

На правах рукописи

Найденко Светлана Васильевна

**ТРОФОДИНАМИКА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ
ЭПИПЕЛАГИАЛИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА
И ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ**

1.5.16. Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

ВЛАДИВОСТОК – 2022

Работа выполнена в лаборатории изучения морского периода жизни тихоокеанских лососей и перспективных объектов промысла Тихоокеанского филиала Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»)).

Официальные оппоненты:

Крылов Александр Витальевич, доктор биологических наук, профессор, директор, заведующий лабораторией экологии водных беспозвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук

Токранов Алексей Михайлович, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, главный научный сотрудник, руководитель лаборатории гидробиологии Камчатского филиала Федерального государственного бюджетного учреждения науки Тихоокеанского института географии Дальневосточного отделения Российской академии наук

Новосёлов Александр Павлович, доктор биологических наук, директор, заведующий лабораторией эволюционной экологии и геномики гидробионтов, главный научный сотрудник Института комплексных исследований Арктики Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лавёрова Уральского отделения Российской академии наук

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук

Защита диссертации состоится «28» февраля 2023 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета 24.1.191.02 (Д 005.008.02) при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, д. 17. Телефон: +7(423) 2310905, факс +7(423)2310900. e-mail: nscmb@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук:

<http://wwwimb.dvo.ru/misc/dissertations/index.php/soviet-d-005-008-02/60-najdenko-svetlana-vasilevna>

Автореферат разослан « ____ » _____ 20 ____ г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. По мере развития в рыбохозяйственной науке экосистемного направления возникла необходимость расширения и углубления трофологических работ, прошедших путь от изучения качественных характеристик питания отдельных видов гидробионтов до получения количественных оценок трофических связей в сообществах. Именно изучение структуры трофических сетей и происходящих в них изменений, является наиболее важным и актуальным аспектом трофологических исследований и необходимо для понимания особенностей функционирования пелагических сообществ. Расширение знаний по трофологии водных животных, в совокупности с другими ихтиологическими и гидробиологическими данными, позволяет выявлять и анализировать роль различных видов и групп планктона и nekтона в крупномасштабном биологическом балансе пелагических сообществ, определять степень использования nekтоном кормовой базы, а также оценивать условия нагула и пищевую обеспеченность ценных промысловых объектов. Особую важность подобные работы имеют при оценке состояния природных систем в условиях изменяющегося климата и значительной динамики обилия массовых видов nekтона.

В ходе проведения многолетних экспедиционных исследований были получены данные, использованные в многочисленных публикациях и обобщенные в ряде сводных работ (Шунтов и др., 1993а, 2010а–в; Дулепова, 2002; Найденко, 2003; Беляев, 2003; Иванов, 2005; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; Naydenko, 2010; Шунтов, 2016а; Заволокин, 2014; Горбатенко, 2018;) о составе, обилии и пищевых отношениях nekтона, динамике и обилии кормовых ресурсов в различных районах российских вод и за их пределами в северо-западной части Тихого океана. Несмотря на различия в величинах, полученных разными авторами, в вышеуказанных публикациях показано, что кормовые ресурсы рыб и кальмаров в дальневосточных морях и Северной Пацифике жестко не ограничены и значительны.

Однако часть исследователей, в той или иной степени касающихся темы пищевой обеспеченности nekтона, имела и имеет другую точку зрения. В частности, среди лососевых специалистов высказываются мнения о дефиците пищи в морях и океане для тихоокеанских лососей, о высокой (внутри- и межвидовой) конкуренции за пищу (определяющей уровень численности видов р. *Oncorhynchus*), а также о «переполнении» экологической емкости морской и океанической пелагиали в связи с высокой численностью кеты (*Oncorhynchus keta*) японского индустриального производства (Волобуев, Волобуев, 2000; Гриценко и др., 2000, 2001; Nagasawa, 2000; Кловач, 2003; Коваль, 2007; Kayeriya et al., 2009; Карпенко и др., 2013; Batten et al., 2017; Debertain et al., 2017; Ruggerone, Irvine, 2018). В последние годы при поиске объяснений низких

уловов и слабых подходов лососей стали появляться предположения о значительных климато-океанологических изменениях, произошедших в Северной Пацифике, которые повлекли за собой резкое ухудшение условий обитания этих рыб (Бугаев и др., 2020; Горохов и др., 2020). Также делаются заключения о недостаточности кормовых ресурсов в беринговоморских районах для успешного нагула минтая (*Gadus* (ранее *Theragra) chalcogramma*) (Степаненко, Грицай, 2016, 2018).

Причины разногласий существующих взглядов на одну и ту же проблему кроются в первую очередь в качестве исходных данных (либо их отсутствии), а также в сложности и недостаточной изученности некоторых вопросов функционирования пелагических сообществ. Для того чтобы получить реальную картину о пищевых связях nekтона, судить об условиях нагула промысловых рыб и обосновывать их прогнозы, нужны количественные оценки о состоянии кормовой базы, объемах выедания и степени ее использования. Только такие данные позволяют подтверждать или опровергать выводы о достаточности кормовой базы рыб и кальмаров в местах их обитания или нагула.

Выбор объекта и предмета исследования. В работе рассматриваются нектонные и планктонные сообщества верхнего слоя эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана (тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов, зона Субарктического фронта с прилегающими на севере субарктическими и на юге трансформированными субтропическими водами, глубоководные котловины и наваринский район западной части Берингова моря). Для изучения трофической структуры нектонных сообществ был выбран верхний слой эпипелагиали, так как именно для этого биотопа собран наиболее значительный объем материалов в связи с проведением в последние два десятилетия целого ряда комплексных экспедиций по учету тихоокеанских лососей.

Предметом изучения являются структура планктонных и нектонных сообществ, трофические отношения nekтона, его пищевая обеспеченность и влияние на кормовую базу, а также роль отдельных видов nekтона в структурно-функциональной организации сообществ.

Степень разработанности темы. За сорокалетний период проведения исследований в Тихоокеанском филиале ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО») сформирован уникальный банк данных количественного состава планктонных и нектонных пелагических сообществ дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана. Одновременно собирались данные о питании и пищевых взаимоотношениях nekтона. Результатом таких комплексных исследований стали публикации о структуре, в том числе трофической, и функционировании нектонных пелагических сообществ.

Большая часть работ базируется главным образом на материалах, собранных в экспедициях ТИНРО во второй половине 1980-х и первой половине 1990-х гг. (Шунтов и др., 1993а–в; Иванов О.А., 1998; Беляев, 2003; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Найденко, 2002; Темных и др., 2004; Иванов А.Н., 2005; Чучукало, 2006).

Продолжение исследований данного направления стало возможным благодаря комплексным экспедициям, проведенным в период с 2000 по 2020 г., которые существенно пополнили многолетний ряд наблюдений. Однако лишь часть результатов этих исследований была опубликована (Чучукало, 2006; Найденко, 2007; Шунтов, Темных, 2008а, 2011а; Кузнецова, 2010; Кузнецова, Ефимкин, 2010; Шунтов и др., 2010а–г; Кузнецова и др., 2011а, б; Найденко, Кузнецова, 2011; Найденко, Хоружий, 2013, 2014; Заволокин, 2014; Волков, 2014, 2016а, б; Дулепова, 2014, 2016, 2018; Шунтов, 2016а; Горбатенко, 2018). При этом трофическая структура нектонных сообществ верхней эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана в сезонном и межгодовом аспектах до сих пор малоизучена. Современные оценки запасов кормовых ресурсов, объемов их потребления и пищевой обеспеченности рыб и кальмаров отсутствуют. В то же время в связи с необходимостью объяснения механизмов динамики численности промысловых объектов и их рационального использования стала очевидной потребность дальнейшего изучения и мониторинга экологических взаимоотношений в сообществах, динамики кормовой базы и пищевой обеспеченности нектонных видов.

Цель и задачи исследования. Главная цель работы — выявить основные закономерности и динамику трофической структуры нектонных сообществ верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки, зоны Субарктического фронта с сопредельными водами и западной части Берингова моря, оценить современное состояние кормовой базы и пищевую обеспеченность нектона в этих районах.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Описать состав и структуру планктонных сообществ, рассчитать биомассу и продукцию трофических уровней.
2. Оценить запасы зоопланктона и мелкоразмерного нектона.
3. Обобщить информацию о сезонной и межгодовой динамике состава и структуры нектонных сообществ.
4. Выявить сезонные, межгодовые и региональные особенности питания нектона.
5. Определить количество и величину пищевых связей нектона, выявить главные пути передачи вещества между трофическими уровнями.
6. Оценить объемы потребления кормовых ресурсов нектоном и степень использования им кормовой базы.

7. Обосновать достаточность современного уровня пищевой обеспеченности нектона.

Положения, выносимые на защиту:

1. Кормовая база нектона верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки, зоны Субарктического фронта, а также глубоководных котловин и наваринского района западной части Берингова моря находится на высоком уровне.

2. Большое число консументов разных трофических уровней и многочисленные трофические связи между ними обеспечивают связность и пластичность пищевых сетей и высокий резерв устойчивости нектонных сообществ верхней эпипелагиали районов исследований.

3. Пищевая обеспеченность нектона верхней эпипелагиали в районах исследований является относительно стабильной и достаточной для устойчивого функционирования нектонных сообществ данного биотопа.

Научная новизна исследования. Обобщены и проанализированы данные о динамике обилия зоопланктона, дающие представление о современном состоянии кормовых планктонных ресурсов верхнего слоя эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана, и рассчитана его продукция. Изучена трофическая структура нектонных сообществ данного биотопа. Впервые для верхнего слоя эпипелагиали исследуемых районов рассчитаны биомасса и продукция трофических уровней, а также количественно оценен транспорт вещества между ними. Приведены современные оценки объемов потребления кормовых ресурсов нектоном и его пищевой обеспеченности.

Теоретическая и практическая значимость работы. Представленные результаты исследований структурных характеристик трофических сетей верхней эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана и происходящих в них изменений являются важными теоретическими предпосылками для понимания закономерностей функционирования и динамики эпипелагических сообществ. Расчеты запасов и продукции зоопланктона, объемов его потребления нектоном и переноса вещества с одного трофического уровня на другой в пределах верхней эпипелагиали могут быть использованы в дальнейшем при построении трофодинамических и продукционных моделей пелагических сообществ. Полученные данные о состоянии кормовой базы и степени ее использования, дающие представление о пищевой обеспеченности нектона, в том числе промысловых объектов, имеют большое практическое значение для планирования рыбохозяйственной деятельности. Знание и понимание закономерностей распределения вещества по трофическим уровням в за-

висимости от состава и количественного соотношения элементов, их слагающих, могут учитываться при разработке рекомендаций для равномерной промысловой нагрузки на различные трофические уровни морских экосистем, а также для развития пастбищной аквакультуры тихоокеанских лососей.

Методология и методы диссертационного исследования. Сбор и обработка материала осуществлялись по стандартным и общепризнанным, в том числе отработанным и принятым в практике ТИНРО, методикам, которые применяются при изучении nekтона (Аксютин, 1968; Волвенко, 1998, 1999; Нектон ..., 2004, 2005, 2006; Макрофауна ..., 2011, 2012), планктона (Инструкция ..., 1974; Современные методы ..., 1983; Рекомендации..., 1984, Волков, 1986, 2008а, б; Горбатенко, 2007), питания гидробионтов, их трофических отношений и пищевой обеспеченности (Правдин, 1939, 1966; Шорыгина, 1952; Желтенкова, 1955а, б; Руководство по изучению питания рыб, 1986; Горбатенко, Чучукало, 1989; Кончина, Павлов, 1995; Чучукало, 1996, 2006; Dunne et al., 2002; Волков, 2008а; Gascuel, Pauly, 2009; Allhoff et al., 2015). Статистический анализ полученных данных выполнен по общепринятым методикам (Лакин, 1973; Боровиков, 2001) с применением пакета Statistica (версия 6.0).

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность полученных в работе результатов подкрепляется значительным объемом проанализированного материала, собранного в 42 комплексных экспедициях (3,2 тыс. ихтиологических тралений, 6,4 тыс. планктонных ловов, около 130 тыс. экз. желудков рыб и кальмаров), с применением методов статистического оценивания и широким анализом отечественной и мировой литературы.

Результаты работы и основные положения диссертации были представлены и обсуждены: на ежегодных отчетных сессиях Тихоокеанского (ТИНРО) и других филиалов ФГБНУ «ВНИРО» (Владивосток, Южно-Сахалинск, Петропавловск-Камчатский) в период 2014–2020 гг.; 12-й международной конференции по промысловой океанологии (Калининград, 2002); международном симпозиуме NPAFC-PICES (Jeju Island, R. Korea, 2005); международной конференции PICES (Seoul, Korea, 2003); международных семинарах NPAFC (Sapporo, Japan, 2006; Nanaimo, BC, Canada, 2011; Honolulu, Hawaii, USA, 2013); международных симпозиумах NPAFC (Seattle, USA, 2008; Kobe, Japan, 2015); международной конференции NPAFC-PICES (Yeosu, R Korea, 2014); международном симпозиуме ICES/PICES (Victoria, BC, Canada, 2017); Всероссийской научной конференция, посвященной 70-летию С.М. Коновалова (Владивосток, 2008); международной конференции «Динамика численности тихоокеанских лососей и прогнозирование их подходов» (Россия, Южно-Сахалинск, 2017); международной конференции «Лососевые рыбы: биоло-

гия, охрана и воспроизводство» (Республика Карелия, г. Петрозаводск, 2017); научно-практической конференции «Наука о море в интересах России» (Владивосток, 2018); 2-м международном рыбопромышленном форуме и Выставке рыбной индустрии, морепродуктов и технологий (Россия, Санкт-Петербург, 2018).

Публикации. Общее количество публикаций по теме диссертации – 81. В рекомендованных ВАК журналах опубликовано 27 работ.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 506 страницах машинописного текста, содержит 189 рисунков и 60 таблиц, состоит из введения, 5 глав с заключением, выводов, 50 приложений и списка литературы, включающего 816 работ, из которых 216 на английском языке.

Личный вклад автора. Автор настоящего диссертационного исследования с 1980-х гг. принимала участие в экосистемном изучении биологических ресурсов дальневосточных морей и сопредельных с ними тихоокеанских вод северо-западной части Тихого океана. В 2009–2013 гг. была участником морских экспедиций, три из которых были проведены в зимне-весенний период в зоне Субарктического фронта. В экспедициях руководила работой гидробиологической и ихтиологической групп, в задачу которых входил сбор материалов по количественным оценкам нектонных и планктонных сообществ, кормовой базы промысловых гидробионтов, а также по питанию рыб и беспозвоночных.

В 2003 г. результаты исследований трофической структуры пелагических сообществ южнокурильского района были обобщены автором в кандидатской диссертации, которая была успешно защищена в диссертационном совете Института биологии моря ДВО РАН. С 2004 г. продолжила исследования трофической структуры нектонных сообществ верхней эпипелагиали различных районов северо-западной части Тихого океана, пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей, а также других, в том числе промысловых, видов рыб и кальмаров. Огромные массивы уже имеющихся и полученных в последние годы гидробиологических, трофологических и ихтиологических данных позволили впервые количественно оценить трофические связи между отдельными звеньями трофической сети верхнего слоя эпипелагиали от северной части Берингова моря до южнокурильского района и зоны Субарктического фронта, определить роль отдельных видов и групп нектона в трофической структуре и оценить пищевую обеспеченность промысловых видов нектона.

Благодарности. Считаю приятным долгом выразить глубокую признательность и благодарность д.б.н. профессору В.П. Шунтову за внимание и интерес, проявленный к моей диссертационной работе, а также за ценные советы, консультации и всестороннее содействие по ее реализации. Особую признательность выражаю д.б.н.

О.А. Иванову и д.б.н. А.Ф. Волкову за конструктивные критические замечания, полезные рекомендации и помощь при подготовке настоящей рукописи. Значительная часть данной работы была проделана в тесном взаимодействии с моими коллегами и соавторами А.А. Сомовым, А.А. Хоружим, д.б.н. О.С. Темных, к.г.н. А.Л. Фигуркиным, к.б.н. Н.А. Кузнецовой, творческий союз с которыми позволил решить задачи, поставленные в данном исследовании. Искренне благодарна всем участникам научно-исследовательских рейсов, в том числе тем, с кем пришлось делить тяготы экспедиционных работ, а также сотрудникам ТИНРО за их высококвалифицированные работы по сбору и обработке материалов, ставших основой настоящей диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы исследований

Исходными первичными материалами являются данные о фоновых условиях, видовом составе, распределении, обилии и питании гидробионтов, собранные в северо-западной части Тихого океана (СЗТО) при проведении Тихоокеанским филиалом ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО») (далее ТИНРО) 42 морских экспедиций: из них 17 — в тихоокеанских курило-камчатских районах и прилегающих океанических водах летом 2004–2018 гг., 3 — в зоне Субарктического фронта (САФ) и прилегающих к ней водах зимой-весной 2009–2011 гг., 7 и 15 — в западной части Берингова моря соответственно летом 2003–2015 гг. и осенью 2002–2020 гг. (рис. 1), из которых в рамках международной программы BASIS (Bering-Aleutian Salmon International Survey) было проведено 10 экспедиций. Кроме этого, использованы материалы 7 экспедиций в зоне САФ в феврале-мае 1986–1992 гг.

Обловы нектона во всех рейсах проводили разноглубинным тралом РТ 80/396 с мелкочейной вставкой в кутце (дель 10 мм), с вертикальным раскрытием (среднее по съемкам) в пределах 30–33 м и горизонтальным — 46–48 м. Скорость тралений составляла в среднем не менее 4,5–4,6 уз. Всего в настоящей работе проанализированы данные 3232 тралений.

