0,26	0,23	0,01
2009	4	3,0	7,0	99,6	64,2	14,3	0,5	0,6	18,5	0,11	1,31	0,06
2010	18	2,6	2,2	70,3	30,0	12,1	0,1	0,7	27,0	0,20	0,17	0,01
2011	39	4,5	6,2	108,1	42,5	26,4	0,5	0,7	37,8	0,13	0,04	0,05
2012	17	4,5	3,9	90,2	27,7	21,7	0,3	1,7	37,9	0,17	0,77	0,00
2013	85	4,4	6,2	106,2	33,3	30,9	0,7	1,1	39,8	0,07	0,31	0,03
2014	51	2,1	2,8	73,5	38,6	16,8	0,1	0,8	16,6	0,11	0,36	0,10
2015	45	2,5	4,8	80,2	35,7	27,9	0,4	1,0	14,7	0,05	0,38	0,09
2016	58	4,9	5,9	86,4	32,7	26,9	0,6	1,2	22,0	0,07	2,81	0,14
2017	70	5,9	11,6	89,3	42,9	19,1	0,5	1,2	25,1	0,07	0,36	0,09

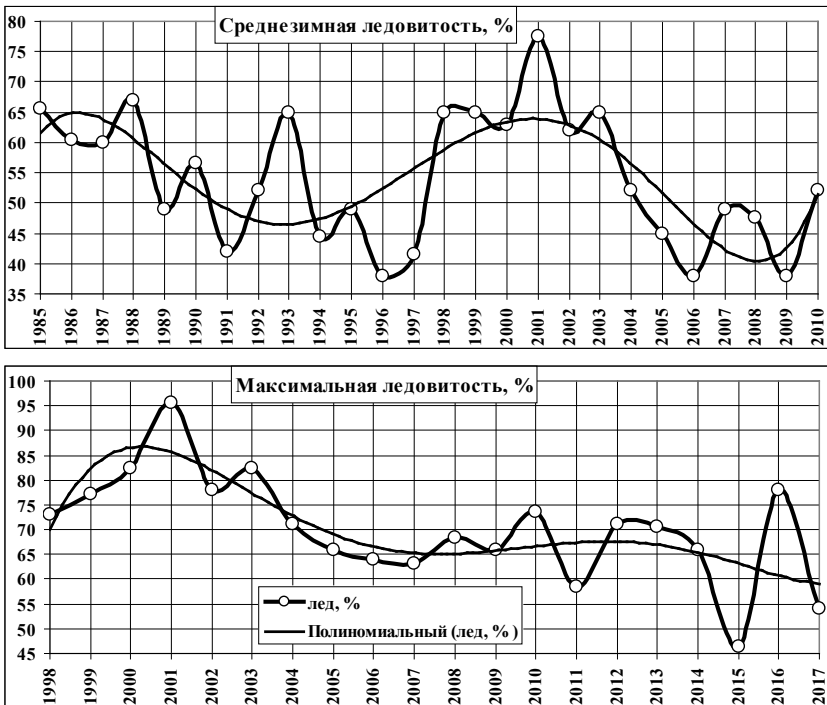


Рис. 2. Ледовитость Охотского моря: среднезимняя (январь–апрель) (Фигуркин, 2011); максимальная (3–12 марта) по картам ледовитости Метеоагентства Японии

Fig. 2. Ice cover of the Okhotsk Sea: average for January–April (from: Фигуркин, 2011) and the maximum on March 3–12 (from the data of Japanese Meteorological Agency)

Таблица 6

Биомасса зоопланктона в биостатистических районах Охотского моря  
в весенний период 1997–2017 гг., мг/м<sup>3</sup>

Table 6

Biomass of zooplankton in the springs of 1997–2017, by biostatistical areas, mg/m<sup>3</sup>

Район	Фито	МФ	СФ	КФ	Групповой состав КФ							
					Copepoda	Euphausiacea	Mysidacea	Amphipoda	Chaetognatha	Pteropoda	Coelenterata	Прочие
<i>Среднегоголетняя биомасса</i>												
1	38	55	38	888	126	199	4,8	18,0	530	0,8	8,2	0,3
2	84	23	31	557	269	189	1,7	6,0	88	1,1	1,5	0,7
3	287	25	22	567	168	303	1,2	5,9	84	1,8	3,0	0,3
4	600	36	36	657	146	385	3,2	8,5	110	1,2	3,1	0,2
5	566	18	24	417	281	70	2,6	3,2	58	0,6	1,4	0,4
6	254	15	35	689	517	79	3,7	6,0	80	0,6	2,2	0,3
7	145	27	26	1352	201	360	13,0	4,8	763	0,5	9,4	0,2
8	118	22	15	804	149	302	19,0	4,1	326	0,2	2,9	0,2
9b	56	14	17	583	370	100	1,7	7,4	101	0,4	1,8	0,2
10a	297	31	33	720	242	271	2,0	6,1	194	1,8	2,1	0,6
<i>Состав биомассы, %</i>												
1	100	5,6	3,88	90,5	14,20	22,4	0,5	2,1	59,7	0,09	0,92	0,09
2	100	3,8	5,07	91,2	48,29	33,9	0,3	1,1	15,8	0,20	0,27	0,14
3	100	4,1	3,58	92,3	29,62	53,4	0,2	1,0	14,8	0,32	0,53	0,13
4	100	4,9	4,94	90,1	22,22	58,6	0,5	1,3	16,7	0,18	0,47	0,03
5	100	3,9	5,23	90,9	67,35	16,8	0,6	0,8	13,9	0,14	0,34	0,07
6	100	2,0	4,74	93,2	75,06	11,5	0,5	0,9	11,6	0,09	0,32	0,03
7	100	1,9	1,85	96,2	14,87	26,6	1,0	0,4	56,4	0,02	0,70	0,01
8	100	2,6	1,78	95,6	18,54	37,6	2,4	0,5	40,6	0,02	0,32	0,02
9b	100	2,3	2,77	94,9	63,52	17,2	0,3	1,3	17,3	0,04	0,31	0,03
10a	100	4,0	4,21	91,8	33,63	37,7	0,3	0,8	27,0	0,25	0,29	0,03

