

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ

УДК 574.583:597–153(265.51)

Е.П. Дулепова*

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

**ДИНАМИКА ПРОДУКЦИОННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
ЗООПЛАНКТОНА КАК ОСНОВЫ КОРМОВОЙ БАЗЫ НЕКТОНА
В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ**

На основании данных планктонных съемок, проведенных в западной части Берингова моря в 2002–2013 гг., включая работы по программам «BASIS-1» и «BASIS-2» (2003–2011 гг.), были рассчитаны и проанализированы продукционные характеристики зоопланктона как основы кормовой базой нектона. Установлено, что наибольшую роль в формировании продукции нехищного зоопланктона (фито- и эврифаги) играют 7 видов копепод: *Calanus glacialis*, *Eucalanus bungii*, *Neocalanus plumchrus*, *Pseudocalanus minutus*, *Metridia pacifica*, *Oithona similis*, *Neocalanus cristatus* и 3 вида эвфаузиид (*Thysanoessa inermis*, *Th. raschii*, *Th. longipes*), а в формировании продукции хищного зоопланктона — щетинкочелюстные (*Sagitta elegans*). Функциональные характеристики трофических группировок, а также продукция сообщества в целом зависят от соотношения видов в самих группировках. В рассматриваемые периоды продукция нехищного зоопланктона была наибольшей в северных районах моря (2531–3160 мг/м³). Продукция хищного зоопланктона во все периоды наиболее велика в глубоководных и мелководных районах. При этом самая большая средняя величина этого показателя для всей западной части характерна для периода 2007–2011 гг. Кроме того, на основании полученных данных была рассчитана продукция зоопланктона, доступная рыбам в качестве корма. Расчеты этой характеристики позволили выделить районы, в которых могут возникнуть проблемы с кормовой обеспеченностью нектона (глубоководные районы).

Ключевые слова: западная часть Берингова моря, зоопланктон, нектон, видовой состав, трофическая структура, продукция зоопланктона.

Dulepova E.P. Dynamics of production parameters for zooplankton as the main component of forage base for nekton in the western Bering Sea // *Izv. TINRO.* — 2014. — Vol. 179. — P. 236–249.

Production parameters of zooplankton are calculated and analyzed on the data of plankton surveys in the framework of BASIS-1 and BASIS-2 research projects conducted in the western Bering Sea in 2002–2013. Top-ten species forming the bulk of non-predatory zooplankton production are the copepods *Calanus glacialis*, *Eucalanus bungii*, *Neocalanus plumchrus*, *Pseudocalanus minutus*, *Metridia pacifica*, *Oithona similis*, and *Neocalanus cristatus* and euphausiids *Thysanoessa inermis*, *Th. raschii*, and *Th. longipes*. The arrowworm *Sagitta elegans* produces the main part of predatory zooplankton production. Functional characteristics of trophic groups and production of the whole zooplankton community depend on ratio of these mass species. During the surveyed period, the non-predatory zooplankton production was the highest in the northern part of the western Bering Sea (2531–3160 mg/m³yr) and the lowest in its deep-water part (944 mg/m³yr), whereas the predatory zooplankton production was the

* Дулепова Елена Петровна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией, e-mail: elena.dulepova@tinro-center.ru.

Dulepova Elena P., D.Sc., head of laboratory, e-mail: elena.dulepova@tinro-center.ru.

highest in the deep-water part of the Sea and over the western shelf. The portion of zooplankton production available for grazing by fish is estimated, and the areas with possible problems for planktivorous consumers are determined: all of them are located in the deep-water part of the western Bering Sea.

Key words: western Bering Sea, zooplankton, nekton, species composition, trophic structure, production of plankton.