Во время проведения морских исследований проводился полный разбор траловых уловов гидробионтов. Видовые названия рыб проверяли и уточняли в соответствии с классификацией, принятой по Эшмайеру (Eschmeyer, 1998) и Фрике (Fricke et al., 2018, 2020), а кальмаров — по К.Н. Несису (1982) с учетом последних on-line обновлений (CephBase, 2018). Всех рыб, головоногих моллюсков, медуз и беспозвоночных просчитывали, проводили массовые промеры и взвешивали. Промысловых и наиболее массовых видов подвергали полному (или неполному) биологическому анализу (ПБА). Численность и биомассу видов нектона рассчитывали по стандартной методике, принятой в практике проведения ТИНРО аналогичных экосистемных съе-

мок и подробно описанной в ряде публикаций (Волвенко, 1998; Нектон ..., 2004, 2005, 2006; Макрофауна ..., 2011, 2012). Полученные данные занесены в «Ихтиологическую базу данных» ТИНРО, № ГР 0220006765.

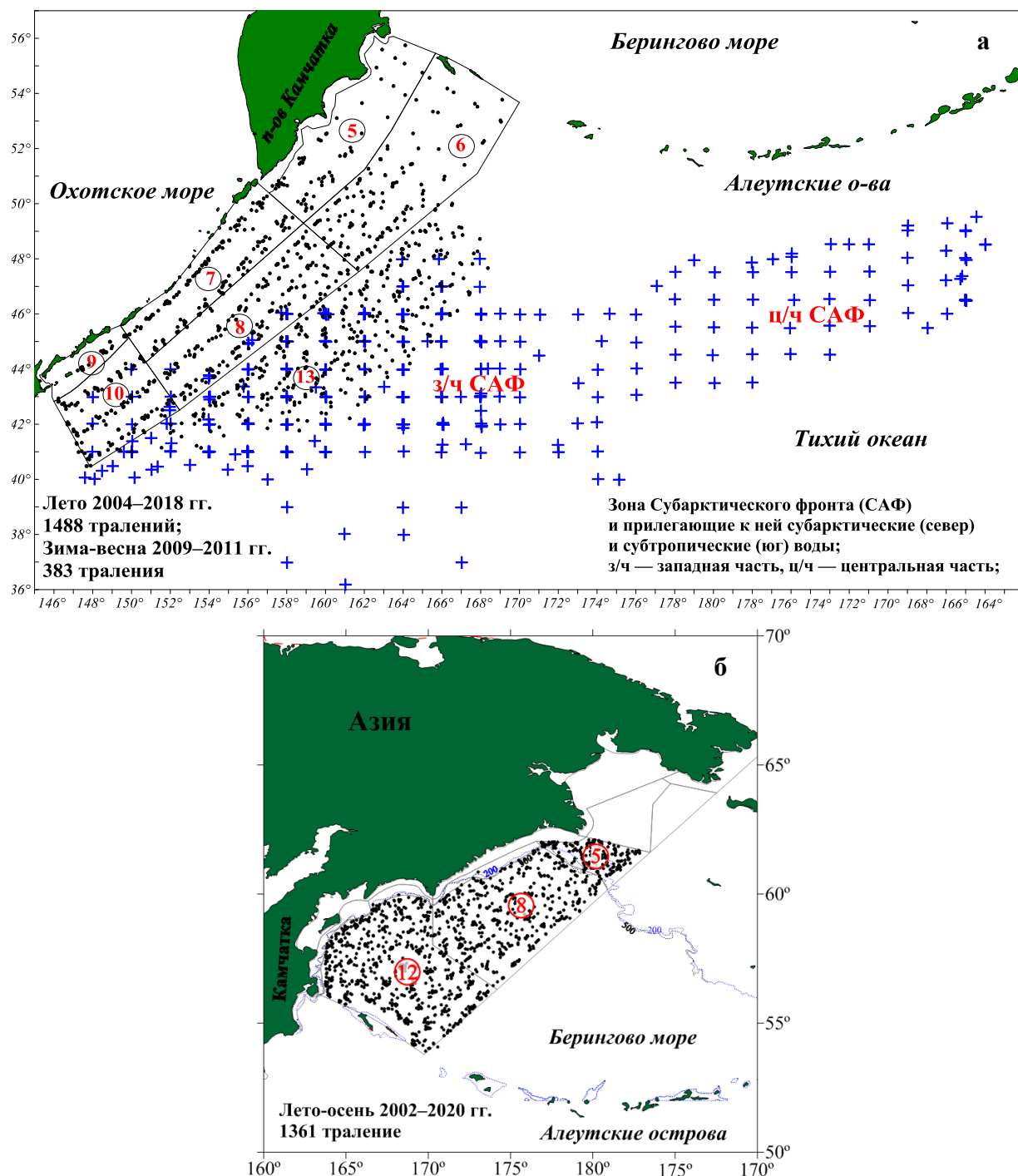


Рис. 1. Пространственное распределение учетных станций в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в июне-августе 2004–2018 гг. (черные точки) и в зоне Субарктического фронта в феврале-апреле 2009–2011 гг. (синие крестики) (а) и в западной части Берингова моря в июле-ноябре 2002–2020 гг. (б) (цифры — номера биостатистических районов; а — северо-западная часть Тихого океана: 5 — Камчатская впадина, 6 — открытые океанические воды Камчатки и Командорских островов, 7 — приостровные океанические воды средних и северных Курильских островов, 8 — открытые океанические воды средних и северных Курильских островов, 9 — приостровные океанические воды южных Курильских островов, 10 — открытые океанические воды южных Курильских островов, 13 — зона Субарктического течения; б: 5 — наваринский шельф, 8 — западная часть Алеутской котловины, 12 — Командорская котловина; красной пунктирной линией обозначена граница ИЭЗ РФ, черной — границы биостатистических районов)

Планктонные материалы, на которых базируется данное исследование, собирались параллельно с океанографическими и нектонными данными и обрабатывались по стандартной методике, принятой в практике ТИНРО (Волков, 1984, 1996а, 2008а, б), в экспедиционных и лабораторных условиях сотрудниками лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб. Во всех рейсах для облова планктона применяли одинаковое орудие лова — большую сеть Джели (БСД), со стандартными параметрами: диаметром входного отверстия 38 см (с площадью 0,1 м²) и фильтрующим конусом из капронового сита № 48 (с размером ячеей 0,168 мм) (Современные методы ..., 1983; Волков, 2008а, б). Во время съемок выполняли тотальные обловы планктона по сетке станций (которая совпадала с сеткой траловых и гидрологических станций) в двух вертикальных слоях воды — эпипелагиаль 0–200 м и верхняя эпипелагиаль 0–50 м — как в дневное, так и в ночное время. Всего выполнено более 3200 планктонных станции. При первичной обработке планктёров каждой пробы делили на 3 фракции — мелкую (с размерами животных до 1,2 мм), среднюю (1,2–3,2 мм) и крупную (> 3,2 мм). Гидробионтов идентифицировали до вида, видовые названия проверяли и уточняли по таксономическому каталогу European Register of Marine Species (MarBEF Data System <http://www.marbef.org/data/erms.php>). Затем подсчитывали численность вида в каждой фракции каждого улова, определяли размер, пол и возраст. С учетом средних сырых масс рассчитывали биомассу зоопланктона, используя коэффициенты уловистости сети, обоснованность применения которых описана во многих работах (Грезе и др., 1975; Виноградов, Шушкина, 1983; Волков, 2008а, и др.). Используемые в работе планктонные материалы содержатся в двух базах данных (БД) ТИНРО: БД «Сетной зоопланктон» (№ ГР 2016620026) и БД «Зоопланктон» лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб.

Для анализа структурных изменений, происходящих в планктонных сообществах, были выделены три трофические группировки зоопланктона, объединяющие в своем составе виды с определенной трофической принадлежностью: «преимущественно фитофаги», «преимущественно зоофаги» и эврифаги. Трофическую принадлежность гидробионтов устанавливали на основании обширных литературных сведений о составе пищевых рационов и данных о морфологии и специализации ротового аппарата животных (Беклемишев, 1954; Гейнрих, 1963; Вышкварцева, 1977; Петипа, 1981; Пономарева, 1990; и мн. др.).

Продукция зоопланктона для летнего и осеннего сезонов была рассчитана на основе данных о биомассе зоопланктонных видов, полученных во время проведения морских исследований, и опубликованной информации об их суточной удельной продукции (Дулупова, 2002, 2008, 2016; Coyle, Pinchuk, 2003; Шебанова, 2007, 2009,

2016а, б, 2020; и др.). Сезонная продукция вычислялась произведением суточной продукции на 90 суток.

Сбор и обработку проб на питание проводили во всех рейсах в соответствии с существующими методиками (Богоров, 1934, 1947; Шорыгин, 1946; Правдин, 1966; Методическое пособие ..., 1974) и стандартными методами, отработанными и принятыми в практике ТИНРО (Руководство по изучению питания рыб, 1986; Горбатенко, Чучукало, 1989; Чучукало, 1996, 2006; Волков, 2008а). Всего было проанализировано питание более 123 тыс. экз. рыб и кальмаров. Кроме этого, были использованы многочисленные опубликованные материалы.

Для анализа трофодинамики нектонных сообществ верхней эпипелагиали обследованных районов использованы следующие показатели: трофический уровень гидробионтов (рассчитанный по количественному составу пищи в программе TrophLab (June 2000 version)), число, состав и величина трофических уровней, число пищевых связей между видами (по типу потребляемый кормовой организм (жертва) → потребитель (хищник)) и связность пищевой сети (как отношение числа трофических связей к максимально возможному их числу). Для оценки пищевой обеспеченности нектона были рассчитаны общий и частный индекс Z/H (показывающий сколько единиц общих кормовых ресурсов или отдельных групп приходится на единицу нектона); объемы потребления пищи нектоном за сутки и сезон; коэффициенты (общий и для отдельных групп) использования кормовой базы (k_{use}); степень (%) выедания продукции зоопланктона, а также применялись косвенные показатели (состав пищевого рациона, индекс пищевого сходства, интенсивность питания массовых видов нектона) (Желтенкова, 1955а, б; Чучукало, Дулепова, 2002; Dunne et al., 2002; Чучукало, 2006; Allhoff et al., 2015).

Для сравнения структурных характеристик разных районов, имеющих разную площадь, все величины (биомасса нектона, запас и продукция планктона, потребление пищи) приведены к единице площади — квадратный километр.

Используя данные о количестве и величине пищевых связей между видами, при помощи графического редактора для визуализации данных Gephi 0.8.2 были построены схемы трофических отношений гидробионтов в эпипелагических сообществах обследованных районов.

Статистический анализ материала выполнен по общепринятым методикам (Лакин, 1973; Боровиков, 2001) с применением пакета Statistica (версия 6.0). При описании количественных признаков использовались ординарные статистические процедуры: вычисление среднего значения, его стандартной ошибки и стандартного отклонения. Для определения количественной меры взаимосвязи между переменными проводился корреляционный анализ по общепринятой методике (двумерная описательная статистика). Для

оценки статистической значимости различий средних значений использовался однофакторный дисперсионный анализ ANOVA.

Глава 2. Краткие физико-географические и климато-океанологические особенности районов исследований

Особенности и разнообразие физико-географических, климатических, гидрологических и гидрохимических характеристик водной среды составляют основу абиотического фона морских экосистем (Зенкевич, 1963; Моисеев, 1969; Гершанович и др., 1990). В соответствии с этими особенностями происходит формирование региональных условий обитания видов, которые определяют пространственно-временную изменчивость структурных характеристик пелагических сообществ (Шунтов, 2001). Поэтому для понимания динамики функционирования морских сообществ необходимо учитывать общую динамику климато-океанологических процессов, происходящих во всей Северной Пацифике, а также абиотические условия в ее конкретных районах.

В данной главе отдельно для каждого из исследованных районов приведены сведения о геоморфологии, гидрологии и климате. При описании региональных особенностей и характеристик изучаемых районов не проводилось самостоятельного оригинального исследования, а использовались многочисленные литературные источники, в том числе ряд обобщающих сводок (Морошкин, 1955, 1966; Удинцев, 1955, 1972; Леонов, 1960; Бурков, 1980; Самко, 1992; Гидрометеорология ..., 1999, 2001; Шунтов, 2001; и др.).

Глава 3. Трофическая структура нектонных сообществ верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки в летний период

В настоящей главе, состоящей из пяти разделов, проанализирована динамика состава и обилия нектона и его кормовой базы, рассмотрены особенности питания гидробионтов, выделены основные элементы трофической структуры нектонных и планктонных сообществ, приведены расчеты продукции планктона разных трофических уровней (TL). В заключительном 5-м разделе оценено потребление кормовых ресурсов рыбами и кальмарами и рассмотрена структура их пищевых связей.

Тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки в летний период являются транзитным районом для тихоокеанских лососей и нагульной акваторией для НБ-СТ-Т активно мигрирующих рыб (среди которых в период исследований доминировали сардина (*Sardinops melanostictus* сем. Clupeidae), два вида скумбрии — японская и пятнистая крупночешуйная (*Scomber japonicus* и *S. australasicus* сем. Scombridae) и японский анчоус (*Engraulis japonicus* сем. Engraulidae). Также для данного региона характерна высокая биомасса бати- и мезопелагических рыб и кальмаров (Хоружий и др., 2013; Хоружий, Найденко, 2014; Шунтов, 2016a; Ivanov, Khoruzhiy, 2019). В верхней эпипе-

лагиали, помимо этого, отмечается большое количество молоди разных видов nekтона. В связи с различным количественным соотношением данных групп nekтона в рассматриваемый период лет выделены годы: 1) с доминированием бати- и мезопелагических рыб и НБ-СТ-Т-рыб (2004 г.); 2) бати- и мезопелагических рыб (2006–2008, 2011 и 2013 гг.); 3) с высокой долей лососей (35–46 % общей биомассы nekтона, 2009–2010 и 2012 гг.) и 4) с явным доминированием НБ-СТ-Т-рыб (2014–2018 гг.) (рис. 2). В 2017 и 2018 гг. биомасса бати- и мезопелагических рыб была также высокой, но эти годы отнесены к «сардино-скумбриевому» типу лет, так как в nekтоне доминировали НБ-СТ-Т-рыбы, миграции которых в июне, как правило, только начинались.

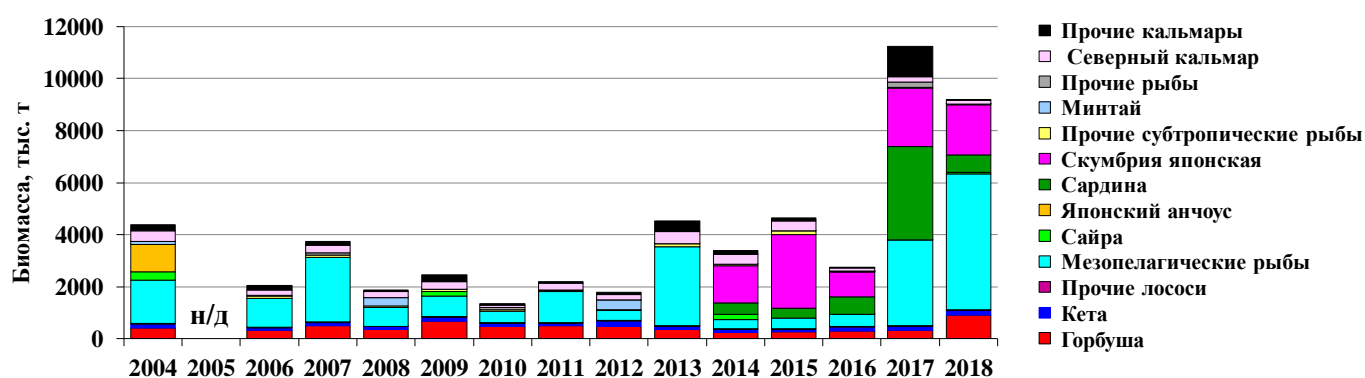


Рис. 2. Состав и биомасса (тыс. т) nekтона в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.: н/д — нет данных

Общая биомасса рыб и кальмаров в 2004–2018 гг. изменялась от 1,3 до 11,2 млн т, составляя в среднем 4,0 млн т. В 2004–2013 гг. в глубоководных районах (8, 10 и 13-й) плотность nekтона составила 3,6 т/км², а в «сардино-скумбриевые» 2014–2018 гг. она возросла в 3,0 раза. Среднегодовое (за 2004–2018 гг.) значение плотности nekтона для всей акватории оценена в 3,8 т/км².

Анализ пространственного распределения nekтона показал, что районы и время миграций и нагула его основных видов и групп перекрываются лишь частично. Массовые миграции НБ-СТ-Т-рыб начинаются во второй половине июня и начале июля и главным образом в южную часть обследованной акватории, и только в июле-августе они распространяются севернее. В это время основная масса половозрелых лососей уже заканчивает миграции через прикурильские и прикамчатские районы.

Значительная протяженность обследованной акватории от южных Курильских островов до восточной Камчатки и от берега в открытые океанические воды, а также высокая динамичность вод и пестрота океанологических условий определяют разнообразный состав кормовой базы nekтона, пространственную и временную ее изменчивость. Летом 2004–2018 гг. биомасса зоопланктона в разных биостатистических районах изменялась от 218 до 4292 мг/м³ в верхнем 50-метровом слое эпипелагиали и от 98 до 2229 мг/м³ в слое 0–200 м (рис. 3).