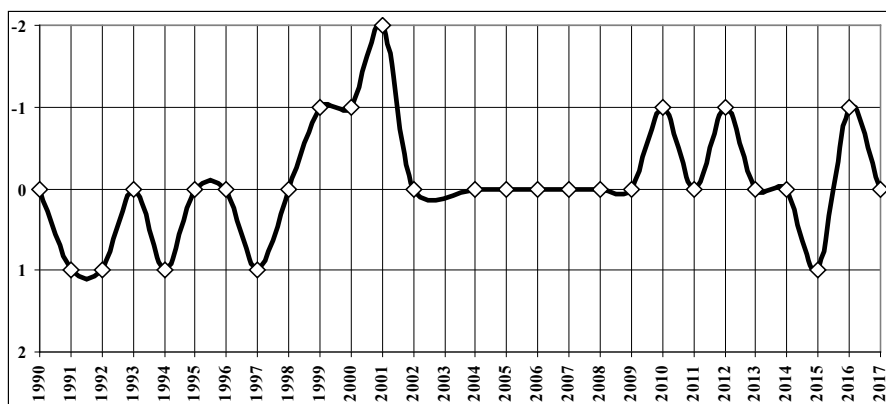


Рис. 3. Типы лет по ХПС (по: Лучин, Матвеев, 2016): 1 — теплый, 0 — нормальный, -1 — холодный, -2 — экстремально холодный

Fig. 3. Types of years by the cold subsurface layer temperature: 1 — warm, 0 — normal, -1 — cold, -2 — extremely cold (from: Лучин, Матвеев, 2016)

Многолетний ход динамики биомассы макропоказателей планктона (фракции и массовые группы КФ) и термическая характеристика года показывают определенное совпадение — в ряде случаев заметное более явно, в других менее. Причем резкие климатические колебания 2015–2017 гг. никак не отразились на динамике планктона (рис. 5, 6). Можно

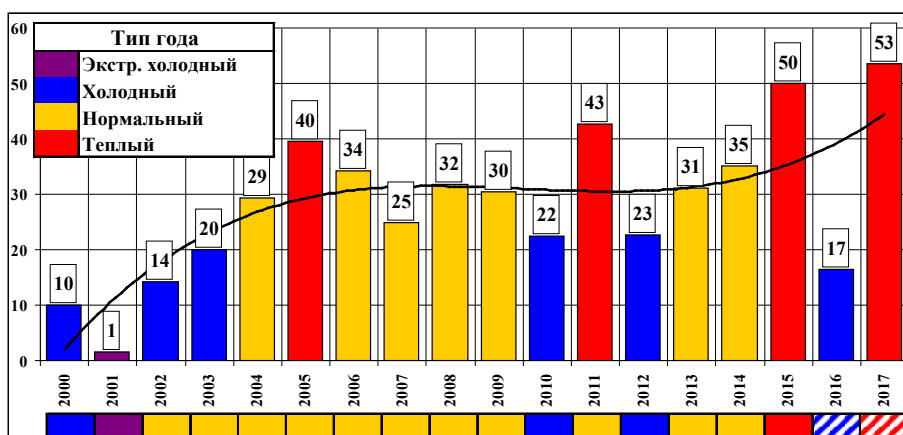


Рис. 4. Свободная от льда поверхность Охотского моря к северу от 50° с.ш. в первой декаде марта (%) и тип года. *Сплошная линия* — полиномиальный тренд 3. Размеры площадей моря, свободных от льда, определены по картам Метеоагентства Японии (Japan Meteorological Agency Tokyo) в период с 3 по 12 марта. Шкала внизу рисунка — тип года по ХПС (Лучин, Матвеев, 2016), добавлены 2016 и 2017 гг.

Fig. 4. The ice-free area of the Okhotsk Sea northward from 50° N on March 3–12 (%), calculated from the data of Japanese Meteorological Agency) and types of years by the cold subsurface layer temperature (from: Лучин, Матвеев, 2016, with additions). Polynomial trends are shown by *solid line*

предположить, что даже очень резкие, но кратковременные флюктуации не успевают сильно повлиять на виды зоопланктона, продолжительность жизни которых составляет 2–3 года. Наиболее уязвимыми и зависимыми от гидрологического режима большинство животных, в том числе и планктонных, оказываются на ранних стадиях развития — яйца, личинки, молодь.