Введение

Значительный продукционный потенциал и высокая эффективность функционирования экосистемы Берингова моря создают благоприятные условия для питания пелагических рыб (Волков, 1988, 1996а, б, 2012, а–в; Волков, Ефимкин, 1990; Шунтов и др., 1993, 2007; Шунтов, Дулепова, 1995; Дулепова, 2002; Шунтов, Темных, 2008а, б, 2011; и др.). Экосистемные исследования в западной части Берингова моря имеют не слишком длительную историю, начало им положила берингоморская экспедиция ТИНРО-ВНИРО 1950-х гг. Исследования, проведенные этой экспедицией, нельзя в полном смысле этого слова назвать «экосистемными», так как они скорее носили фаунистический характер, лишь с небольшими элементами количественного анализа компонентов биоты. Впоследствии, в 1980-е гг., в западной части моря силами ТИНРО практически ежегодно стали проводиться комплексные съемки, включающие в себя гидрологические, ихтиологические и планктонные исследования. Последний период можно условно подразделить на временные отрезки, различающиеся как величиной кормовой базы нектона, так и уровнем рыбопродуктивности. Максимальная биомасса нектона в эпипелагиали наблюдалась в 1980-е гг., причем основу ее формировал исключительно минтай, в последующие годы произошло снижение (приблизительно в 2 раза) этого показателя (Шунтов, Темных, 2011) и существенное изменение количественных и качественных характеристик зоопланктона (Волков, наст. том).

Начиная с 1986 г. в западной части Берингова моря силами ТИНРО-центра регулярно проводится сбор информации о состоянии планктонных сообществ. На основании данных, полученных в ходе указанных выше крупномасштабных съемок, ранее была проанализирована динамика количественных показателей зоопланктона (Волков, 1988, 1996а, б; Дулепова, 2002), а также определена продукция как основных компонентов, так и сообщества зоопланктона в целом. Дополнили уже имеющийся ряд наблюдений начавшиеся с 2002 г. регулярные исследования по морской экологии лососей по международным программам «BASIS-1» и «BASIS-2». В этих программах большое значение придавалось трофологическим исследованиям, включающим анализ кормовых условий и соответственно состояния зоопланктона как основной составляющей этих условий (Волков и др., 2007, 2009).

Использование указанных материалов, ретроспективных данных за 1984–1991 гг. (Волков, 2012а, б), а также новой информации по продукционным характеристикам массовых видов зоопланктона в дальневосточных морях (Шебанова, 2007, 2009; Шебанова, Чучукало, 2007; Чучукало и др., 2013; Шебанова и др., 2014) позволило проследить динамику структурных характеристик планктонных сообществ в западной части моря и выявить особенности продуцирования ими органического вещества на протяжении ряда лет при различной биомассе нектона. Именно в этом заключается конечная цель настоящего исследования.

Материалы и методы

Особенности межгодовой и межрегиональной динамики зоопланктона подробно рассмотрены А.Ф. Волковым (2012а, б, наст том). В настоящей статье динамика качественных и количественных характеристик рассматривается исключительно с позиций формирования продукционных характеристик трофическими группировками зоопланктона, а также продукции сообщества, доступной рыбам в качестве корма.

Особенностью исследований было то, что до 2012 г. в западной части моря планктонная съемка проводилась практически во всех районах (рис. 1), причем впоследствии при анализе информации все рассматриваемые районы были разбиты на 3 группы по ландшафтным признакам: северные (1–5-й районы), мелководные (6–7-й,

9–11-й районы) и глубоководные (8, 12, 13-й районы). Однако в 2012 г. исследования затронули лишь 5, 7, 8, 12-й районы, а в 2013 г. — 5, 7, 8, 9, 12-й. Именно поэтому для западной части моря до 2012 г. анализируются параметры продукционных характеристик зоопланктона для мелководных, северных и глубоководных районов за периоды 2002–2006, 2007–2011 гг., затем рассматриваются эти же характеристики в сравнительном межгодовом плане для указанных выше районов и исключительно за два года — 2012 и 2013.