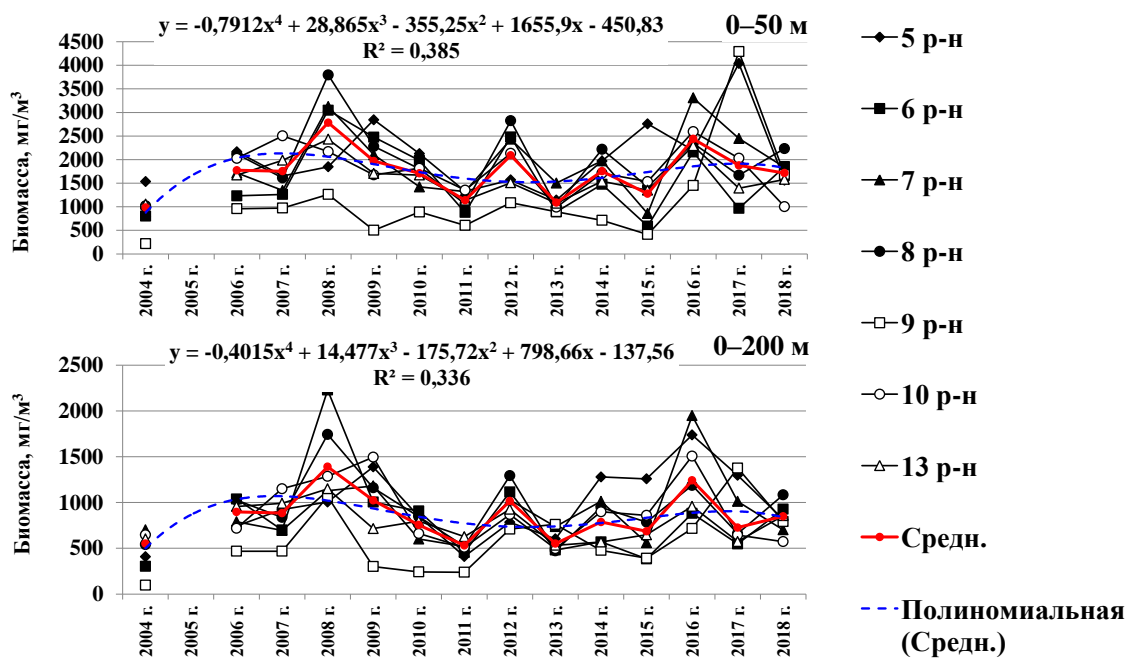


Рис. 3. Межгодовая динамика биомассы (мг/м^3) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в разных биостатистических районах тихоокеанских вод Курильских островов и восточной Камчатки летом 2004–2018 гг. (Средн. — средняя биомасса, рассчитанная для всей акватории с учетом площади каждого из районов)

В межгодовой динамике биомассы в среднем для всей акватории отмечены 2–3-кратные колебания в слое 0–50 м и 4–5-кратные в слое 0–200 м. Повышенное обилие зоопланктона в обоих слоях эпипелагиали в исследуемый период лет чаще всего наблюдалось в четные годы и было обусловлено изменениями биомассы копепод. Среднемноголетний за 2004–2018 гг. запас зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 50–200 м данного региона оценен в 91,5 и 85,4 млн т (табл. 1). Из этих оценок следует, что из общего запаса зоопланктона, учтенного в слое эпипелагиали 0–200 м, 52 % сосредоточено в верхнем 50-метровом слое, в котором обитает и нагуливается большинство массовых видов рыб и кальмаров.

Таблица 1

Запас (млн т) зоопланктона в разных слоях эпипелагиали в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Слой воды	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	Средн. ± SE
Запас, млн тонн															
0–50 м	51,1	83,6	77,4	130,0	103,1	105,1	54,1	113,4	72,0	106,4	62,7	133,8	90,1	98,6	91,5 ± 7,0
50–200 м	59,5	77,4	78,0	123,1	111,0	81,9	46,3	106,6	73,6	83,4	71,9	134,1	49,4	97,7	85,4 ± 7,0
Доля (%)															
0–50 м	46	52	50	51	48	56	54	52	49	56	47	50	65	50	52
50–200 м	54	48	50	49	52	44	46	48	51	44	53	50	35	50	48

Существенную часть зоопланктонных ресурсов составляли копеподы. Запас этой группы по среднемноголетним данным оценен в 54 и 44 млн т соответственно в слоях 0–50 и 50–200 м. Запас других групп – сагитт, эвфаузиид и амфипод – был ниже: в слое 0–50 м – 19, 7 и 1 млн т, а в слое 50–200 м – 30, 2 и 1 млн т.

С учетом продукции среднемноголетнее за 2004–2018 гг. обилие планктонной части 1–3-го TL уровней в эпипелагиали (0–200 м) обследованной акватории оценено для летнего периода в 3563 млн т сырого вещества. Среднемноголетняя величина продукции только 2–3-го TL уровней в слое эпипелагиали 0–50 м составила 298 млн т. В межгодовой динамике наиболее высокая продукция зоопланктона отмечалась в 2008 и 2016 гг., а пониженная — в 2004 и 2011 гг. (рис. 4), что обусловлено межгодовой динамикой обилия массовых видов копепод и эвфаузиид.

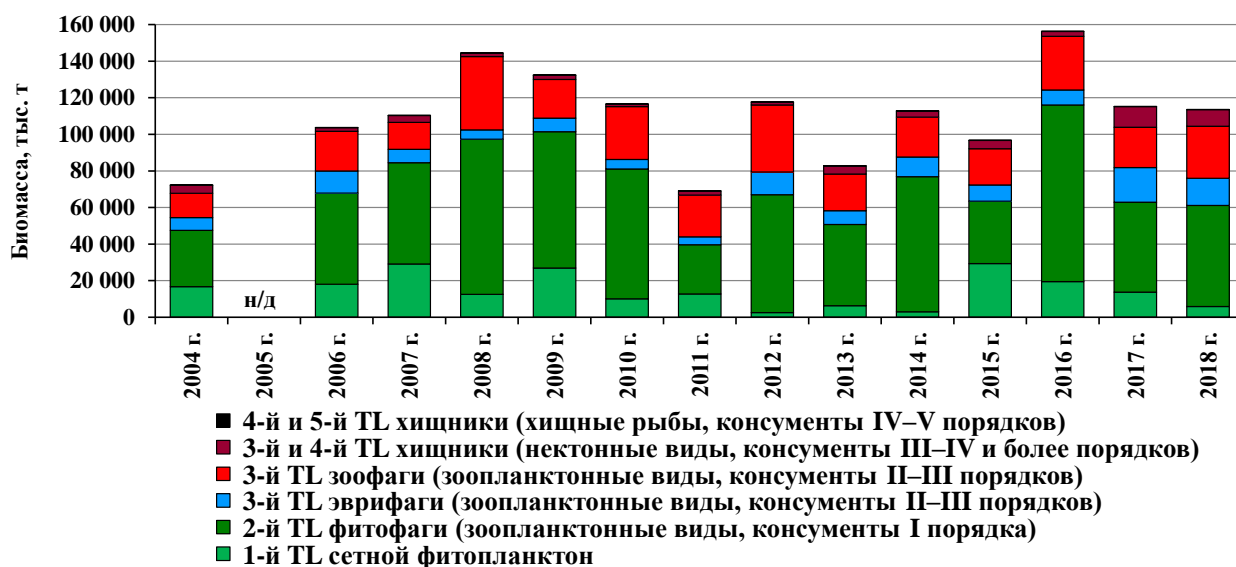


Рис. 4. Биомасса (тыс. т) элементов разных трофических уровней в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.: TL — трофический уровень, н/д — нет данных (исследования в 2005 г. не проводились)

Обобщение значительного количества опубликованных материалов по питанию планктона позволило выделить три трофические группировки зоопланктона и проанализировать межгодовую динамику их обилия. Летом в планктонных сообществах тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки доминировала функциональная группировка «преимущественно фитофаги» (рис. 4), представленная главным образом растительноядными копеподами. Среднемноголетняя доля фитофагов в слое 0–50 м составила 62 %, а «преимущественно зоофагов» и эврифагов — 27 и 11 %. В слое 0–200 м доля этих функциональных групп оценена соответственно в 56, 35 и 9 %. За период с 2004 по 2018 г. значительных межгодовых изменений в соотношении хищного и нехищного планктона, свидетельствующих о серьезных перестройках в структуре планктонных сообществ данного региона, отмечено не было.

Кроме зоопланктона, кормовую базу рыб и кальмаров здесь формирует молодь нектона с длиной тела и размерами мантии до 4 см (Заволокин, 2014). В 2004–2018 гг. обилие молоди нектона, рассчитанное только по данным траловых уловов, не превышало 251 тыс. т. Однако рыбы и кальмары потребляют не только молодь нектона, но и его различные мелкоразмерные виды. Общий запас молоди и мелкораз-

мерных видов nekтона в верхней эпипелагиали данного региона летом 2004–2018 гг. изменялся от 0,5 до 5,7 млн т, составив в среднем 1,9 млн т.

Таким образом, несмотря на динамику обилия и пространственную неоднородность распределения, суммарная биомасса зоопланктона и мелкоразмерного nekтона достигает в верхней эпипелагиали значительной величины — в среднем 93,5 млн т. Полученные оценки биомассы и продукции зоопланктона, обилия мелкоразмерного nekтона и анализ их многолетней динамики, свидетельствуют о стабильно высоком уровне запасов кормовых ресурсов для рыб и кальмаров в данном регионе.

В настоящем исследовании проведен анализ трофических характеристик массовых видов nekтона, определены их тип питания и трофические уровни. По количественному составу рациона массовые виды nekтона разделены на 3 основные группы: планктонофаги, nekтонофаги и эврифаги (рис. 5). Независимо от трофической принадлежности у всех исследованных рыб и кальмаров отмечены как избирательность, так и высокая пластичность питания. Избирательность и размерная селективность питания обуславливали расхождение пищевых спектров nekтона: из 1245 пар разных его видов и размерных групп 840 имели пищевое сходство ниже 50 % (в том числе и нулевое). За счет пластичности питания общее число пищевых связей (включая главные, второстепенные и случайные) массовых видов рыб и кальмаров было высоким (около 300), что определило связность пищевой сети на уровне 0,32. Отмеченные трофические характеристики являются важным моментом пищевых отношений nekтона, так как способствуют снижению пищевой конкуренции и позволяют использовать широкий спектр пищевых ресурсов, имеющихся в районах его нагула.

Эффективность использования пищевых ресурсов не только зависит от видовых особенностей питания рыб и кальмаров, но и обусловлена совокупностью таких факторов, как обилие, доступность, динамичность во времени и дискретность в пространственном распределении кормовых объектов, что в предлагаемой работе рассмотрено довольно подробно. Так, в годы исследований наиболее высокая доля копепод в питании рыб отмечалась в глубоководных 8 и 13-м районах, в которых биомасса этих рачков в планктоне была обычно выше, чем в других. Но в этих же районах при повышении обилия других важных кормовых групп потребление копепод снижалось. В 2014–2018 гг., когда в рассматриваемом регионе биомасса эвфаузиид и гипериид была повышенной, их доля в рационе лососей увеличивалась. Однако синхронное изменение обилия кормовых объектов и их доли в питании nekтона наблюдалось не во всех случаях, в связи с чем получены низкие (r от 0,22 до 0,36) коэффициенты корреляции между этими показателями. В 2006, 2009, 2015 и 2018 гг. у лососей отмечалась пониженная (по сравнению со среднемноголетней) интенсивность питания

(рис. 6), но корреляционная связь между запасом зоопланктона (наиболее важных кормовых групп) и накормленностью рыб (разных видов и размерных групп) также была слабой (r не более 0,1). Приведенные примеры указывают на то, что связи между рассматриваемыми показателями не являются однофакторными.

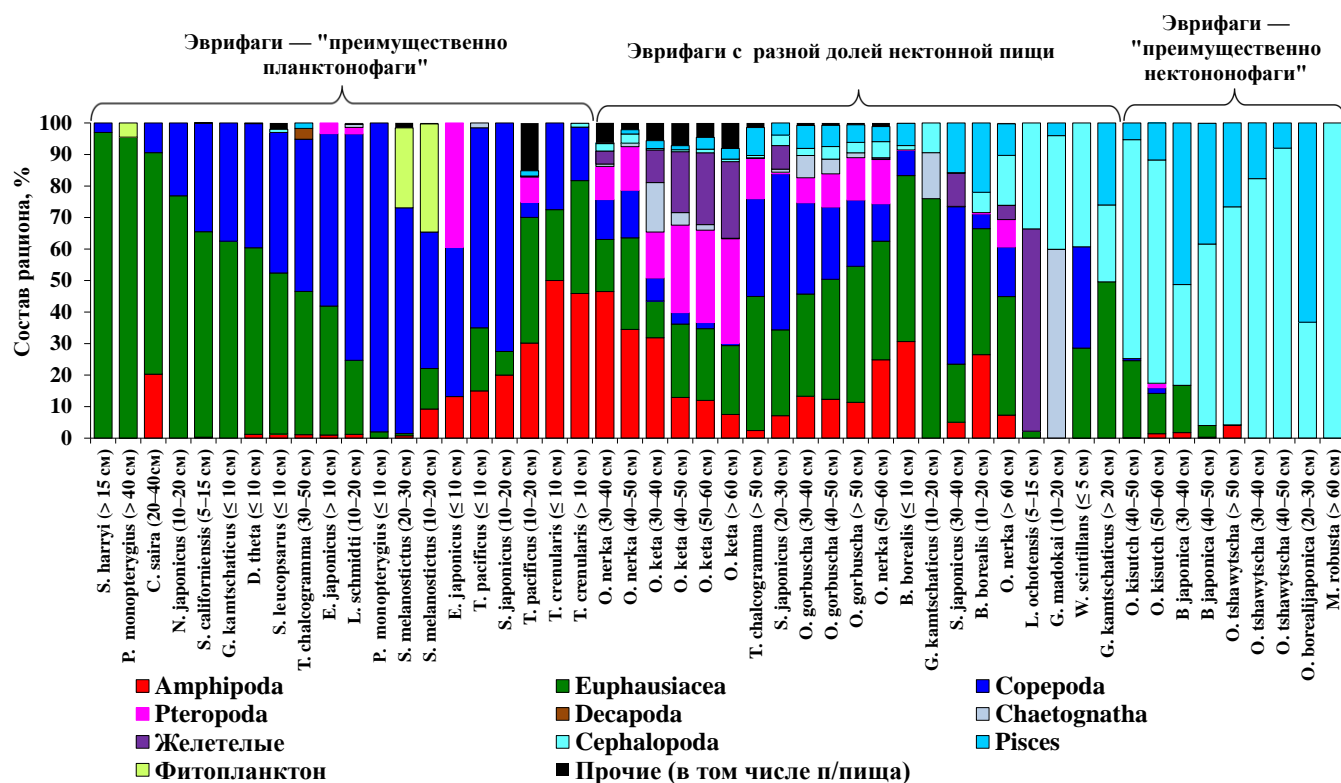


Рис. 5. Среднеголетний состав пищевого рациона массовых видов рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

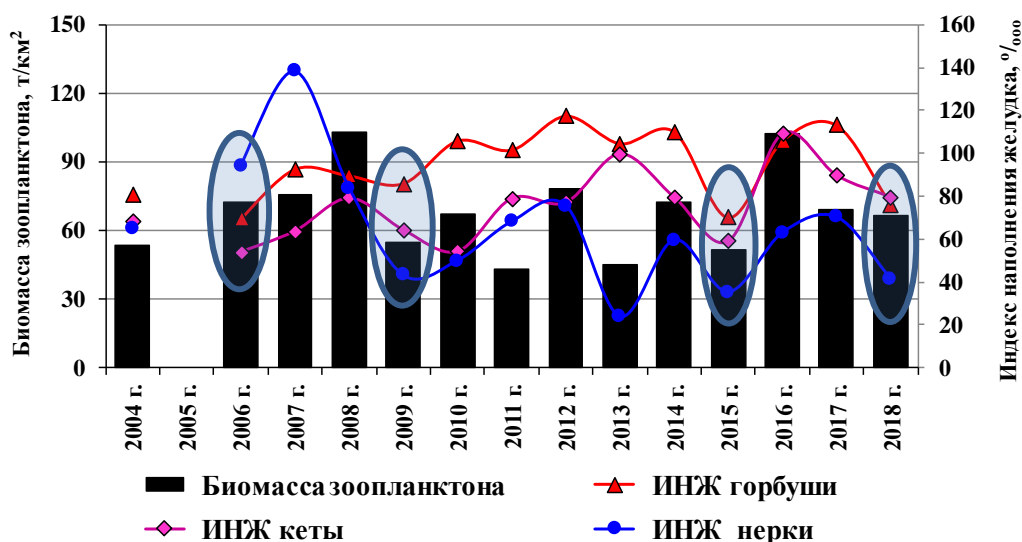


Рис. 6. Межгодовая динамика интенсивности питания (ИНЖ, ‰) лососей и биомассы ($\text{т}/\text{км}^2$) 4 групп зоопланктона (копепод, эвфаузиид, амфипод и птеропод) в верхней эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2004–2018 гг.

Главные потоки вещества к nekтону формировались копеподами и эвфаузидами (в качестве примера приведена схема 2018 г., рис. 7), среднеголетняя совокупная доля которых в общем потреблении пищи достигала 70 %. Доля амфипод составляла 12 %, а

прочего зоопланктона и нектонной пищи, образующих второстепенные потоки, — соответственно 10 и 8 %. Заметную долю в пищевой сети имели связи «фитопланктон → сардина», «сардина → скумбрия» и «молодь скумбрии → взрослая скумбрия».