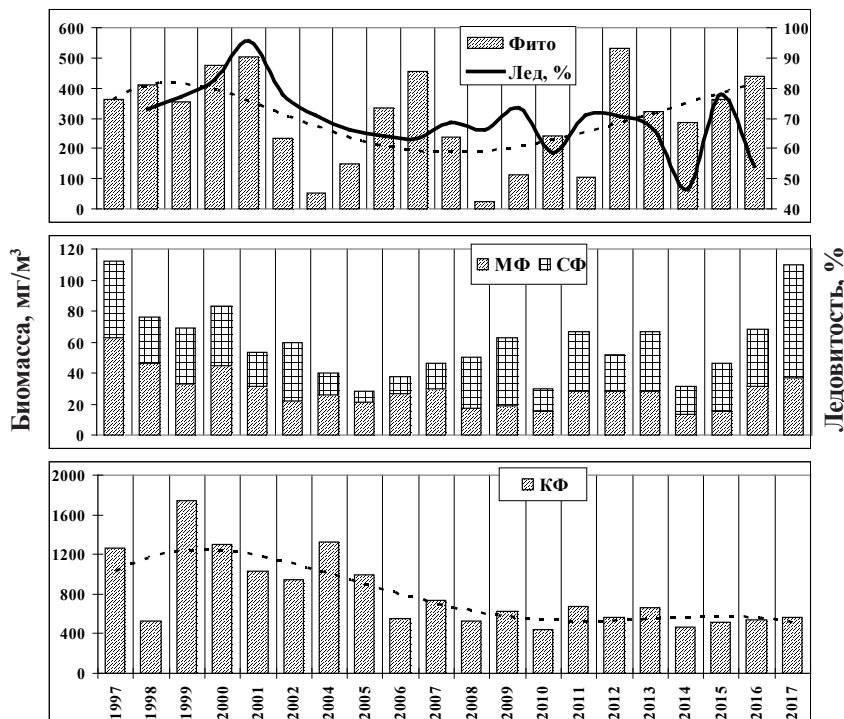


Рис. 5. Фракционная биомасса ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) планктона северной части Охотского моря (районы 1–10а) в весенний период 1997–2017 гг.: *пунктирная линия* — полиномиальный тренд

Fig. 5. Biomass of zooplankton in the northern Okhotsk Sea in the springs 1997–2017, by size fractions and by the biostatistical areas 1–10a,  $\text{mg}/\text{m}^3$  and % of total biomass. Polynomial trends are shown by *dotted line*



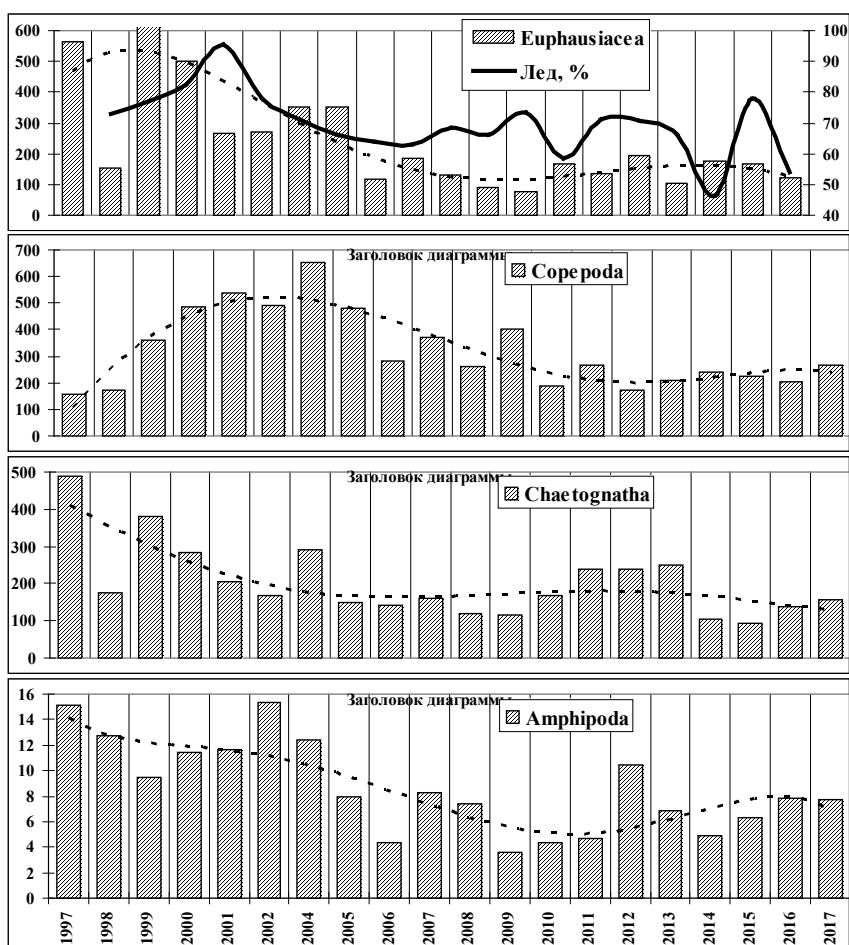


Рис. 6. Биомасса ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) групп зоопланктона, составляющих основу КФ северной части Охотского моря (районы 1–10а) в весенний период 1997–2017 гг. Обозначения как на рис. 5

Fig. 6. Biomass of the main large-sized zooplankton groups in the northern Okhotsk Sea (biostatistical areas 1–10a) in the springs of 1997–2017,  $\text{mg}/\text{m}^3$  and % of total biomass. Polynomial trends are shown by dotted line

В 1980–1990-е гг. планктон КФ Охотского моря был охарактеризован как «эвфаузиидно-копеподно-сагиттовый», поскольку именно эти три группы в сумме весной составляли 96–98 % биомассы крупного зоопланктона (Волков, 1996). Но начиная с 2006 г., с наступлением эпохи более низкого уровня развития зоопланктона КФ, эвфаузииды уступили лидирующее положение копеподам и сагиттам (табл. 7, 8). Из них основу кормовой базы многих видов нектона составляют эвфаузииды и копеподы, а сагитты в пище составляют небольшую долю, являясь резервным кормом. Эвфаузииды и прежде испытывали сильный пресс со стороны нектона, поскольку в пище многих видов доминируют как основная пища, поэтому можно предположить, что со снижением продукционных характеристик в планктоне пресс на них по-прежнему остался более высоким, чем на копепод и тем более на сагитт. Остальные группы, несмотря на невысокие численность и биомассу, в питании нектона также могут доминировать: это прежде всего гиперииды, крылоногие моллюски, ойкоплевры, мелкие медузы и гребневики (Волков и др., 1990; Шунтов и др., 1993; Волков, 1996; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Ефимкин, 2012; Горбатенко, Мельников, 2016; и др.). На протяжении всего периода исследований изменялся не видовой состав доминирующей группы видов, а лишь место вида по значимости. Повышение или понижение статуса (места) видов в ранжированном по биомассе списке показывает значительность произошедших изменений (табл. 9), но местоположение видов в

Таблица 7

Биомасса массовых видов зоопланктона в биостатистических районах в эпипелагиали  
Охотского моря в весенний период 1997–2017 гг., мг/м<sup>3</sup>

Table 7

Mean-weighted biomass of mass zooplankton species in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea  
in the springs of 1997–2017, mg/m<sup>3</sup>

Вид	Район									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9b	10a
<i>Массовые виды мелкой и средней фракций</i>										
<i>Copepoda ova+naup.</i>	2,0	3,4	3,8	3,4	2,0	2,2	3,8	1,6	0,8	4,4
<i>Neocalanus sp.</i>	1,3	1,6	1,6	1,2	2,2	2,4	2,2	4,1	4,2	2,0
<i>Pseudocalanus minutus</i>	70,5	14,5	15,5	20,1	7,3	5,6	30,7	12,9	4,4	14,2
<i>Metridia okhotensis</i>	14,8	25,6	15,5	28,6	20,5	32,5	8,9	6,0	8,9	28,3
<i>M. pacifica</i>	0,4	0,7	0,4	0,1	0,4	1,4	0,9	2,3	3,1	0,3
<i>Metridia cop.</i>	7,8	14,3	5,4	14,7	11,4	16,6	2,4	1,8	4,2	5,6
<i>Oithona similis</i>	4,0	5,4	6,1	10,5	8,2	8,3	5,4	8,6	9,1	9,0
Прочие виды МСФ	5,4	4,0	3,9	4,2	3,4	4,0	6,0	5,5	3,5	8,5
<i>Массовые виды крупной фракции</i>										
<i>Calanus glacialis</i>	55,1	9,6	4,0	1,7	0,5	1,2	85,6	14,8	0,0	1,3
<i>Neocalanus plumchrus</i>	26,7	63,9	41,3	51,6	80,8	73,5	35,9	33,1	31,6	59,1
<i>N. cristatus</i>	2,3	7,1	0,7	0,6	11,2	20,8	6,3	7,5	19,2	6,5
<i>Eucalanus bungii</i>	5,3	10,4	0,9	1,0	18,4	21,8	6,9	9,5	6,6	14,0
<i>Pareuchaeta japonica</i>	0,3	0,9	0,2	0,1	1,6	3,8	1,0	1,5	5,5	0,9
<i>Metridia okhotensis</i>	50,0	211,0	141,0	112,0	200,0	442,0	80,0	94,0	343,0	186,0
<i>M. pacifica</i>	0,5	2,4	1,5	0,8	2,3	7,0	1,7	4,9	7,5	1,9
<i>Thysanoessa raschii</i>	194,0	166,0	312,0	408,0	41,0	25,0	324,0	273,0	11,0	227,0
<i>Th. longipes</i>	10,5	27,8	12,7	15,6	38,0	58,1	14,7	22,1	87,9	54,1
<i>Th. inermis</i>	0,2	0,1	0,9	0,2	0,7	1,1	3,7	16,3	1,5	0,0
<i>Euphausia pacifica</i>	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2	0,4	4,2	3,7	0,7
<i>Themisto pacifica</i>	0,8	2,5	3,1	2,9	3,2	5,6	3,6	4,0	7,0	5,1
<i>T. libellula</i>	19,5	4,0	3,7	4,9	0,3	0,3	1,2	0,0	0,0	0,1
<i>Sagitta elegans</i>	563,0	102,0	96,0	129,0	67,0	94,0	848,0	357,0	115,0	203,0
<i>Aglantha digitale</i>	4,5	5,2	7,2	10,5	5,6	8,9	11,1	4,3	3,8	3,6
Прочие виды КФ	4,1	1,9	2,5	1,7	0,9	1,0	7,2	3,4	0,5	2,4