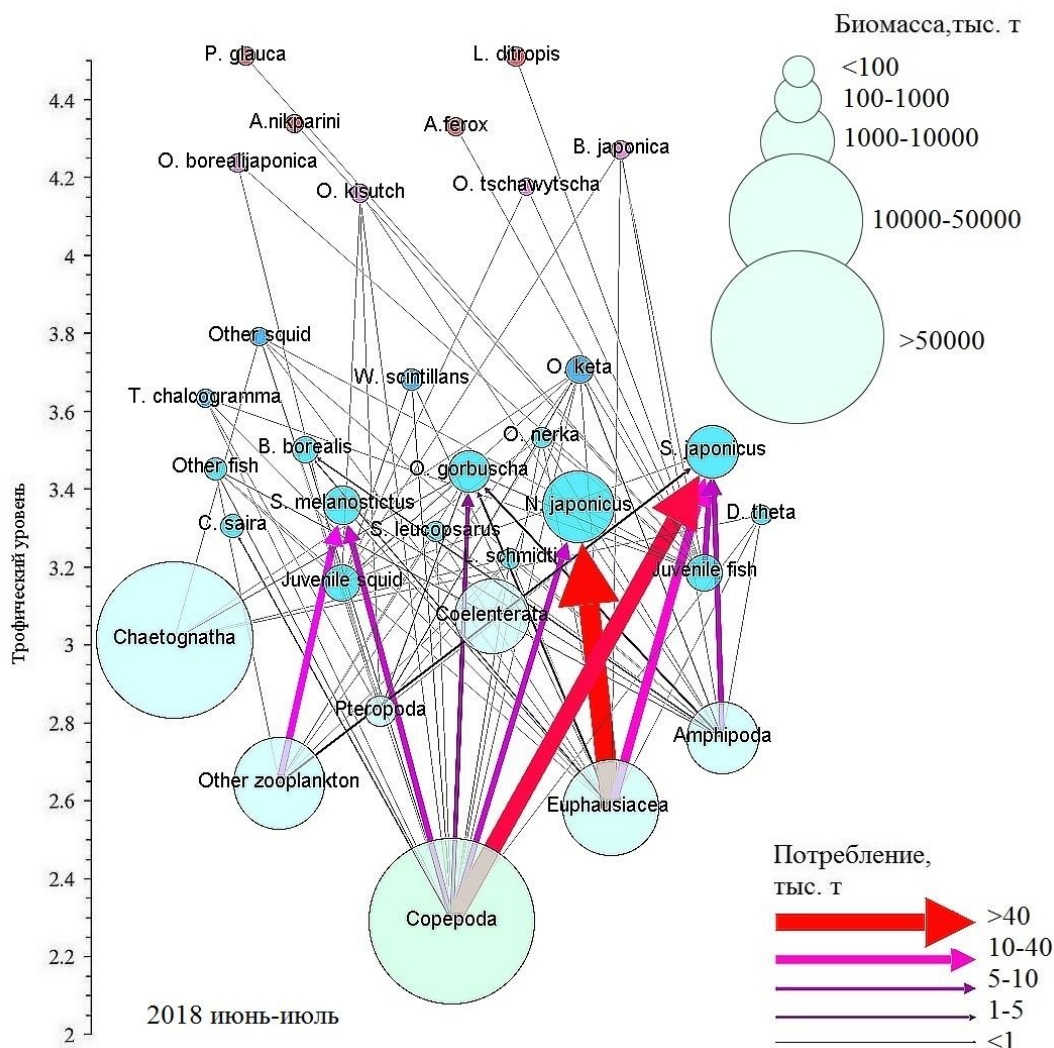


Рис. 7. Схема пищевых связей зоопланктона и нектона в верхнем слое эпипелагиали тихоокеанских вод Курильских островов и Камчатки летом 2018 г.

В 2004–2013 гг. суточное потребление ресурсов оценено в среднем в 72,5 тыс. т, а в 2014–2018 гг. оно увеличилось в 3 раза (до 220 тыс. т). При доминировании в нектоне японского анчоуса и миктофид диаф-тета (*Diaphus theta*) и японского нотоскопела (*Notoscopelus japonicus*) (в 2004 г.), основные потоки вещества на верхние TL поступали главным образом через эвфаузиид (составляющие в общем потреблении пищи 45 %) и копепод (26 %). В годы повышенного обилия мезопелагических рыб и лососей (например, 2007 г.) копеподы и эвфаузииды выедались почти в равном количестве (40 и 36 %). При высокой доле в нектонном сообществе лососей и кальмаров (например, в 2009 г.), в большом количестве потреблялись эвфаузииды (37 %), молодь нектона (20 %), копеподы (21 %), также гиперииды (7 %). В годы, когда скумбрия и сардина были главными потребителями кормовых ресурсов, перенос вещества к нектону через копепод был выше, чем через эвфаузиид. Схемы трофиче-

ских связей (представленные в рукописи) наглядно демонстрируют изменчивость объемов и путей поступления вещества с низших на верхние ТЛ в зависимости от состава и обилия рыб и кальмаров (консументов верхних ТЛ). За счет совокупности разнообразных пищевых связей и распределения потоков вещества между разными ТЛ формируется и поддерживается трофическая структура нектонного сообщества.

Глава 4. Трофическая структура нектонных сообществ верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта в зимне-весенний период

В данной главе проанализированы материалы о зимне-весеннем состоянии планктонных и нектонных сообществ, трофических взаимоотношениях планктона и нектона и рассчитаны объемы потребления рыбами и кальмарами пищевых ресурсов. Полученные результаты исследований использованы для оценки пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей в зимне-весенний период в океане.

В зимне-весенний период 2009–2011 гг. основу нектонного сообщества верхней эпипелагиали зоны САФ формировали главным образом тихоокеанские лососи, мезопелагические рыбы (в основном сем. Mусторhidae), кальмары, а в трансформированных субтропических водах — субтропические рыбы (в период исследований японский анчоус) (табл. 2). Биомасса нектона составляла 0,6 т/км² и была в среднем в 6 раз ниже, чем летом в тихоокеанских водах Курильских островов.

Таблица 2

Биомасса (тыс. т) рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали в западной и центральной частях зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2009–2011 гг.
(Найденко, Темных, 2016; Найденко, Хоружий, 2017; с изменениями)

Вид и группа нектона	Зона Субарктического фронта			
	Центр. часть	Западная часть		
	Февраль-март 2009 г.	Март-апрель 2009 г.	Февраль-март 2010 г.	Февраль-апрель 2011 г.
Лососи, из них:	65,2	270,7	57,7	77,0
Горбуша	20,0	208,5	24,5	35,2
Кета	16,0	44,8	22,1	31,4
Нерка	15,9	16,7	10,9	10,3
Прочие лососи	13,3	0,7	0,2	0,1
Мезопелагические рыбы	20,9	428,7	64,7	66,4
Японский анчоус	+	+	288,7	+
Прочие рыбы	37,8	19,0	7,6	5,4
Все рыбы	123,9	718,4	418,7	148,8
Северный кальмар	193,5	204,3	125,1	98,0
Прочие кальмары	58,6	81,0	18,8	88,6
Все кальмары	252,1	285,3	143,9	186,6
Все рыбы и кальмары	376,0	1003,7	562,6	335,4
Площадь, тыс. км ²	824,8	994,9	956,5	916,21
Биомасса, т/км²	0,5	1,0	0,6	0,4

Оценки биомасс зоопланктона, полученные в зимне-весенний период 2009–2011 гг. в зоне САФ, отличаются от летних и осенних в открытых водах СЗТО. Но

не так значительно, как, например, это указывается в ряде работ японских исследователей (Sugimoto, Tadokoro, 1998; Nagasawa, 1999, 2000; Nagasawa et al., 1999), по данным которых зимняя биомасса зоопланктона в океане составляет всего 20–29 мг/м³ или 10 % от его летнего количества. По нашим данным биомасса зоопланктона (в зависимости от сроков проведения исследований) в западной части зоны САФ изменялась от 588 до 1254 мг/м³ в слое 0–50 м и от 470 до 839 мг/м³ в слое 0–200 м, а в центральной части (приалеутские воды) в этих слоях составляла соответственно 369 и 339 мг/м³ (рис. 8). Запасы зоопланктона в слое эпипелагиали 0–200 м в центральной и западной частях зоны САФ оценены соответственно в 60 и 127 млн т (или 68 и 133 т/км²). Из них около 35 % сосредоточено в верхнем 50-метровом слое.

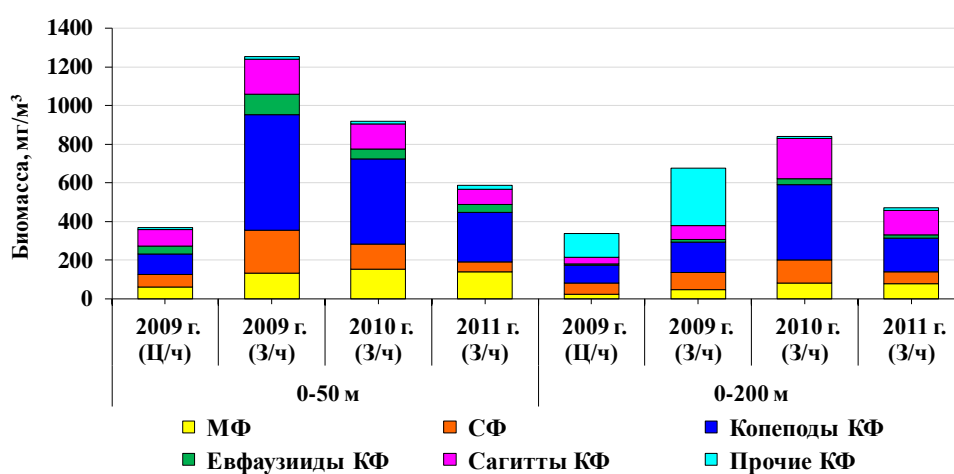


Рис. 8. Биомасса зоопланктона (мг/м³) в эпипелагиали САФ в зимне-весенний период 2009–2011 гг.: МФ — мелкая фракция, СФ — средняя фракция, КФ — крупная фракция; Ц/ч — центральная часть САФ, З/ч — западная часть САФ (Найденко, Темных, 2016; Найденко, Хоружий, 2017; с изменениями)

Основу биомассы зоопланктона составляла крупная фракция, но ее доля по сравнению с летним периодом была ниже и варьировала в слое 0–50 м пределах 66–72 %, а в слое 0–200 м составляла 70–80 %. Среди крупноразмерного планктона в обоих слоях эпипелагиали доминировали копеподы, эвфаузииды и сагитты, а в слое 0–200 м кроме этого кишечнотелостные (гребневики и медузы) и полихеты.

В данной главе проанализирована динамика биомассы разных видов копепод и эвфаузиид с учетом обилия их разных стадий в эпипелагиали в феврале-апреле. Как в зимнем, так и в весеннем планктоне среди копепод доминировали бореальные виды *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus* (+ *N. flemingeri*), *Eucalanus bungii* и *Metridia pacifica*, представленные копеподами разных стадий, а из эвфаузиид — *Euphausia pacifica*, *Thysanoessa longipes* и *Th. inspinata* разных размерных групп. Обилие копепод в поверхностном слое эпипелагиали имеет сезонную зависимость (различную у разных видов и генераций), связанную с опусканием рачков в мезопелагиаль для размножения в осенне-зимний период (у некоторых генераций раньше), и подъемом

их ранних стадий в верхние слои эпипелагиали в конце зимы и весной (Гейнрих, 1961, 1993; Бродский, 1983; Чучукало и др., 1989; Terazaki, 1994; Шебанова, 1997; Кузнецова и др., 2011б). У эвфаузиид нерест проходит весной в верхней эпипелагиали с дальнейшим опусканием части взрослых рачков на глубину, но науплии живут в верхнем 25-метровом слое воды, а калиптопис и особенно фурцилии опускаются до 50 и 100 м (Дробышева, 1985; Пономарева, 1990).

В районе исследований общая биомасса копепод в верхнем слое эпипелагиали от февраля к апрелю увеличивалась в среднем в 2 раза. При этом в центральной части САФ дневные биомассы (за счет молодежи) были выше ночных (рис. 9).

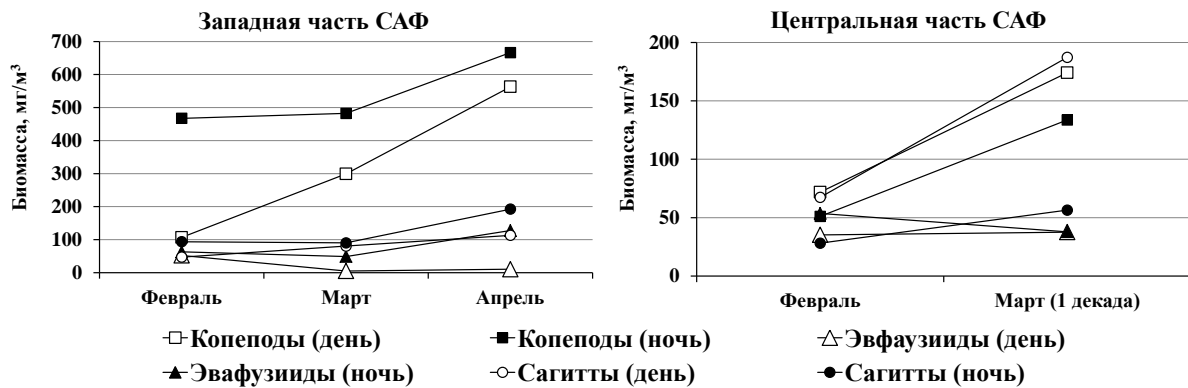


Рис. 9. Динамика среднемесячных значений биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) основных групп зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали в западной и центральной частях зоны САФ в феврале-апреле 2009–2011 гг.

Существенно с февраля по апрель возрастала и среднемесячная биомасса эвфаузиид *Th. inspinata* и *E. pacifica*, в то время как биомасса эвфаузииды *Th. longipes*, напротив, от февраля к апрелю снижалась в среднем в 2 раза в связи с опусканием в весенние месяцы части взрослых рачков этого вида на глубину. Обилие сагитт увеличивалось к апрелю (более чем в 2 раза).

За счет различий в сроках нереста, развития и нахождения в верхних слоях эпипелагиали разных видов (и различных стадий) эвфаузиид и копепод катастрофического снижения запасов зоопланктона зимой-весной в верхней эпипелагиали не происходит, и здесь создаются вполне благоприятные кормовые условия для рыб и кальмаров, особенно в весеннее время. Об этом свидетельствуют доминирование излюбленных кормовых объектов в составе пищевых рационов рыб и кальмаров, а также их средняя и высокая интенсивность питания.

Пространственные отличия зимне-весеннего состояния планктонных сообществ отражались на питании nekтона, определяя структуру трофических связей «планктон → nekтон». Например, в 2009 г. в западной части района исследований при повышенном обилии и доступности копепод эта группа доминировала в рационе рыб, в частности лососей, а в центральной части в феврале наиболее потребляемой группой были эвфаузииды (рис. 10).

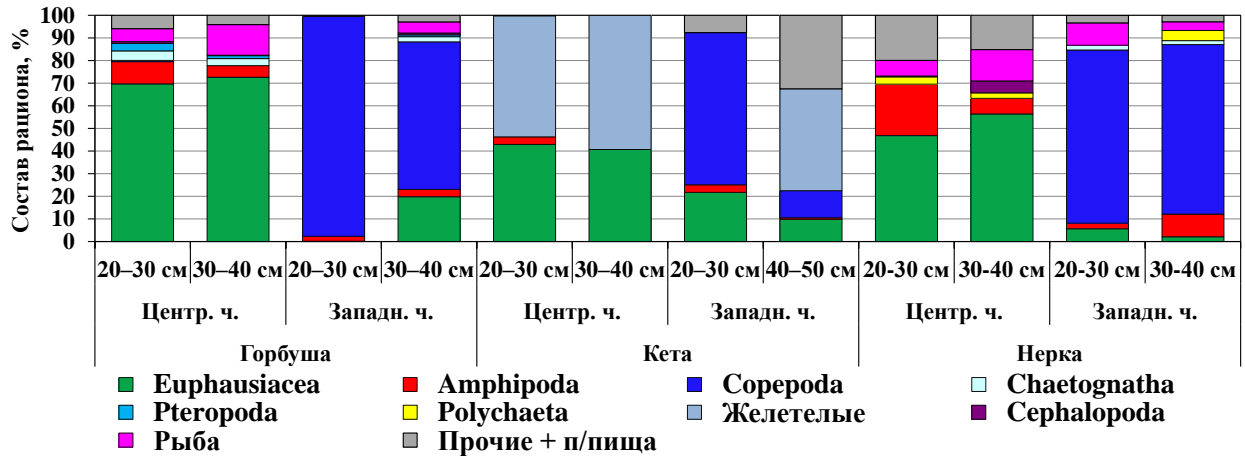


Рис. 10. Состав рациона лососей в верхнем слое эпипелагиали в западной и центральной частях зоны САФ в феврале-апреле 2009 г.

Несмотря на доминирование массовых кормовых объектов в рационе рыб и кальмаров, отмечено расхождение состава их пищи. В то же время сравнение питания и кластерный анализ показали высокое пищевое сходство (80–90 %) горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) размером 20–30 и 30–40 см, кеты (*O. keta*) 20–30 и нерки (*O. nerka*) 40–50 см.

Анализ материалов по питанию лососей, собранных в зимне-весенний период, показал заметные отличия накормленности разных видов и размерных групп этих рыб. Относительно невысокую интенсивность питания (ИНЖ от 25 до 70 ‰) имели средне- и крупноразмерные кета и нерка. У горбуши размерных групп 20–30 и более 30 см средние ИНЖ составили соответственно 93 и 108 ‰, а в апреле — 104 и 127 ‰. Но в некоторых случаях у этого вида отмечалась гиперфагия, когда ИНЖ достигали 300–600 ‰ (рис. 11). Мелкая кета и кижуч имели более высокую накормленность, чем молодь нерки. Факт, что при одинаковом уровне обеспеченности пищей лососи имеют разную накормленность, свидетельствует о том, что не кормовые условия являются причиной изменения интенсивности питания в зимний период. Выявленные различия, вероятно, обусловлены отличиями в физиологии и жизненных стратегиях разных видов данной группы рыб.

В период исследований в зоне САФ главными консументами 3–4-го ТЛ были лососи, кальмары и миктофиды, а в субтропических трансформированных водах, кроме них, субтропические рыбы.

Объемы суточного потребления пищи этими группами nekтона варьировали от 6 до 28 тыс. т (или от 0,007 до 0,028 т/км²), составляя в среднем 19 тыс. т. Зимне-весенние показатели оказались ниже летних в среднем в 4,5 раза за счет низкой биомассы потребителей в зоне САФ в этот период. Наибольшее количество пищи к консументам верхних ТЛ поступало через copepod, эвфаузиид и гипериид. Хетогнаты, мелкий nekтон, желетельный планктон и птероподы формировали второстепенные потоки. В целом трофическая структура nekтона в зимне-весенний период в океане характеризуется низкой биомассой

потребителей и отсутствием пищевых связей, которые в весовом выражении составляли бы $\geq 0,01$ т/км². В то же время отмечаются большое число пищевых связей нектона, значительная разветвленность и связность пищевой сети.