списке редко изменялось больше чем на 1–2 пункта, что свидетельствует об известной стабильности в видовой структуре доминирования.

После серии малоледовитых лет с минимумом в 1997 г. в районе исследований севернее 50° с.ш. уровень ледовитости начал увеличиваться и в 2001 г. достиг «исторического» максимума в 99 %, а затем снизился до «теплого» в 2005 г., после чего прошла серия среднеледовитых лет с резким снижением в 2011 г. и столь же резким повышением в 2012 г., после чего наступил период плавного потепления, картина которого нарушилась резким скачком ледовитости до типа «экстрахолодного» в 2016 г. (см. рис. 2). Если наиболее высокие биомассы мелкого и среднего зоопланктона совпали с самыми «теплыми» годами, то уровень максимальных биомасс крупного (1000–1737 мг/м<sup>3</sup>) пришелся на годы с высокой ледовитостью. Во все последующие годы, начиная с 2006 г., биомасса зоопланктона крупной фракции стабилизировалась на более низком уровне (440–735 мг/м<sup>3</sup>): такая динамика складывалась за счет 4 групп — копепод, эвфаузиид, амфипод и в несколько меньшей степени сагитт (рис. 6), основную пищу которых составляют мелкие и средние копеподы, такие как *Oithona*, *Pseudocalanus*, *Acartia*, *Metridia*, а также *Calanidae* (Terazaki, 1998), численность которых в Охотском море всегда довольно высока, соответственно, пища для этой сагитты не является лимитирующим фактором. Такая же тенденция наблюдалась и в СЗТО, и в Беринговом море (Волков и др., 2007).

В табл. 10 приведены данные по макроструктуре планктонного сообщества эпипелагиали (фракционные и групповые биомассы, процентный состав и запас по

Таблица 8

Средневзвешенная биомасса массовых видов зоопланктона в эпипелагиали Охотского моря в весенний период 1997–2017 гг., мг/м<sup>3</sup>

Table 8

Mean-weighted biomass of mass zooplankton species in the epipelagic zone of the Okhotsk Sea in the springs of 1997–2017, mg/m<sup>3</sup>

Состав планктона	1997–2000	2001–2005	2006–2010	2011–2015	2016–2017	1997–2017
<i>Массовые виды МФ и СФ</i>						
Copepoda ova+naup.	6,3	3,3	2,0	1,0	1,8	2,8
<i>Neocalanus</i> sp.	3,8	1,5	2,1	2,3	4,4	2,6
<i>Pseudocalanus minutus</i>	15,7	11,4	11,6	16,3	29,4	15,3
<i>Metridia okhotensis</i>	17,1	14,6	16,1	21,1	37,0	19,3
<i>M. pacifica</i>	1,2	1,1	0,7	1,1	1,5	1,1
<i>Metridia</i> cop.	7,2	13,6	13,7	0,2	0,0	7,6
<i>Oithona similis</i>	17,0	9,3	6,9	7,6	9,6	9,8
Прочие виды МФ	10,7	4,4	5,9	3,1	4,6	5,7
<i>Массовые виды КФ</i>						
<i>Calanus glacialis</i>	23,3	11,5	14,3	6,9	7,0	13,0
<i>Neocalanus plumchrus</i>	31,2	60,6	44,8	55,4	53,7	48,8
<i>N. cristatus</i>	6,4	9,6	11,5	9,5	6,1	9,1
<i>Eucalanus bungii</i>	8,0	9,5	16,4	6,7	9,0	10,2
<i>Pareuchaeta japonica</i>	1,0	3,0	2,6	1,4	1,3	1,9
<i>Metridia okhotensis</i>	217,0	445,5	208,2	138,8	155,5	234,8
<i>M. pacifica</i>	3,9	4,0	3,1	3,9	3,6	3,7
<i>Thysanoessa raschii</i>	442,5	210,8	77,8	119,8	119,5	192,0
<i>Th. longipes</i>	86,3	94,8	39,2	32,0	22,0	56,2
<i>Th. inermis</i>	13,8	1,8	0,8	1,0	1,7	3,7
<i>Euphausia pacifica</i>	1,8	2,9	1,8	2,3	1,0	2,1
<i>Themisto pacifica</i>	7,4	8,6	3,4	3,9	3,6	5,4
<i>T. libellula</i>	3,7	3,1	1,9	2,3	3,2	2,7
<i>Sagitta elegans</i>	332,5	202,8	140,6	184,2	148,0	203,1
<i>Aglantha digitale</i>	1,9	1,4	3,3	1,4	35,8	5,4
Прочие виды КФ	0,5	2,5	2,0	1,3	1,1	1,5