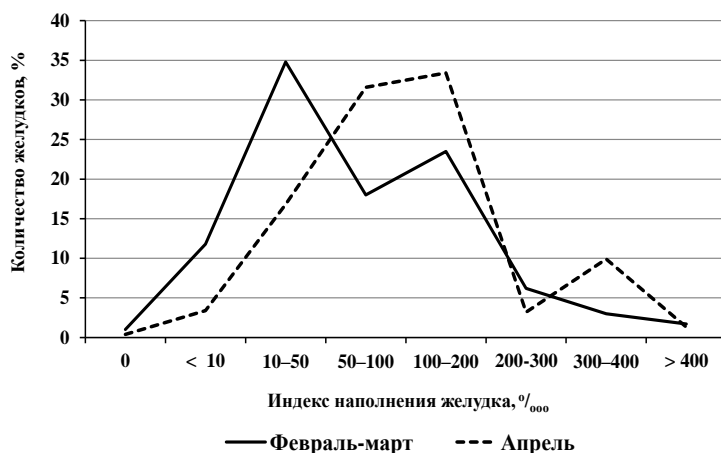


Рис. 11. Динамика интенсивности питания горбуши в феврале-апреле 2009–2011 гг. в зоне Субарктического фронта (Найденко, Темных, 2016)

Глава 5. Трофическая структура нектонных сообществ верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в летний и осенний периоды

Целью данной главы является анализ межгодовой и сезонной динамики планктонных и нектонных сообществ верхнего слоя эпипелагиали, анализ трофических отношений нектона и оценка объемов потребления пищи при различном его обилии в летне-осенний период 2002–2020 гг. в разных районах Берингова моря.

Для нектонных сообществ верхнего слоя эпипелагиали глубоководных и шельфовых берингоморских районов характерны выраженная межгодовая и сезонная изменчивости (Радченко, 1994; Шунтов, 2016а; Сомов, 2017). Из имеющегося ряда летних наблюдений наиболее высокая биомасса нектона в глубоководных котловинах наблюдалась в 2003, 2007 и 2009 гг., когда в нектонном сообществе доминировали кета, горбуша, северный кальмар (*Boreoteuthis borealis*) и в меньшей степени мезопелагические рыбы, а в наваринском районе — в 2003 и 2015 гг., при высоком обилии минтая и кеты. Низкую биомассу рыб и кальмаров одновременно в трех районах отмечали в 2013 г. (табл. 3).

Таблица 3

Межгодовая динамика состава и биомассы (тыс. т) рыб и кальмаров в верхнем слое эпипелагиали западной части Берингова моря летом в 2003–2015 гг.

Район	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.
Командорская котловина	306	406	544	561	268	92	228
Западная часть Алеутской котловины	627	310	305	455	261	69	322
Наваринский район	105	50	14	12	68	3	271

Осенью, при массовых миграциях минтая из восточной части моря в российские воды, а также высокой численности лососей или появлении урожайных поко-

лений некоторых видов рыб (сельди *Clupea pallasii*, северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius*, трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*), межгодовые вариации обилия nekтона могут быть довольно значительными (табл. 4). В межгодовых изменениях обилия nekтона ведущую роль играли лососи и минтай.

Таблица 4

Межгодовая динамика состава и биомассы (тыс. т) рыб и кальмаров в верхнем слое эпипелагиали западной части Берингова моря **осенью** в 2002–2020 гг.

Район	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.*	2018 г.*	2019 г.*	2020 г.*
Командорская котловина	671	460	251	478	347	564	352	227	334	251	370	151	241	197	218
З/ч Алеутской котловины	1458	368	253	492	276	314	254	150	369	273	Н/д	18	160	118	132
Наваринский район	15	191	29	40	26	57	134	Н/д	30	11	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д

* Обследовалась не вся площадь западной части Алеутской котловины; Н/д — нет данных.

В ряде работ (Нектон..., 2006; Шунтов, 2016а; и др.) на материалах комплексных экспедиций, проводимых ТИНРО в западной части Берингова моря начиная с 1982 г., показано, что обилие nekтона от лета к осени в верхней эпипелагиали увеличивается в некоторых районах в несколько раз. В настоящем исследовании сезонная динамика видового состава и обилия nekтона рассмотрена для трех периодов, выделенных А.А. Сомовым (2017) в зависимости от сроков миграций массовых видов рыб и кальмаров: с I декады июня по II декаду июля — раннелетний; с III декады июля по II декаду сентября — летний и с III декады сентября по октябрь — осенний. Анализ подекадных количественных показателей nekтона показал, что максимальное его обилие в глубоководных котловинах отмечалось в летний период, а в наваринском районе — в летний и осенний (рис. 12).

Сезонная изменчивость обусловлена разными сроками миграций и нагула в этих районах лососей (половозрелых, разноразмерных нагульных неполовозрелых рыб и покатников), молоди и взрослых особей кальмаров, северного одноперого терпуга, трехиглой колюшки, минтая и сельди. При одновременном нагуле этих массовых видов и групп nekтона (и их размерно-возрастных групп) нагрузка на кормовые ресурсы рассматриваемых районов увеличилась бы в несколько раз.

Существенная межгодовая и сезонная вариабельность отмечалась также и в составе и обилии кормовой базы (зоопланктона, молоди и мелкоразмерного nekтона). Межгодовые изменения обилия зоопланктона в летний и осенний периоды в разных районах составляли 2–3 раза в слое 0–50 м и 4–5 раз в слое 0–200 м, за исключением очень теплого 2015 г. (табл. 5 и 6).

В данной главе подробно описано, что в некоторые годы, особенно выделяющиеся по аномалиям климатических показателей (теплые или холодные), увеличи-

валось обилие зоопланктонных видов, принадлежащих к тепловодным или холодно-водным группировкам. Но даже в пределах одного типа лет изменчивость в обилии этих видов была существенной, что свидетельствует о динамичности среды обитания планктёров и многофакторном влиянии на их количественное развитие. Тем не менее, в западной части моря повышение общей биомассы планктона происходило чаще всего в теплые годы, а сагитт в холодные, что отмечается и другими исследователями (Волков, 2012а–в, 2016а, б; Дулепова, 2013; Шебанова, 2016а).

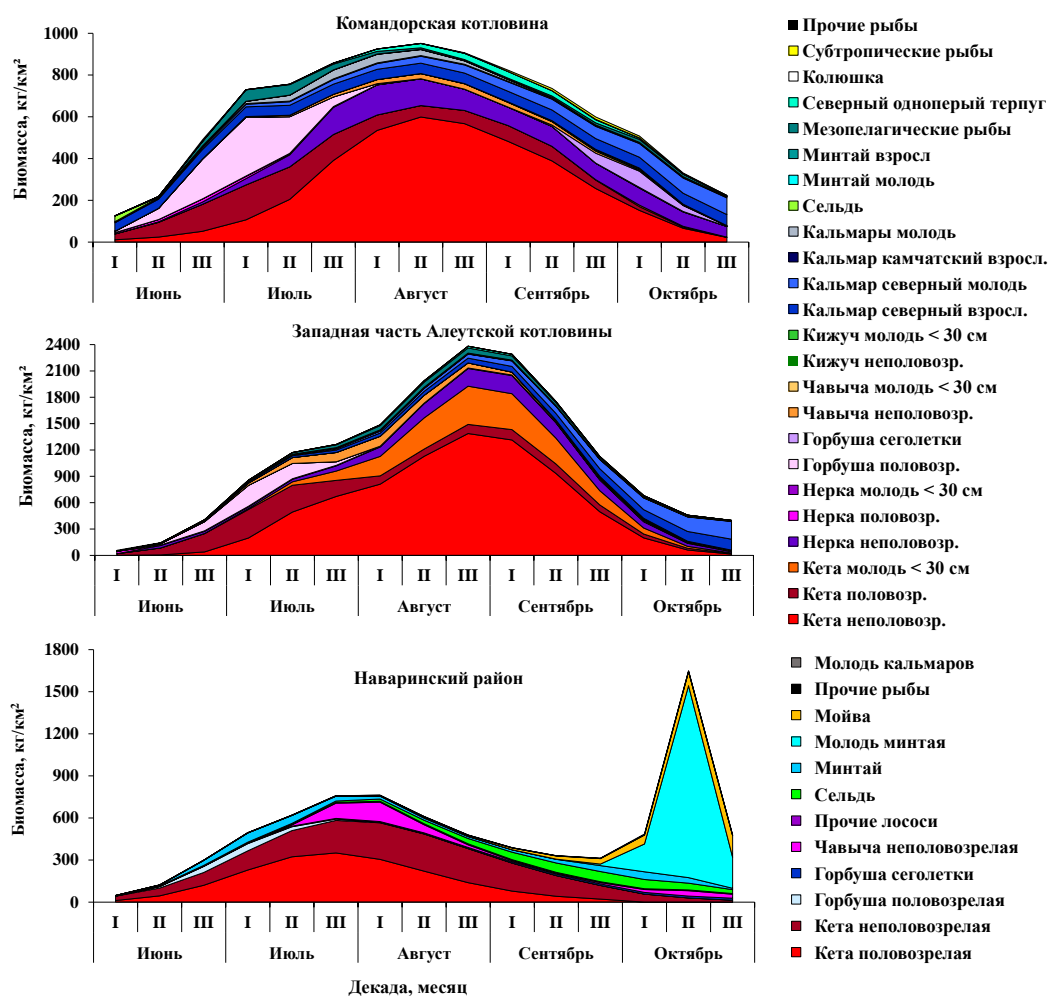


Рис. 12. Подекадная динамика обилия ($\text{кг}/\text{км}^2$) рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали глубоководных котловин и наваринского района Берингова моря (Найденко, Сомов, 2019)

Таблица 5

Межгодовая динамика состава и биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в западной части Берингова моря летом в 2003–2015 гг.

Район	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Средн. \pm SE
0–50 м								
Командорская котловина	1 823	1 568	1 174	1 067	1 167	1 287	2 215	1471 \pm 159
З/ч Алеутской котловины	1 557	1 948	826	1 538	1 328	1 282	5 634	2016 \pm 616
Наваринский район	345	867	968	521	980	942	1 901	932 \pm 186
0–200 м								
Командорская котловина	868	731	492	529	646	733	1 017	717 \pm 70
З/ч Алеутской котловины	684	802	569	731	951	856	2 520	1016 \pm 255
Наваринский район	692	707	476	855	1 283	737	1 495	893 \pm 137

Межгодовая динамика состава и биомассы (мг/м³) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в западной части Берингова моря осенью в 2002–2020 гг.

Район	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.*	2018 г.*	2019 г.*	2020 г.*	Средн. ± SE
0–50 м																
Командорская котловина	1 769	1 277	723	965	1 131	1 336	701	1 245	840	1 145	876	1 295	–	811	1 218	1095 ± 79
З/ч Алеутской котловины	1 405	1 068	580	1 081	692	744	871	954	864	953	–	1 003	–	635	1 488	949 ± 75
Наваринский район	1 241	363	380	776	789	1 095	595	–	654	608	–	–	–	–	–	722 ± 98
0–200 м																
Командорская котловина	877	731	422	660	669	699	543	637	405	458	447	594	891	649	679	624 ± 39
З/ч Алеутской котловины	754	697	407	669	448	449	542	540	422	467	–	773	1 028	295	771	590 ± 53
Наваринский район	1 722	400	573	957	1 193	892	563	–	473	367	1 106	–	–	–	–	825 ± 137

* Обследовалась не вся площадь западной части Алеутской котловины.

Сезонный ход развития планктона в глубоководных котловинах характеризовался повышением его биомассы от раннего лета к лету и снижением осенью с I декады октября. Уменьшение было обусловлено сезонным перераспределением копепоид и хетогнат по вертикали, их выеданием и естественной элиминацией. На фоне снижения биомассы крупноразмерных копепоид отмечалось увеличение в течение летне-осеннего периода обилия крупноразмерных гипериид и эвфаузиид. Их максимальная биомасса наблюдалась в сентябре-октябре, при этом в слое 0–50 м обилие амфипод от раннего лета к осени увеличивалось в среднем в 5–6 раз, а эвфаузиид — в 2–6 раз. Что касается мелкого и среднеразмерного планктона, его максимальное обилие наблюдалось летом и снижалось осенью (рис. 13).

В наваринском районе осеннее увеличение количества эвфаузиид было более существенным. В целом сезонная динамика количества планктона на шельфе и в глубоководных котловинах имела заметные различия.

В трофической структуре планктона летом доминировали фитофаги, за исключением 2009 и 2013 гг., когда доля этой группы была низкой за счет увеличения обилия хищных гипериид и сагитт в холодный (и переходный) тип лет. Осенью, в связи с сукцессионными процессами, а также элиминацией, доля фитофагов снижалась, а доля зоо- и эврифагов увеличивалась (рис. 14). Такая тенденция отмечалась в обоих слоях эпипелагиали.

По нашим расчетам в верхнем 50-метровом слое в глубоководных котловинах летом и осенью находится значительное количество зоопланктонных ресурсов — 39 и 23 млн т, что составляет 50 и 45 % от запаса зоопланктона, учтенного в 200-метровом слое эпипелагиали. В наваринском районе запас зоопланктона в слое 0–50 м оценивается летом и осенью соответственно в 1,7 и 1,3 млн т, или 32 и 26 % от его количества в слое 0–200 м. Среднегодовалая величина продукции зоопланктона в

трех рассматриваемых районах в 50-метровом слое достигает значительной величины: летом 101 млн т, а осенью — 64 млн т, из которых на долю важных в кормовом отношении групп планктона приходится почти половина общих запасов планктона.

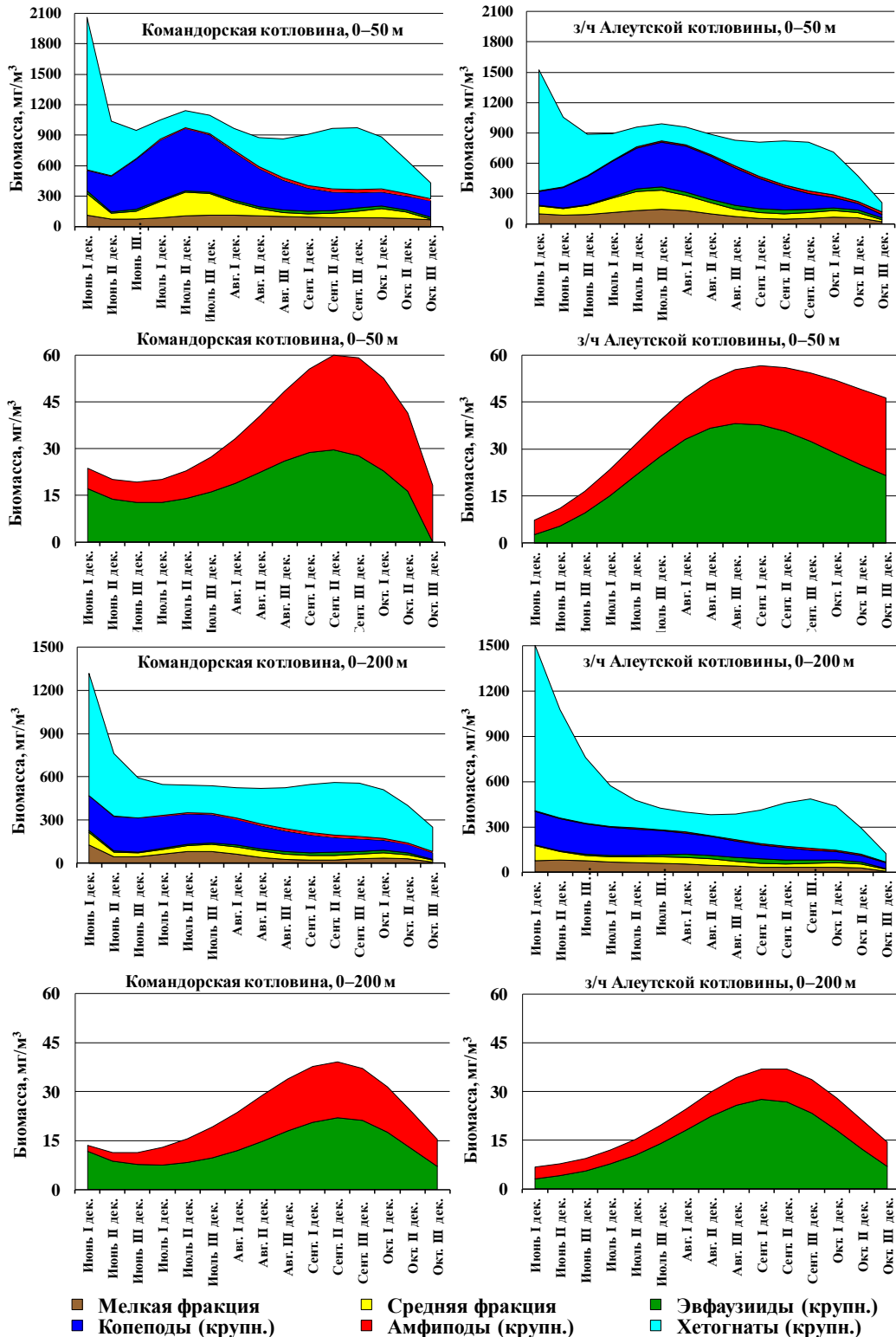


Рис. 13. Подекадная динамика биомассы ($\text{мг}/\text{м}^3$) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м глубоководных котловин Берингова моря (Найденко, Сомов, 2019)

Из анализа гидробиологических данных сделан вывод, что в межгодовой и сезонной динамике устойчивых тенденций изменения структуры и обилия планктонных сообществ в берингоморских районах в период с 2002 по 2020 г. не произошло.

Что касается молодежи и мелкоразмерных видов нектона, входящих в состав кормовой базы верхней эпипелагиали, то их запасы значительно меньше запасов зоопланктона и оцениваются в среднем в 47 и 76 тыс. т соответственно летом и осенью. Однако в периоды массового появления в данном слое молодежи нектона, его доля в рационе рыб и кальмаров возрастает, расширяя спектр потенциальных кормовых ресурсов.

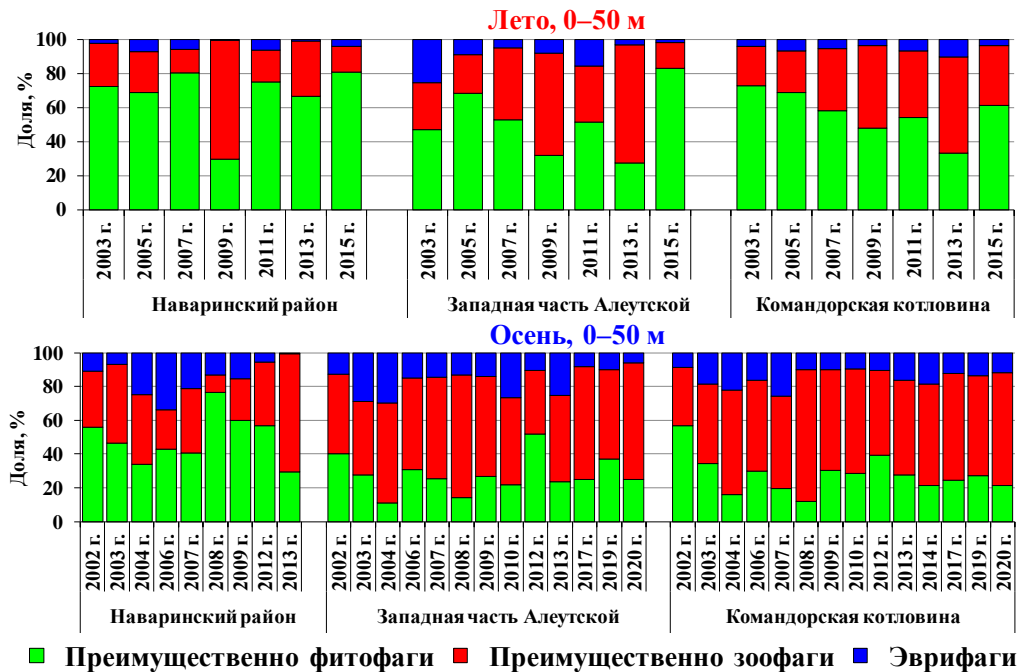


Рис. 14. Соотношение (%) трофических группировок зоопланктона в слое эпипелагиали 0–50 м западной части Берингова моря летом и осенью

По результатам проведенных трофологических исследований в последние два десятилетия в берингоморских районах не выявлено каких-либо кардинальных изменений в питании нектона, указывающих на нестабильность и критическое ухудшение его кормовой базы. Массовые представители рыб и кальмаров, проявляя избирательность питания, потребляли преимущественно излюбленную пищу (в том числе осенью во время совместного нагула молодежи лососей и других видов нектона), а высокая пластичность питания позволяла им в случаях снижения обилия пищевых ресурсов использовать наиболее обильные и доступные кормовые объекты. наблюдаемые межгодовые различия касались в основном изменений количественного соотношения кормовых объектов в составе пищи. В сезонной динамике питания у большинства нектонных видов от раннего лета к осени уменьшалась доля копепод и увеличивалась доля гипериид и молодежи кальмаров и рыб, что согласуется с обилием в верхней эпипелагиали этих кормовых групп. В отдельные годы отмечалось снижение интенсивности питания, в частности, у горбуши, кеты и нерки (как половозрелых, так и неполовозрелых нагульных рыб). Однако низкие (как и высокие) ИНЖ рыб отмечались при разном уровне обилия корма или численности его потребителей. Коэффициенты корреляции между интенсивностью питания лососей и обилием

пищи или их численностью показали слабую зависимость между этими параметрами, что было учтено при анализе пищевой обеспеченности этой группы рыб.

Общее потребление кормовых ресурсов в трёх берингоморских районах оценено в среднем в 0,08 и 0,09 т/км²/сут соответственно летом и осенью. При высокой численности минтая осенью 2003 г. и летом 2015 г. объемы потребления достигали 0,53 и 0,49 т/км²/сут. В сезонной динамике наибольшее суточное потребление пищи nekтоном в глубоководных котловинах отмечалось летом (8,9 и 15,2 тыс. т) в период нагула неполовозрелых лососей и повышенного обилия кальмаров и их молоди (табл. 7). В наваринском районе потребление увеличивалось от раннего лета к осени при высокой численности минтая и сельди, а в годы их низкой численности и высокого обилия лососей кормовых ресурсов выедалось больше летом.

Таблица 7

Суточное потребление пищи (тыс. т) и число пищевых связей nekтона в верхней эпипелагиали берингоморских районов

Показатель	Командорская котл.			З/ч Алеутской котл.			Наваринский район		
	Раннее лето	Лето	Осень	Раннее лето	Лето	Осень	Раннее лето	Лето	Осень
Потребление тыс. т/сут	5,4	8,9	5,4	5,1	15,2	6,7	1,7	3,3	10,1
Число связей	282	158	188	202	197	150	144	112	108

Трофическая структура сообществ верхней эпипелагиали в берингоморских районах, как и в тихоокеанских водах, сформирована большим числом различных консументов с многочисленными пищевыми связями между ними. Связность пищевой сети составила в среднем 0,2–0,4. В межгодовой динамике число связей возрастало в годы высокого обилия потребителей. В сезонной динамике наибольшее число связей отмечалось ранним летом, а в наваринском районе оно увеличивалось от раннего лета к осени (табл. 7). Это связано с изменениями в течение летне-осеннего периода количества потребителей, а также сезонной динамикой биомассы излюбленных кормовых объектов, при снижении обилия которых у рыб и кальмаров наблюдался более разнообразный состав пищи.

В настоящем исследовании пищевые связи nekтона были оценены количественно, а также подробно описана и проанализирована их пространственная, межгодовая и сезонная динамика. В качестве примера на рис. 15 приведены схемы пищевых связей nekтона в глубоководных котловинах, демонстрирующие значительную межгодовую изменчивость потоков вещества с нижних на верхние ТЛ при разном составе и обилии кормовой базы и её потребителей. В общих чертах в рассматриваемых районах в годы высокого обилия лососей, особенно кеты, увеличивалось потребление гипериид, птеропод и желетелых, а при повышенной биомассе кальмаров — эвфаузиид. При увеличении численности молоди северного терпуга и минтая возрастало выедание копепод, а в наваринском районе и эвфаузиид.

В сезонной динамике трофической структуры в глубоководных котловинах в раннелетний период главные связи nekтона формировали эвфаузииды, птероподы, гиперииды и копеподы. Летом в обеих котловинах увеличивалось потребление амфипод, птеропод и мелкоразмерного nekтона, а в западной части Алеутской котловины, кроме этого, эвфаузиид и желетельных организмов. Эти же кормовые группы планктона имели большое значение в питании nekтона осенью. В наваринском районе в течение летне-осеннего сезона в трофических отношениях наибольшее значение имели эвфаузииды и копеподы, а во вторую очередь — гиперииды и мелкоразмерный nekтон. Показано, что когда в составе эпипелагических сообществ исследуемых районов происходили изменения, то именно за счет многообразия пищевых связей и пластичности сети осуществлялось перераспределение потоков вещества между ее элементами и «обрыва» пищевых цепей, ведущих к необратимым структурным перестройкам в сообществах, не случалось.

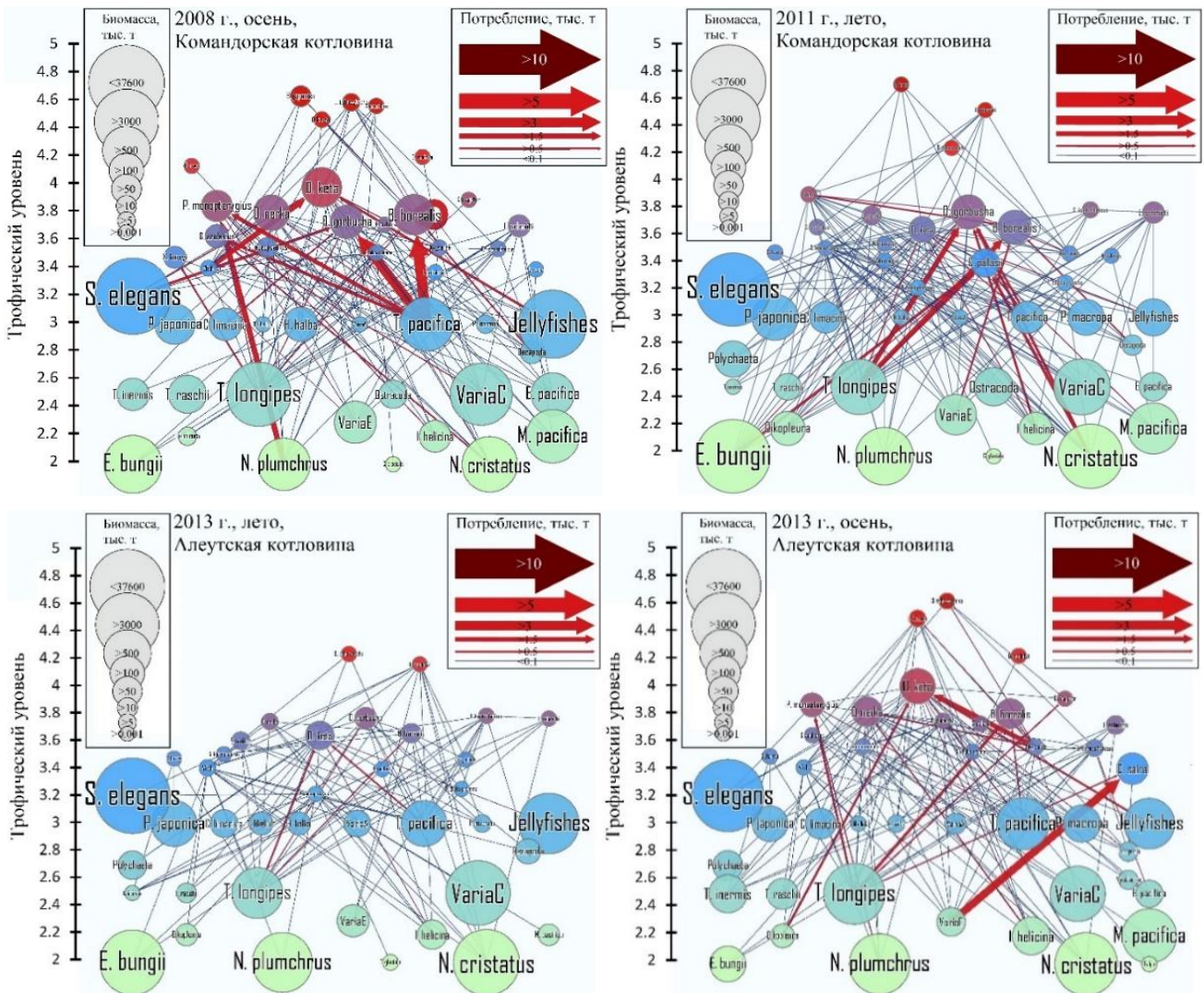


Рис. 15. Схема пищевых отношений nekтона летом и осенью в верхней эпипелагиали глубоководных котловин

Глава 6. Пищевая обеспеченность рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана и западной части Берингова моря

В заключительной главе с учетом различных показателей, основанных на данных о запасах пищи и обилии потребителей, объемах суточного и сезонного потребления и коэффициентов использования кормовой базы, обосновывается пищевая обеспеченность (ПО) рыб и кальмаров верхней эпипелагиали различных районов.

Обеспеченность nekтона пищевыми ресурсами определяется условиями, которые складываются в разных районах в зависимости от состава и обилия кормовой базы и количества ее потребителей, существенно различаясь в сезонном и межгодовом аспектах. В период исследований самая высокая среднемноголетняя биомасса зоопланктона (более 80 т/км²) получена в тихоокеанских районах и берингоморских котловинах летом, а самая низкая (36 т/км²) — в наваринском районе осенью. По количеству nekтона в верхней эпипелагиали районы исследований ранжированы в следующем порядке: на первом месте — тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки (max в годы массовых миграций сардины и скумбрии), на втором — берингоморские районы (max в наваринском районе при высокой численности минтая), а зона САФ в зимне-весенний период является наименее заселенной (табл. 8).

Таблица 8

Среднемноголетние показатели обилия nekтона, зоопланктона и его суточного потребления в верхнем слое эпипелагиали в разных регионах

Показатель	Тихоокеанские воды Курильских о-вов и Камчатки		Запад. часть зоны САФ	Глубоководные котловины, Берингово море		Наваринский район, Берингово море	
	Лето 2004–2018 гг., обилие nekтона низкое	высокое		Зима-весна 2009–2011 гг.	Лето 2003–2015 гг.	Осень 2002–2020 гг.	Лето 2003–2015 гг.
Биомасса nekтона, т/км ²	2,6	5,8	0,6	1,5	1,6	2,0	1,6
Биомасса зоопланктона, т/км ²	89,7	84,4	46,0	85,8	51,7	46,6	36,1
Индекс $Z_{обил}/H$	45	21	72	79	34	39	52
Потребление зоопланктона: т/км ² /сут	0,06	0,19	0,02	0,05	0,06	0,09	0,15
от его запаса в сутки, %	0,08	0,26	0,02	0,06	0,11	0,20	0,32
Суточный k_{use}	0,0009	0,0023	0,0004	0,0007	0,011	0,0016	0,0074

По среднемноголетним данным наиболее высокое количество зоопланктонных ресурсов на единицу их потребителей (индекс $Z_{обил}/H$) имеется в берингоморских котловинах летом и в западной части зоны САФ зимой-весной, а самое низкое — в тихоокеанских районах летом в 2014–2018 гг., в берингоморских котловинах осенью и в наваринском районе летом (табл. 8). При значительном увеличении биомассы потребителей и/или снижении биомассы зоопланктона индекс $Z_{обил}/H$ снижался, а коэффициент использования (k_{use}) зоопланктонных ресурсов повышался.

По нашим расчетам *в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки* самые низкие значения суточного k_{use} — в пределах 0,0003–0,0005 — отмечались в 2006, 2008–2009, 2010 и 2012 гг., когда индекс $Z_{общ}/H$ был выше среднегодового, т.е. в эти годы обеспеченность nekтона пищей находилась на среднем и высоком уровнях. В годы высокой численности субтропических мигрантов и мезопелагических рыб (особенно в июле-августе 2004–2018 гг.), когда объемы потребления зоопланктона возрастали (составляя от 0,08 до 0,50 т/км²/сут) суточный k_{use} увеличивался на порядок (изменяясь от 0,002 до 0,006), а индекс $Z_{общ}/H$, наоборот, снижался. В эти годы потребление nekтоном зоопланктонных ресурсов за летний сезон было довольно значительным — от 6 до 45 т/км². Но для планктонной части эпипелагических сообществ характерно высокое продуцирование органического вещества. Летом в эпипелагиали (0–200 м) рассматриваемого региона продукция планктона оценена в среднем в 3441 т/км² (рис. 16), а продукция зоопланктона (консументов I и более порядков) в слое 0–50 м — в среднем в 282 т/км² (рис. 17). Степень выедания продукции зоопланктона в период с 2004 по 2018 г. составила в среднем 4,4 %, т.е. в данном регионе запасы зоопланктона многократно превосходили потребности nekтона.



Рис. 16. Продукция (т/км²) планктона в эпипелагиали (0–200 м) в различных районах

При анализе косвенных показателей установлено, что в некоторые годы снижение накормленности рыб, в частности, лососей совпадало с пониженными показате-

лями ПО. Однако интенсивность питания зависит не только от относительного количества кормовых организмов, но и от их доступности (вертикальных миграций, распределения и т.д.), численности других потребителей и целого ряда иных факторов. Поэтому коэффициент корреляции между интенсивностью питания горбуши и кеты и обилием планктона, оказался очень низким — соответственно 0,104 и 0,057. Кроме этого, на большом количестве материала показано, что изменения в составе пищи лососей и других видов нектона не были значительными и находились в пределах обычной многолетней изменчивости. Следует также отметить, что тихоокеанские прикурильские районы для лососей являются транзитными (во время миграций к местам нереста и нагула), поэтому состав и обилие кормовой базы этого региона вряд ли является основным фактором, определяющим численность и размерно-весовые показатели этих рыб. Субтропические мигранты используют рассматриваемые районы только в качестве нагульной акватории, в пределах которой они распределяются довольно широко, обеспечивая тем самым успешность своего нагула.