Таблица 9

Порядковые номера в списке видов, ранжированных по биомассе

Table 9

Ranks of zooplankton species by biomass

Период	<i>Pseudocalanus minutus</i>	<i>Oithona similis</i>	<i>Calanus glacialis</i>	<i>Neocalanus plumchrus</i>	<i>Neocalanus cristatus</i>	<i>Eucalanus bungii</i>	<i>Pareuchaeta japonica</i>	<i>Metridia okhotensis</i>	<i>Metridia pacifica</i>	<i>Thysanoessa raschii</i>	<i>Thysanoessa longipes</i>	<i>Thysanoessa inermis</i>	<i>Euphausia pacifica</i>	<i>Themisto pacifica</i>	<i>Themisto libellula</i>	<i>Sagitta elegans</i>	<i>Aglantha digitale</i>
1997–2000	8	7	6	5	12	10	17	3	13	1	4	9	16	11	14	2	15
2001–2005	7	10	6	5	8	9	14	1	12	2	4	16	15	11	13	3	17
2006–2010	8	10	7	4	9	6	14	1	11	3	5	17	16	12	15	2	13
2011–2015	6	8	9	4	7	10	16	2	11	3	5	17	13	12	14	1	15
2016–2017	6	8	10	4	11	9	16	1	12	3	7	15	17	13	14	2	5
<b>1997–2017</b>	<b>6</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	<b>17</b>	<b>1</b>	<b>13</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>14</b>	<b>16</b>	<b>12</b>	<b>15</b>	<b>2</b>	<b>11</b>

отдельным периодам, в среднем за 1997–2017 гг., а за первые 4 и 2 последних года — по отдельности), позволяющие увидеть тенденции в состоянии как планктонного сообщества в целом, так и его отдельных составляющих и оценить запас кормовой базы северной части Охотского моря сразу после зимнего периода.

Таблица 10  
Макроструктура планктона северной части Охотского моря по периодам в 1997–2017 гг.

Table 10

Plankton biomass, composition and stock in the northern Okhotsk Sea in the periods 1997–2017

Периоды	Фито-планктон	Все фракции	МФ	СФ	КФ	Групповой состав КФ							
						Copepoda	Euphausiacea	Mysidacea	Amphipoda	Chaetognatha	Pteropoda	Coelenterata	Прочие
<i>Биомасса, мг/м<sup>3</sup></i>													
1997–2000	401	1319	63	51	1205	295	546	16,6	12,2	333	0,9	1,9	0,1
2001–2005	235	1120	25	20	1075	541	311	5,6	11,9	203	1,4	1,4	0,4
2006–2010	233	621	22	24	575	302	120	2,3	5,6	141	0,9	3,7	0,3
2010–2015	298	630	23	30	577	223	155	2,6	6,6	184	0,7	2,4	0,3
2016–2017	400	640	34	55	551	237	145	3,3	7,8	148	0,4	10,0	0,8
1997–2017	300	864	32	33	799	322	254	6,0	8,6	203	0,9	3,2	0,3
<i>Состав биомассы планктона, %</i>													
1997–2000	100	100	4,8	3,8	91,4	24,5	45,3	1,4	1,0	27,6	0,1	0,1	0,0
2001–2005	100	100	2,2	1,8	96,0	50,3	28,9	0,5	1,1	18,9	0,1	0,2	0,0
2006–2010	100	100	3,5	3,9	92,6	52,5	20,9	0,4	1,0	24,5	0,2	0,4	0,1
2010–2015	100	100	3,7	4,8	91,6	38,6	26,9	0,5	1,1	31,9	0,1	0,8	0,1
2016–2017	100	100	5,3	8,6	86,1	43,0	26,2	0,6	1,4	26,8	0,1	–	0,1
1997–2017	100	100	3,7	3,8	92,5	40,3	31,8	0,7	1,1	25,4	0,1	0,6	0,0
<i>Запас, млн т</i>													
1997–2000	66,8	174,1	5,9	5,0	163,2	69,3	58,3	1,7	1,7	32,0	0,16	0,18	0,02
2001–2005	35,4	178,6	4,0	3,3	171,4	86,3	49,4	0,9	1,9	32,4	0,22	0,22	0,06
2006–2010	37,0	98,9	3,5	3,8	91,6	48,1	19,1	0,4	0,9	22,4	0,14	0,58	0,04
2010–2015	47,5	100,4	3,6	4,8	92,0	35,6	24,7	0,4	1,1	29,4	0,11	0,37	0,05
2016–2017	63,7	102,0	5,4	8,8	87,9	37,8	23,0	0,6	1,2	23,6	0,07	1,59	0,12
1997–2017	47,9	130,6	4,3	4,7	121,6	55,8	34,8	0,8	1,3	28,2	0,14	0,48	0,05