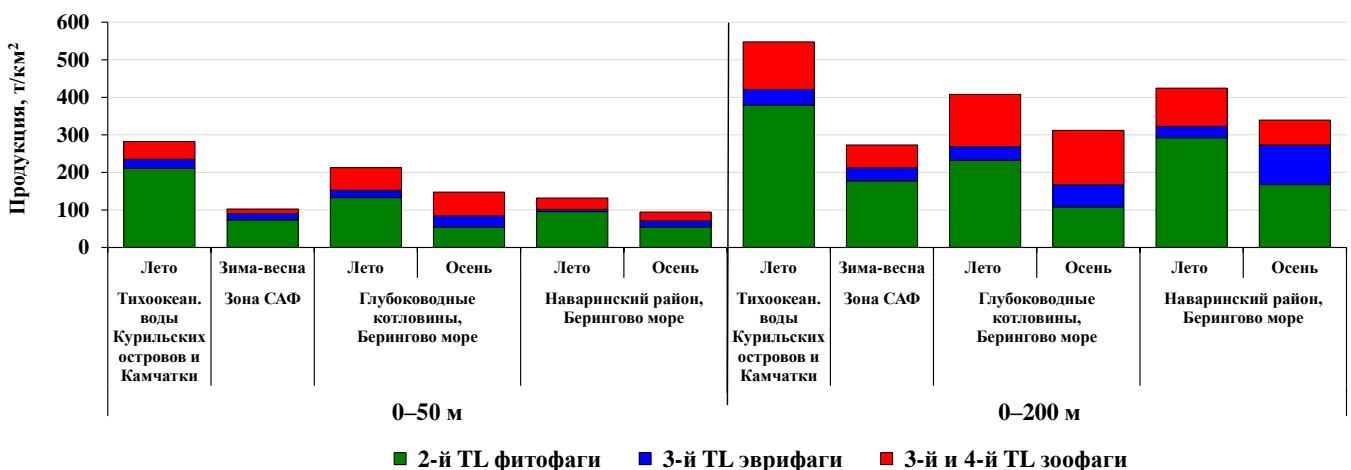


Рис. 17. Продукция (т/км²) зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м в различных районах

Анализ полученных и литературных данных показал, что перемены, наблюдаемые в эпипелагических сообществах в данном регионе в 2004–2018 гг., не имели такого масштаба, как на рубеже 1980 и 1990-х гг., когда значительно снизилось обилие нектона и изменилась структура сообществ, что отмечено в ряде работ (Дулупова, 1996; Шунтов и др., 1997; Шунтов, 2000, 2016). В современный период при высокой численности НБ-СБ-Т-рыб не произошло существенного сокращения запасов зоопланктона, которое могло привести к снижению обеспеченности нектона пищевыми ресурсами либо кардинально изменить транспорт вещества между трофическими уровнями. Результаты исследования позволяют заключить, что если численность скумбрии и сардины достигнет уровня 1980-х гг., то нагрузка на кормовые ресурсы эпипелагиали данного региона значительно возрастет. Но вряд ли последствия этого

воздействия на планктонные сообщества (их состав и обилие) будут столь значительными, чтобы стать главной причиной снижения численности других видов рыб.

Северная часть Тихого океана, включая зону Субарктического фронта, — это основной район зимне-весеннего обитания тихоокеанских лососей. Однако по вопросу об условиях нагула этих рыб в океане высказываются различные мнения. Утверждается, что зима в жизни лососей считается критическим периодом, в том числе из-за низких запасов пищи (Ishida et al., 2000; Nomura et al., 2000; Nomura and Kaga, 2007). Биомасса зоопланктона зимой в океане действительно ниже, чем в летний период. Но, как следует из результатов исследований (см. главу 4), в верхней эпипелагиали в зоне САФ в феврале 2009–2011 гг. наблюдались удовлетворительные, а в марте-апреле благоприятные кормовые условия, в то время как плотность nekтона в пределах обследованной акватории была низкой, составляя, в частности, в западной части САФ в среднем $0,6 \text{ т/км}^2$. Количество планктонных ресурсов на единицу nekтона (индекс $Z_{\text{обу}}/H$) в этом районе составило 72. Соответственно при низком обилии потребителей и суточном потреблении пищи в среднем всего $0,02 \text{ т/км}^2$, k_{use} не превышал 0,0004 (табл. 8). Не подтверждают выводы о зимнем «голодании» рыб и кальмаров и данные об интенсивности их питания. В частности, в исследовании показано, что накормленность лососей в океане была на среднем и высоком уровнях, что может быть обеспечено только достаточностью и доступностью пищи. Что касается снижения осенью-зимой показателей жиронакопления и темпов роста, то они обусловлены в первую очередь циклическими изменениями физиологических процессов лососей, т.е. эндогенными ритмами (Швыдкий, Вдовин, 1999; Горбатенко и др., 2008), а не «бедностью» пищевых ресурсов.

На основе полученных и литературных данных о видовом и количественном соотношении и экологии зоопланктонных видов, а также учитывая информацию о климато-океанологической обстановке в океане, сделан следующий вывод. В последние годы зимой в северо-западной части Тихого океана не произошло значительных изменений термического режима вод, которое бы повлекло за собой структурные перестройки зоопланктонных сообществ, снижение обилия массовых видов планктона и ухудшение условий нагула лососей.

Берингово море по количеству планктона и nekтона на единицу площади заметно отличается от соседних регионов. По нашим расчетам в период исследований в беринговоморских котловинах индекс $Z_{\text{обу}}/H$ варьировал от 24 до 209 (\bar{X} 79) летом и от 10 до 106 (\bar{X} 34) осенью, а суточное потребление зоопланктона — в эти сезоны соответственно от 0,01 до 0,08 (\bar{X} 0,5) и 0,05 до 0,07 (\bar{X} 0,6) т/км^2 (табл. 8). Самые низкие по сравнению со среднемноголетним уровнем индексы $Z_{\text{обу}}/H$ и повышенные

k_{use} наблюдались летом в 2003, 2007 и 2009 гг. и осенью в 2002, 2004, 2006, 2008, 2012 и 2014 гг. В другие годы показатели ПО были на среднем и высоком уровнях. Сезонное выедание зоопланктонных ресурсов в глубоководных районах составило 4,4 и 4,3 т/км² соответственно летом и осенью. Но даже при повышенной биомассе нектона потребление им зоопланктона не превышало в эти сезоны 9 и 14 т/км². Продукция зоопланктона в слое 0–50 м оценена летом и осенью в среднем соответственно в 213 и 147 т/км² (рис. 17), а выедалось её всего от 0,6 до 6,5 %. Это свидетельствует о высоком потенциале кормовой базы для рыб и кальмаров в рассматриваемых регионах. В наваринском районе данные показатели варьировали в более широких пределах вследствие значительной динамичности процессов, происходящих в шельфовой зоне. В этом районе при высоком обилии рыб (более 5–7 т/км²) и/или низкой биомассе зоопланктона, например летом 2003, 2011 и 2015 гг. и осенью 2003 г., выедание ресурсов возрастало многократно.

В сезонной динамике в глубоководных котловинах наибольшее потребление нектоном пищи (0,036–0,074 т/км²) и более высокий k_{use} характерны для лета. В наваринском районе выедание рыбами и кальмарами пищи в верхней эпипелагиали от раннего лета к осени в разные годы может возрасти в десятки раз, но в среднемноголетнем плане оно увеличивается всего в 1,3 раза (составив осенью 0,31 т/км²). Суточный k_{use} в данном мелководном районе выше, чем в глубоководных. Таким образом, в разных районах Берингова моря нагрузка на кормовые ресурсы меняется в течение всего летне-осеннего периода, что является отражением пространственной неоднородности и сезонной динамики обилия как планктона, так и нектона.

В исследовании проанализированы ситуации, когда при пониженных показателях ПО, а также при высокой биомассе лососей снижалась интенсивность их питания и изменялся состав рациона. Показано, что изменение характера и интенсивности питания рыб не во всех случаях однофакторно сопряжено с изменениями в кормовой базе или высокой численностью рыб. Об этом свидетельствуют низкие коэффициенты корреляции между накормленностью лососей и обилием пищи или их численностью. Достоверной связи между условиями нагула осенью в глубоководных котловинах и численностью возвратов производителей на следующий год, в частности горбуши, также не установлено. Хорошие возвраты производителей горбуши от высокоурожайных поколений, нагуливающих осенью при разной обеспеченности пищей, указывают на то, что кормовые условия осеннего нагула в глубоководных районах не являются фактором, определяющим численность рыб, вернувшихся на нерест.

В целом сосредоточенное в верхнем слое эпипелагиали обилие зоопланктонных ресурсов используется консументами верхних ТЛ (хищный зоопланктон, рыбы и

кальмары, TL 3–5) не полностью. Ими потребляется только часть зоопланктонной продукции — в среднем от 35 до 65 % в разных районах и в разные сезоны. Полученные данные о запасах кормовых ресурсов и степени их использования, а также различные косвенные показатели позволяют оценить современный уровень кормовой базы и пищевой обеспеченности рыб и кальмаров как относительно стабильный и достаточный для обеспечения нормального функционирования нектонных сообществ верхней эпипелагиали рассматриваемых районов.

Заключение

Представленные результаты исследований динамики трофической структуры и пищевой обеспеченности нектона касаются только верхнего слоя эпипелагиали, для которого в районах исследований собран наиболее полный объем данных. Однако при построении трофодинамических и продукционных моделей пелагических сообществ необходимо иметь количественные данные для всего слоя пелагиали и, возможно, в будущем такие исследования будут проведены. Тем не менее полученные результаты уже сегодня дают представление о процессах, происходящих в эпипелагических сообществах, в том числе в условиях изменения климата. Выявленные закономерности распределения вещества по трофическим уровням в зависимости от состава и количественного соотношения видов, их слагающих, могут учитываться при разработке рекомендаций для равномерной промысловой нагрузки, особенно в районах активного изъятия водных биологических ресурсов. Полученные оценки запасов кормовой базы и пищевой обеспеченности рыб и кальмаров являются основанием возможности и перспективности развития в Дальневосточном регионе одного из направлений аквакультуры, которое базируется на использовании естественных кормовых ресурсов водоемов.

Выводы

1. В рассматриваемых районах летом до 50 % биомассы зоопланктона, учтенной в слое 0–200 м, сосредоточено в верхнем 50-метровом слое воды, осенью она снижается до 45 и 26 % соответственно в беринговоморских котловинах и наваринском районе и зимой — до 35 % в зоне САФ. По количеству зоопланктона в верхней эпипелагиали выделяются тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки летом (с запасом и продукцией 92 и 298 млн т), на втором месте находятся западная часть зоны САФ в зимне-весенний период (44 и 139 млн т) и беринговоморские районы летом (41 и 101 млн т), на третьем — беринговоморские районы осенью (24 и 71 млн т). На единицу площади больше всего зоопланктона продуцируется в тихоокеанских (282 т/км²) и беринговоморских районах (207 т/км²) летом. Зимой-весной

в зоне САФ и осенью в беринговоморских районах продукция снижается соответственно до 146 и 143 т/км².

2. Межгодовые изменения обилия зоопланктона в разных районах составляют в среднем 2–3-кратные колебания в слое 0–50 м и 4–5-кратные – в слое 0–200 м. В беринговоморских районах отмечена тенденция повышения общей биомассы планктона в теплые по гидрологическим условиям годы. В сезонной динамике максимальная биомасса копепод и сагитт в 50-метровом слое наблюдается в июне, снижаясь к октябрю-ноябрю, а биомасса гипериид и эвфаузиид, наоборот, увеличивается в августе-сентябре. В зимне-весенний период биомасса этих групп повышается с февраля по апрель. За счет несовпадения и растянутости сроков нереста, развития и повышенных концентраций массовых видов зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали в течение весны и лета для рыб и кальмаров создаются благоприятные кормовые условия, а осенью и зимой не происходит снижения запасов зоопланктона до критически низких значений.

3. В размерной структуре зоопланктона во всех районах доминировала крупная фракция, достигавшая 70–91 % общей биомассы планктона. Трофическая структура планктона определялась сезонными сукцессионными процессами. Летом и зимой-весной в верхнем слое эпипелагиали преобладали фитофаги, составлявшие 59–67 % биомассы планктона. Для осени характерно снижение доли фитофагов и увеличение доли зоо- и эврифагов. В межгодовой динамике лишь в некоторых случаях летом доля зоофагов превысила долю фитофагов за счет увеличения биомассы сагитт и гипериид в холодные по гидрологическим условиям годы. Устойчивых и значительных изменений в составе и количестве зоопланктона и соотношении его функциональных группировок, указывающих на масштабные экосистемные перестройки в планктонных сообществах рассматриваемых районов, в период с 2002 по 2020 г. не выявлено.

4. Биомасса мелкоразмерного нектона в разных районах изменялась от 0,1 до 1,9 млн т, но в составе общей кормовой базы его среднегодовалая доля не превышала 1 %. Полученные оценки биомассы и продукции зоопланктона, обилия мелкоразмерного нектона и анализ их многолетней динамики свидетельствуют о стабильно высоком уровне запасов кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали рассматриваемых районов.

5. Пищевая сеть сообществ верхней эпипелагиали районов исследований образована большим числом планктонных и нектонных видов и многочисленными связями (по типу «потребитель – кормовой объект») между ними. Общее число пищевых связей массовых видов нектона в пищевой сети составляет от 200 до 300, что определяет её связность на уровне 0,3–0,4. Отмечены избирательность и высокая пластичность питания нектона, которые позволяют ему использовать широкий спектр кормовых ресурсов, имеющихся в местах его обитания или нагула. В годы

значительного изменения обилия консументов разных трофических уровней (TL) благодаря многообразию пищевых связей и связности пищевой сети наблюдалось перераспределение потоков вещества между ее элементами и не случалось необратимых структурных перестроек в сообществах.

6. Районы исследований характеризуются неравномерным распределением nekтона. Наиболее высокая его плотность в верхней эпипелагиали отмечена в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки (среднеголетняя — $3,8 \text{ т/км}^2$, максимальная — $7,9\text{--}11,8 \text{ т/км}^2$). В берингоморских районах биомасса nekтона ниже: летом и осенью среднеголетнее обилие находится в пределах $1,5\text{--}2,1 \text{ т/км}^2$, а максимальное — в пределах $4,7\text{--}7,3 \text{ т/км}^2$. Наименее заселенной ($0,6 \text{ т/км}^2$) является зона САФ в зимне-весенний период. В рассматриваемых районах выявлена размерно-возрастная пространственная и временная разобщенность массовых видов рыб и кальмаров. Динамичность обилия и распределения nekтона обуславливала высокую изменчивость нагрузки на кормовую базу рассматриваемых районов.

7. Наиболее высокий пресс на кормовую базу верхней эпипелагиали наблюдался в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки в годы высокой численности сардины и скумбрии при выедании $1,06 \text{ т/км}^2$ кормовых ресурсов в сутки в отдельных районах. Среднеголетнее потребление пищи в данном регионе оценено в $0,14 \text{ т/км}^2/\text{сут}$. В берингоморских районах кормовых ресурсов потреблялось меньше: в среднем $0,08$ и $0,09 \text{ т/км}^2/\text{сут}$ летом и осенью. При высокой численности минтая в этих районах осенью 2003 г. и летом 2015 г. объемы потребления достигали соответственно $0,53$ и $0,49 \text{ т/км}^2/\text{сут}$. Самое низкое потребление nekтоном пищи ($0,02 \text{ т/км}^2/\text{сут}$) отмечалось в водах САФ в зимне-весенний период.

8. В годы значительной биомассы потребителей (более $1,5\text{--}2,0 \text{ т/км}^2$) и низкой биомассы зоопланктона (менее $40\text{--}50 \text{ т/км}^2$) индекс $Z_{\text{обил}}/N$ (количество единиц зоопланктона на единицу nekтона) снижался, а коэффициент использования ресурсов повышался. В некоторых случаях изменение показателей пищевой обеспеченности (ПО) совпадало со снижением интенсивности питания лососей, но корреляция между показателями ПО и накормленностью рыб, а также численностью молоди горбуши и её накормленностью была слабой. Достоверной связи между обилием пищи в летне-осенний период и численностью вернувшихся на нерест рыб не обнаружено. Хорошие возвраты производителей горбуши от высокоурожайных поколений, нагуливавшихся летом-осенью в морях и зимой-весной в океане при разном уровне ПО, указывают на то, что условия нагула в это время не являются основным фактором, определяющим численность лососей, вернувшихся на нерест. При различном уровне

ПО изменения других косвенных показателей, характеризующих питание nekтона, не выходили за пределы многолетней динамики.

9. В верхнем слое эпипелагиали зоопланктонными и nekтонными консументами используется в разных районах от 35 до 65 % продукции зоопланктона, из которых nekтоном выедается только от 1 до 15 %. Порядок величин свидетельствует о том, что общие объемы зоопланктонных ресурсов многократно превышают потребности nekтона. Полученные данные о запасах кормовых ресурсов и степени их использования, а также различные косвенные показатели позволяют оценить современный уровень пищевой обеспеченности рыб и кальмаров как относительно стабильный и достаточный для обеспечения нормального функционирования nekтонных сообществ верхней эпипелагиали рассматриваемых районов. Приведенные в настоящем исследовании данные могут рассматриваться в пользу выводов о перспективности развития пастбищной аквакультуры в Дальневосточном регионе.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в Перечне рецензируемых научных изданий:

1. **Найденко С.В.** Межгодовая динамика трофической структуры зоопланктона Южно-Курильского района // Биол. моря. 2001. Т. 27, № 5. С. 327–333.
2. **Найденко С.В.**, Кузнецова Н.А. Трофические связи тихоокеанских лососей в эпипелагиали южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 570–594.
3. **Найденко С.В.** Состав, динамика биомассы и потребление зоопланктона в эпипелагиали Южно-Курильского района в 1990-е гг. // Биол. моря. 2002. Т. 28, № 4. С. 272–278.
4. **Найденко С.В.** Трофическая структура nekтона эпипелагиали Южно-Курильского района в летний период в первой половине 1990-х годов // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 618–652.
5. Темных О.С., Глебов И.И., **Найденко С.В.** и др. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 137. С. 28–44.
6. **Найденко С.В.**, Косенок Н.С. Питание японского анчоуса *Engraulis japonicus* (Engraulidae) и дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* (Clupeidae) в эпипелагиали открытых вод северо-западной части Тихого океана // Вопр. ихтиол. 2005. Т. 45, № 2. С. 212–217.
7. **Найденко С.В.** Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 151. С. 214–239.
8. Косенок Н.С., **Найденко С.В.** Особенности питания и суточные рационы кеты (*Oncorhynchus keta*, Walbaum) в западной части Берингова моря в летне-осенний период // Биол. моря. 2008. Т. 34, № 1. С. 20–29.
9. **Найденко С.В.**, Ефимкин А.Я., Лаженцев А.Е. и др. Избирательность питания молоди горбуши в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 152. С. 18–36.

10. Старовойтов А.М., **Найденко С.В.**, Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в центральной части Северной Пацифики в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 89–104.

11. Старовойтов А.М., **Найденко С.В.**, Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в северо-западной части Северной Пацифики в ранневесенний период // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 105–117.

12. Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С., ... **Найденко С.В.**, Долганова Н.Т. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 149–184.

13. Шунтов В.П., Волков А.Ф., Долганова Н.Т., ... **Найденко С.В.**, Волвенко И.В. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого нектона – кормовой базы тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 160. С. 185–221.

14. Шунтов В.П., **Найденко С.В.**, Заволокин А.В. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 3. Суточная ритмика питания, состав рационов и избирательность питания тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 161. С. 3–24.

15. Шунтов В.П., Темных О.С., **Найденко С.В.** и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы нектона // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 161. С. 25–52.

16. **Найденко С.В.**, Старовойтов А.М., Куренкова Е.В. и др. Питание тихоокеанских лососей в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период 2009 г. // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 161. С. 142–161.

17. **Найденко С.В.**, Ефимкин А.Я., Карякин А.К. и др. Состав, биомасса и распределение рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта в зимне-весенний период 2010 г. // Изв. ТИНРО. 2011. Т. 165. С. 15–32.

18. Фигуркин А.Л., **Найденко С.В.** Пространственное распределение горбуши в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 174. С. 69–84.

19. Хоружий А.А., Заволокин А.В., Старовойтов А.Н., Найденко С.В. и др. Лососи в составе нектонного сообщества верхней эпипелагиали в прикурильских водах СЗТО в раннелетний период 2012 г. // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 172. С. 65–82.

20. **Найденко С.В.**, Хоружий А.А. Пищевая обеспеченность нектона эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. 2014. Т. 176. С. 16–36. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-176-16-36.

21. Хоружий А.А., **Найденко С.В.** Видовая структура и межгодовая динамика биомассы нектона в верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды начала 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. 2014. Т. 176. С. 16–36. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-176-16-36.

22. **Найденко С.В.**, Темных О.С. Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 185. С. 67–94. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-185-67-94.

23. **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.

24. **Найденко С.В.**, Сомов А.А. Сезонная трофодинамика нектонного сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря // Вопр. ихтиол. 2019. Т. 59, № 5. С. 600. DOI: 10.1134/S0042875219050126. [**Naydenko S.V.**, Somov A.A. Seasonal trophodynamics of the upper epipelagic nekton community in the western Bering Sea // J. Ichthyol. 2019. Vol. 59, No. 5. P. 786–804. doi: 10.1134/S0032945219050096]

25. Шунтов В.П., Темных О.С., **Найденко С.В.** Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Изв. ТИНРО. 2019. Т. 196. С. 3–22. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-3-22.

26. **Найденко С.В.**, Сомов А.А., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 1. Состав и обилие зоопланктона и мелкоразмерного нектона // Изв. ТИНРО. 2022. Т. 202, вып. 1. С. 3–33. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-3-33.

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

Статьи, опубликованные в других изданиях:

28. **Найденко С.В.**, Старовойтов А.Н., Куренкова Е.В. и др. Питание тихоокеанских лососей в зимне-весенний период в водах зоны субарктического фронта // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2009. С. 91–96.

29. Старовойтов А.Н., **Найденко С.В.**, Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2009. С. 213–221.

30. Темных О.С., Заволокин А.В., **Найденко С.В.** К итогам познания морской экологии тихоокеанских лососей: прошлое, настоящее, будущее // ТИНРО-85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010. С. 72–102.

31. **Найденко С.В.**, Ефимкин А.Я., Карякин А.К. и др. Некоторые результаты исследований тихоокеанских лососей в верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010. С. 97–104.

32. **Найденко С.В.**, Фигуркин А.Л., Кулик В.В. Условия формирования скоплений тихоокеанских лососей в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний пе-

- риод // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2010. С. 243–249.
33. **Найденко С.В.**, Кузнецова Н.А. Трофические отношения и пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенние периоды 2009–2011 гг. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2011. С. 210–215.
34. **Найденко С.В.**, Хоружий А.А. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2012. С. 152–158.
35. **Найденко С.В.**, Хоружий А.А. Состояние кормовой базы и трофическая структура нектонных сообществ верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды начала 2000-х гг. // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2013. С. 119–126.
36. Старовойтов А.Н., **Найденко С.В.**, Хоружий А.А. и др. Состав и структура сообществ нектона и макропланктона верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана в мае–июле 2013 г. // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2013. С. 187–193.
37. **Найденко С.В.**, Кузнецова Н.Н., Шебанова М.А. и др. Условия нагула молоди горбуши в осенний и зимне-весенний период 2019/2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. Владивосток: ТИНРО, 2020. С. 171–195.
38. **Найденко С.В.**, Хен Г.В., Фигуркин А.Л. и др. Условия нагула молоди горбуши в осенне-зимний период на примере сезона 2019/2020 г. // Вопр. рыболовства. 2021. Т. 22, № 4. С. 96–115.
39. **Naydenko S.V.**, Kuznetsova N.A. Trophic relations of Pacific salmon in epipelagic water layers of the South Kuril Islands : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. No. 727. 2003. 15 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2003/>)
40. **Naydenko S.V.**, Efimkin A.Ya., Kuznetsova N.A., Kosenok N.S. Food habits and trophic position of Pacific salmon in the Bering Sea epipelagic communities in autumn 2000–2004 : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. No. 876. 2005. 30 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2005/>)
41. **Naydenko S.V.**, Efimkin A.Ya., Lazhentsev A.E. Regional diversity of juvenile pink salmon diet in autumn // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. No. 4. 2007. P. 117–126. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/09/bulletin4.pdf>)
42. **Naydenko S.V.**, Efimkin A.Ya., Volkov A.F. et al. Trophic position of Pacific salmon juveniles in the western Bering Sea epipelagic communities during autumn // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Tech. Report No. 7. 2007. P. 40–41. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/TechReport7.pdf>)
43. Starovoytov A.N., **Naydenko S.V.**, Kurenkova E.V. et al. Composition and structure of epipelagic nekton communities in the Central and Western parts of Subarctic frontal zone in the Winter and Spring of 2009 (Result of 2009 Research Cruise of R/V “TINRO”) : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. No. 1188. 2009. 29 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2009/>)
44. **Naydenko S.V.** The role of pacific salmon in trophic structure of the upper epipelagic layer in the western Bering Sea during summer–autumn 2002–2006 // N. Pac.

Anadr. Fish. Comm. Bull. No. 5. 2009. P. 231–241. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/09/bulletin5.pdf>)

45. **Naydenko S.V.** Feeding habits of the pacific salmon, their trophic status and role in North Pacific marine ecosystem // Salmon: Biology, Nutrition and Consumption. Series: Fish, Fishing and Fisheries. Binding: ebook Pub. Date, 2010. Editors: Patrizio Lacopo and Marco Riemma. Chapter 2. P. 61–111. (Available at https://www.novapublishers.com/catalog/product_info.php?products_id=24893)

46. Glebov I.I., **Naydenko S.V.**, Kuznetsova N.A. et al. Composition and structure of epipelagic nekton and plankton communities in the Western parts of Subarctic frontal zone in Winter-Spring 2011 : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. No. 1331(1). 2011. 28 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2011/>)

47. **Naydenko S.V.** Food supply for pacific salmon during their marine period of life in the North Pacific in 1980–2011 // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Tech. Report No. 8. 2012. P. 89–93. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/TechReport8.pdf>)

48. **Naydenko S.V.**, Kuznetsova N.A. Food supply for pink salmon in the subarctic frontal zone of the western North Pacific Ocean in the winter // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Tech. Report No. 9. 2013. P. 253–254. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/TechReport9.pdf>)

49. **Naydenko S.V.**, Figurkin A.L. Spatial distribution of pink salmon in the Subarctic Front zone in winter–spring : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Doc. No. 1507. 2014. 21 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2014/>)

50. **Naydenko S.V.**, Temnykh O.S., Figurkin A.L. Is the winter the critical period in the marine life history of Pacific salmon? // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. No. 6. 2016. P. 139–152. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/09/bulletin6.pdf>)

51. Urawa S., Irvine J.R., Kim J.K., ... **Naydenko S.V.** et al. Forecasting Pacific Salmon Production in a Changing Climate: A Review of the 2011–2015 NPAFC Science Plan : N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. No. 6. 2016. 48 p. (Available at <https://npafc.org/published-documents-2016/>)

Работы, опубликованные в материалах международных, всероссийских и региональных конференций:

52. **Naydenko S.V.** Seasonal dynamics of structure and biomass of the plankton in the South Kuril region // PICES 9th Annual Meeting. Hakodate, Hokkaido, Japan, 2000. P. 105. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2000%20Abstracts.pdf>)

53. **Naydenko S.V.** Consumption of the food hydrobionts by the Pacific Salmon in the epipelagial in the South Kuril region // PICES 10th Annual Meeting. Hakodate, Hokkaido, Japan, 2001. P. 38. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2001%20Abstracts.pdf>)

54. **Naydenko S.V.** The role of pacific saury in trophic structure in the epipelagial in the South Kuril Islands // PICES 11th Annual Meeting. Qingdao, China, 2002. P. 38. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2002%20Abstracts.pdf>)

55. **Naydenko S.V.** Structural changes in the zooplankton communities in the coastal and oceanic waters off the South Kuril Islands in 1990s // PICES 12th Annual Meeting. Seoul, Korea, 2003. P. 214. (Available at https://meetings.pices.int/publications/presentations/PICES_12)

56. Savinykh V.F., Shelekhov V.A., Davydova S.V., **Naydenko S.V.** et al. Latitudinal changes of plankton and nekton biomass in the Western Transition Zone // PICES 12th Annual Meeting. Seoul, Korea, 2003. P. 81. (Available at https://meetings.pices.int/publications/presentations/PICES_12)

57. **Naydenko S.V.** Structural changes in the pelagic communities in the south Kuril region in 1990s // 3rd International Zooplankton Production Symposium. Gijon, Spain, May 20–23, 2003. P. 130.

58. Temnykh O.S., Glebov I.I., **Naydenko S.V.** et al. Contemporary status of the Pacific salmon in the pelagic communities of the Far Eastern Seas // 4th World Fisheries Congress. Vancouver, British Columbia, 2004.

59. Temnykh O.S., Glebov I.I., **Naydenko S.V.** et al. Current state of the Pacific salmon in the pelagic communities of the Far Eastern Seas // Abstract International Symp. “Quantitative ecosystem indicators for fisheries management”. Paris, France, 2004. P. 30–31.

60. **Naydenko C.V.**, Efimkin A.Ya., Lazhentsev A.E. Regional diversity of juvenile pink salmon diet in autumn // Abstract NPAFC – PICES Joint Symposium “The status of Pacific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems”. Jeju Island, Republic of Korea, 2005. P. 20 (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/08/Symposium2005ProgramAbstracts.pdf>)

61. **Naydenko S.V.**, Efimkin A.Ya., Volkov A.F. et al. Trophic position on Pacific salmon juveniles in the western Bering Sea epipelagic communities during autumn // Abstract Second NPAFC International Workshop on Factors Affecting Production of Juvenile Salmon. Sapporo, Japan, 2006. P. 28.

62. **Naydenko C.V.** The Role of Pacific Salmon in Trophic Structure of the Upper Epipelagic Layer in the Western Bering Sea During Summer-Autumn 2002–2006 // Abstract NPAFC International Symposium on the Bering-Aleutian Salmon International Surveys (BASIS): Climate Change, Production Trends, and Carrying Capacity of Pacific Salmon in the Bering Sea and Adjacent Waters. Seattle, Washington, USA, 2008. P. 28. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/08/Symposium2008ProgramAbstracts.pdf>)

63. Volkov A.F., **Naydenko C.V.** Feeding Behavior of Pacific Salmon in the Bering Sea and Status Their Forage Base during 2003–2007 Period // Abstract NPAFC International Symposium on the Bering-Aleutian Salmon International Surveys (BASIS): Climate Change, Production Trends, and Carrying Capacity of Pacific Salmon in the Bering Sea and Adjacent Waters. Seattle, Washington, USA, 2008. P. 29. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2017/08/Symposium2008ProgramAbstracts.pdf>)

64. **Naydenko S.V.** Food supply of Pacific salmon during the marine period of life in the North Pacific, 1980–2011 // Abstract NPAFC International Workshop on Explanations for the High Abundance of Pink and Chum Salmon and Future Trends. Nanaimo, BC, Canada, 2011. P. 47. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/2011PinkChumWrkshpProgramAbstracts.pdf>)

65. **Naydenko S.V.**, Kuznetsova N.A. Food supply for pink salmon in the subarctic frontal zone of the western North Pacific Ocean in the winter // Abstract 3rd International Workshop on Migration and Survival Mechanisms of Juvenile Salmon and Steelhead in Ocean Ecosystems. Kaiulani Honolulu, Hawaii, USA, 2013. P. 33.

66. **Naydenko S.V.** Russian researches of winter dwelling of the pacific salmon in the central and western parts of the Subarctic Front zone // Abstract NPAFC – PICES Workshop “Linkages between the winter distribution of Pacific salmon and their marine ecosystems and how this might be altered with climate change”, PICES-2014. Yeosu, Republic Korea, 2014. P. 210. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2014-Book-of-Abstracts.pdf>)

67. Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A., Urawa Sh., **Naydenko C.V.** et al. Pacific salmon and steelhead: Life in a changing winter ocean (Invited) // Abstract NPAFC – PICES Workshop “Linkages between the winter distribution of Pacific salmon and their marine ecosystems and how this might be altered with climate change”, PICES-2014. Yeosu, Republic Korea, 2014. P. 209. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2014-Book-of-Abstracts.pdf>)

68. Khoruzhiy A.A., **Naydenko S.V.** Structure of the nekton community of the upper epipelagic in the Northwestern Pacific Ocean in February-April // PICES 24th Annual Meeting. Qingdao, China, 2015. P. 141. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/2015-PICES-Book-of-Abstracts.pdf>)

69. **Naydenko S.V.**, Temnykh O.S. Is the winter the critical period of the marine life of Pacific salmon? // Abstract International Symposium on Pacific Salmon and Steelhead Production in a Changing Climate: Past, Present, and Future. Kobe, Japan, 2015. P. 8. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/AbstractProgramSymposia2015.pdf>)

70. Myers K.W., Irvine J.R., Logerwell E.A., Urawa Sh., **Naydenko C.V.** et al. Pacific salmon and steelhead: Life in a changing winter ocean (Invited) // Abstract International Symposium on Pacific Salmon and Steelhead Production in a Changing Climate: Past, Present, and Future. Kobe, Japan, 2015. P. 7. (Available at <https://npafc.org/wp-content/uploads/AbstractProgramSymposia2015.pdf>)

71. Zavolokin A., Khen G.V., **Naydenko S.V.**, Somov A. Impact of oceanographic fluctuations on the northwestern Bering Sea ecosystem // Abstract of 25th PICES. San Diego, CA, USA, 2016, P. 110. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/PICES-2016-Book-of-Abstracts.pdf>)

72. **Naydenko S.V.** Food web changes in epipelagic nektonic communities of the Northwest Pacific // Abstract International Symposium “ICES/PICES Symposium on Drivers of dynamics of small pelagic fish resources”. Victoria, Canada, 2017. P. 188. (Available at <https://meetings.pices.int/publications/book-of-abstracts/2017-Pelagics-Book-of-Abstracts.pdf>)

73. **Найденко С.В.** Трофическая структура зоопланктона Южно-Курильского района // Сб. докл. XI Всерос. конф. по промысл. океаногр. М.: ВНИРО, 1999. С. 126.

74. **Найденко С.В.**, Надточий В.В., Бохан Л.Н. Динамика структурных характеристик зоопланктона Южно-Курильского района // Сб. докл. XI Всерос. конф. по промысл. океаногр. М.: ВНИРО, 1999. С. 127.

75. **Найденко С.В.** Роль миктофид в трофической структуре нектона эпипелагиали Южно-Курильского района // Тез. докл. междунар. конф. «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем». М.: Апатиты, 2001. С. 161–162.

76. **Найденко С.В.** Роль субтропических видов рыб в трофической структуре эпипелагиали Южно-Курильского района // Сб. докл. XII Междунар. конференции по промысл. океанол. Калининград: АтлантНИРО, 2002. С. 172–173.

77. Темных О.С., Глебов И.И., **Найденко С.В.** и др. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Тез. докл. междунар. конф. «Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход». Владивосток: ТИНРО-Центр, 2003. С. 38–40.

78. Темных О.С., **Найденко С.В.** Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей в связи с состоянием кормовой базы // Тез. докл. междунар. науч. конф. «Динамика численности тихоокеанских лососей и прогнозирование их подходов». Россия, Южно-Сахалинск, 2007. С. 39–40.

79. **Найденко С.В.** Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали прикурильских вод северо-западной части Тихого океана в летний период // Тез. докл. науч. конф. посвященной 70-летию С.М. Коновалова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. С. 393–395.

80. **Найденко С.В.** Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре нектонных сообществ в эпипелагиали северо-западной части Тихого океана // Тез. докл. междунар. конф. «Лососевые рыбы: биология, охрана и воспроизводство». Петрозаводск (Республика Карелия), 2017. С. 106–107.

81. **Найденко С.В.** Современный статус и будущее тихоокеанских лососей Северной Пацифики // Материалы II Международного рыбопромышленного форума и выставки рыбной индустрии, морепродуктов и технологий. М.: ВНИРО, 2019. С. 54–60.

Найденко Светлана Васильевна

**ТРОФОДИНАМИКА НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВЕРХНЕЙ
ЭПИПЕЛАГИАЛИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА
И ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ**

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Подписано в печать 23.11.2022 г. Формат 60x84/16. 2 уч.-изд. л.

Тираж 100 экз. Заказ № 23

Отпечатано в типографии ООО "Литера V",
690091, г. Владивосток, ул. Светланская, 31В, e-mail: litera_v@mail.ru