Весной теплого 1997 г., которому предшествовал также теплый 1996 г., все три фракции и главные составляющие крупной фракции зоопланктона были на высоком уровне, но 1998 г. оказался «провальным»: основные показатели снизились сразу в 2–3 раза. Вероятно, это могло произойти вследствие потепления, повлиявшего как-то на выживаемость ранних стадий копепод, эвфаузиид, мизид и сагитт через их кормовую базу: есть теоретическая вероятность разбалансировки совпадения начала их размножения и пика численности нано- и микропланктона, в том числе бактерий, зоофлагеллят, инфузорий и других первичных деструкторов, биомасса и численность которых бывают сопоставимы с биомассой мезопланктона (Туманцева, 1982; Туманцева, Копылов, 1985; Копылов, Сажин, 1988; Копылов, Туманцева, 1991; и др.). Биомасса гипериид, напротив, возросла вдвое, поскольку даже на самых ранних стадиях онтогенеза микроводоросли и микрогетеротрофы (инфузории, бактерии и зоофлагелляты) не входят в состав их пищи.

На примере минтая было показано (Волков, 2015), что вместе с увеличением численности происходило и ухудшение его кормовой базы, что выразилось в уменьшении количества месячных пищевых рационов и, соответственно, в возрастании пищевой напряженности (рис. 7). Понятно, что минтай питается не только зоопланктоном, но и нектоном, включая свою молодежь, получая через нее доступ к мелкому и среднему планктону (Шунтов и др., 1993). Но если судить по наполнению желудков в годы с минимальным количеством месячных рационов, дефицита в пище не было, тем более что и глубже эпипелагиали в слое 200–500 м кормового планктона (в том числе эвфаузиид, гипериид и крупных копепод) в дальневосточных морях бывает достаточно как в дневное, так и в ночное время (Горбатенко, 1996, 2001; и др.).

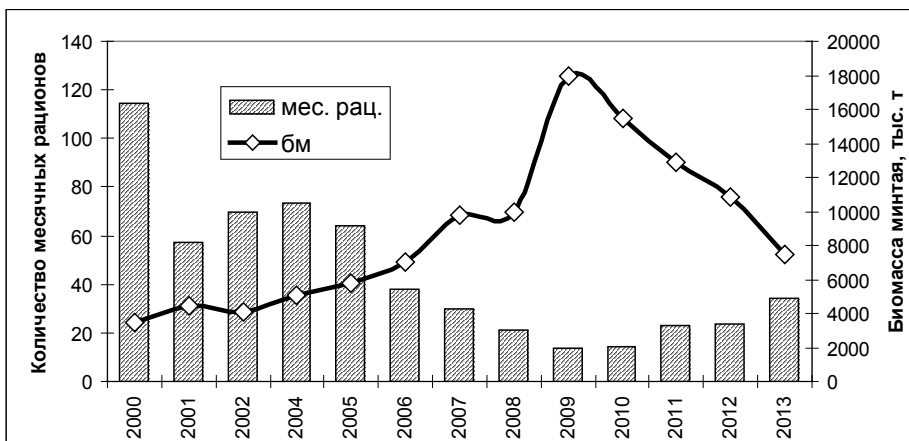


Рис. 7. Зависимость количества месячных рационов минтая от его суммарного запаса в северной части Охотского моря (Волков, 2015)

Fig. 7. Dependence of the number of pollock monthly rations in the northern Okhotsk Sea on the stock of walleye pollock (from: Волков, 2015)

### Заклучение

Таким образом, в зимне-весенний период 1997–2017 гг. в северной шельфово-сваловой зоне Охотского моря (районы 1–10а) в планктонном сообществе эпипелагиали по ряду количественных показателей четко выделяются два периода: «высокопродуктивный» 1997–2005 гг. с биомассой КФ 1000–1200 мг/м<sup>3</sup> и «среднепродуктивный» 2006–2017 гг. с биомассой 550–580 мг/м<sup>3</sup>. Это резкое снижение биомассы произошло всего за один год за счет эвфаузиид, мизид, гипериид и птеропод, т.е. групп КФ, составляющих основу кормовой базы промысловых видов нектона, и на этом уровне она стабилизировалась и находится уже 12 лет. В 1998 г. после серии теплых лет также произошло резкое снижение биомассы зоопланктона, но затем в течение последующих 2 лет наблюдалось ее быстрое увеличение до «исторического максимума».

Привлекает внимание совпадение динамики биомассы КФ и ее основных групп с динамикой термических составляющих моря — типами лет по ХПС, максимальной и среднегодовой ледовитостью, количеством свободной ото льда воды. При этом «высокопродуктивный» период в планктоне выпал на серию холодных лет, а «среднепродуктивный» — нормальных и теплых. В качестве объяснения такого рода флюктуаций можно предположить, что при потеплении самые ранние личиночные стадии планктонных животных появляются тогда, когда пики цветения фитопланктона и служащих им основной пищей и развивающихся на его базе гетеротрофов уже прошли. Такая разбалансировка во времени может являться одним из факторов, влияющих на обилие зоопланктона. По-видимому, основная часть зоопланктона северной части Охотского моря, которая состоит из холодноводных видов субарктического и арктического комплексов, негативно реагирует на потепление именно таким образом.

Другим существенным фактором может быть пресс со стороны нектонных и других планктонофагов, который усиливает влияние негативных климатических флюктуаций, вследствие чего понижается и обилие планктона. Это наглядно показала ситуация с обеспечением пищей минтая в 2000–2013 гг. Тем не менее даже снижение биомассы доминирующих видов зоопланктона с одновременным увеличением численности массовых видов-планктонофагов не приводит к заметной трофической напряженности (Волков, 2015, 2016).

### Список литературы

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.

- Волков А.Ф.** Введение в трофологию минтая // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 166–185.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996. — 69 с.
- Волков А.Ф.** Интегральные схемы количественного распределения массовых видов зоопланктона дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана по средне-голетним данным (1984–2006 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 154. — С. 135–143.
- 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.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008в. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф.** Количественные показатели кормовой базы рыб эпипелагиали Охотского моря в зимний период // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 216–219.
- Волков А.Ф.** Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали присахалинских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013а. — Т. 174. — С. 170–186.
- Волков А.Ф.** Сезонная и многолетняя динамика в планктоне эпипелагиали прикамчатских вод Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2013б. — Т. 175. — С. 206–233.
- Волков А.Ф.** Распределение и количественные показатели меропланктона в Беринговом и Охотском морях // Изв. ТИНРО. — 2013в. — Т. 173. — С. 130–145.
- Волков А.Ф.** Таблицы и графики по трофологии минтая западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 175–184.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я.** Стратегии питания минтая // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 123–132.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю.** Планктон, состояние кормовой базы и питание массовых рыб эпи- и мезопелагиали Охотского моря в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 133. — С. 169–235.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А.** Характеристика планктонного сообщества Берингова моря и некоторых районов северной части Тихого океана в период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151 — С. 338–364.
- Волков А.Ф., Радченко В.И., Фигуркин А.Л.** Некоторые характеристики основных элементов экосистемы эпипелагиали Охотского моря зимой 1990 г. // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 225–228.
- Горбатенко К.М.** Вертикальное распределение зоопланктона в северо-западной глубоководной части Берингова моря в весенний период // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 799–809.
- Горбатенко К.М.** Сезонные аспекты вертикального распределения зоопланктона в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 88–119.
- Горбатенко К.М.** Состав, структура и динамика планктона Охотского моря : дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1997. — 255 с.
- Горбатенко К.М., Левицкая А.В.** Состав пищи, суточные рационы и объемы потребления кормовых объектов минтаем в Охотском море в 2000-е годы // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 194–203.
- Горбатенко К.М., Мельников И.В.** Трофические исследования охотоморской сельди в 2000-е гг. (состав пищи, суточные рационы, оценка выедания кормовых объектов в годовом цикле) // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 185–193.
- Ефимкин А.Я.** Питание минтая в Охотском море в весенний и осенний периоды // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 213–225.
- Копылов А.И., Сажин А.Ф.** Гетеротрофный нанопланктон: его состав, распределение и трофические характеристики // Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. — М. : Наука, 1988. — С. 146–155.
- Копылов А.И., Туманцева Н.И.** Нано- и микропланктонные простейшие аэробной зоны Черного моря весной 1988 г. // Изменчивость экосистемы Черного моря. — М. : Наука, 1991. — С. 188–196.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 235 с.
- Лучин В.А., Круц А.А.** Характеристики ядер водных масс Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 184. — С. 204–218.
- Лучин В.А., Матвеев В.И.** Межгодовая изменчивость термического состояния холодного подповерхностного слоя Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 205–216.

**Туманцева Н.И.** Биомасса и продукционные характеристики протозойного планктона в субантарктических и антарктических районах юго-восточной части Тихого океана // *Океанол.* — 1982. — Т. 22(5). — С. 813–819.

**Туманцева Н.И., Копылов А.И.** Протозойный планктон в сообществах пелагиали в продуктивных районах Тихого океана // *Биологические основы промыслового освоения открытых районов Тихого океана.* — М. : Наука, 1985. — С. 145–154.

**Фигуркин А.Л.** Изменчивость термохалинного состояния придонных вод северной части Охотского моря // *Изв. ТИНРО.* — 2011. — Т. 166. — С. 255–274.

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

**Чучукало В.И., Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция эвфаузиид в Охотском море // *Изв. ТИНРО.* — 2013. — Т. 173. — С. 164–183.

**Шебанова М.А.** Продукция некоторых массовых видов копепод в Охотском море в летне-осенний период // *Изв. ТИНРО.* — 2007. — Т. 148. — С. 221–237.

**Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

**Шунтов В.П., Волков А.Ф., Матвеев В.И. и др.** Особенности формирования продуктивных зон в Охотском море в осенний период // *Биол. моря.* — 1986. — Т. 16, № 4. — С. 57–65.

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

**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.

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

*Поступила в редакцию 18.01.18 г.*

*Принята в печать 26.02.18 г.*