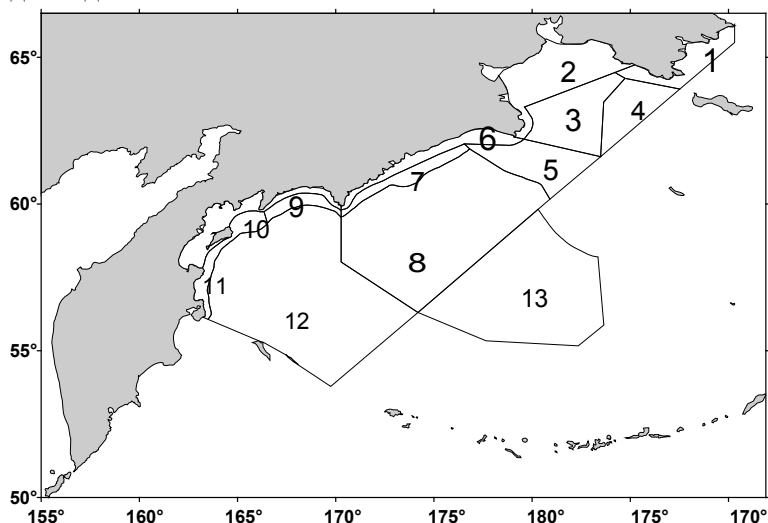


Рис. 1. Схема биостатистических районов в западной части Берингова моря: 1–5 — северные районы; 6, 7, 9, 10, 11 — мелководные районы; 8, 12 — глубоководные районы

Fig. 1. Scheme of biostatistical areas in the western Bering Sea: 1–5 — northern areas; 6, 7, 9, 10 — shelf areas; 8, 12 — deep-water areas

В основе проведенного исследования лежат материалы А.Ф. Волкова (2012а, б), включенные им в базу данных ТИНРО-центра по зоопланктону. Эти данные собирались и обрабатывались сотрудниками ТИНРО-центра в осенний период в западной части Берингова моря в 2002–2013 гг. Методики сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона в дальневосточных морях России, применяемые в ТИНРО-центре с 1984 г. как стандартные, были описаны ранее (Волков, 1984, 1996а, б).

При расчетах структурно-функциональных характеристик зоопланктона были использованы ранее применяемые методики анализа трофических характеристик (Дулепова, 2002), позволившие выделить два функциональных элемента: «хищный» и «нехищный» зоопланктон. В группировку «хищный» зоопланктон были включены амфиподы, хетогнаты, полихеты, гребневники и медузы. Эври- и фитофаги (мелкие и крупные копеподы и эвфаузииды) были выделены в группу «нехищного» зоопланктона. Выделение указанных выше групп и доминирующих в них видов является одним из возможных вариантов для оценки продукции трофических группировок и надпузырчатых систем в целом (Виноградов, Шушкина, 1987; Алимов, 2000). В данном случае для расчета продукции массовых видов и групп использовали известные методы с учетом удельной продукции и средней биомассы (Заика, 1983; Дулепова, 2002, 2008; Шебанова, Чучукало, 2007; Шебанова, 2009; Чучукало и др., 2013; Шебанова и др., 2014). Традиционно для оценки продукции планктона как кормовой базы рыб использовалась так называемая «реальная» (доступная рыбам в качестве корма) продукция планктонного сообщества (Иванова, 1985; Дулепова, 2002, 2013; Дулепова и др., 2004). Эта величина определялась по формуле $P_z = P_2 + P_3 - C_3$, где P_z — продукция сообщества зоопланктона, доступная рыбам; P_2 — продукция фито- и эврифагов; P_3 — продукция планктонных хищников; C_3 — рацион планктонных хищников.

Результаты и их обсуждение

Продукционные характеристики сообществ зоопланктона можно рассматривать как отражение его структурных особенностей, которые в свою очередь опосредованно связаны с климатическими условиями (Заика, 1983; Виноградов, Шушкина, 1987; Дулепова, 2008; Волков, 2012а, б). В течение анализируемого периода (2002–2013 гг.) кли-

матический режим Берингова моря претерпевал существенные изменения от «теплого» (2003–2006 гг.) до «холодного» (2007–2012 гг.). Согласно мнению ряда исследователей (Stabeno et al., 1999; Luchin et al., 2002), гидрофизические процессы на востоке и западе моря противоположны: с усилением залива тихоокеанских вод на востоке становится теплее, чем на западе. Однако в середине 2000 г. произошла смена знаков разности температур и на западе стало теплее, чем на востоке (Khen et al., 2013).

В формировании биомассы и соответственно продукции зоопланктона западной части Берингова моря определяющую роль играет весьма ограниченное число таксономических групп (копеподы, эвфаузииды и хетогнаты), динамика биомассы которых представлена на рис. 2. Суммарно эти группы составляют от 77 до 92 % общей биомассы. В основном это планктеры, принадлежащие к крупной фракции (с размерами тела более 3,2 мм).

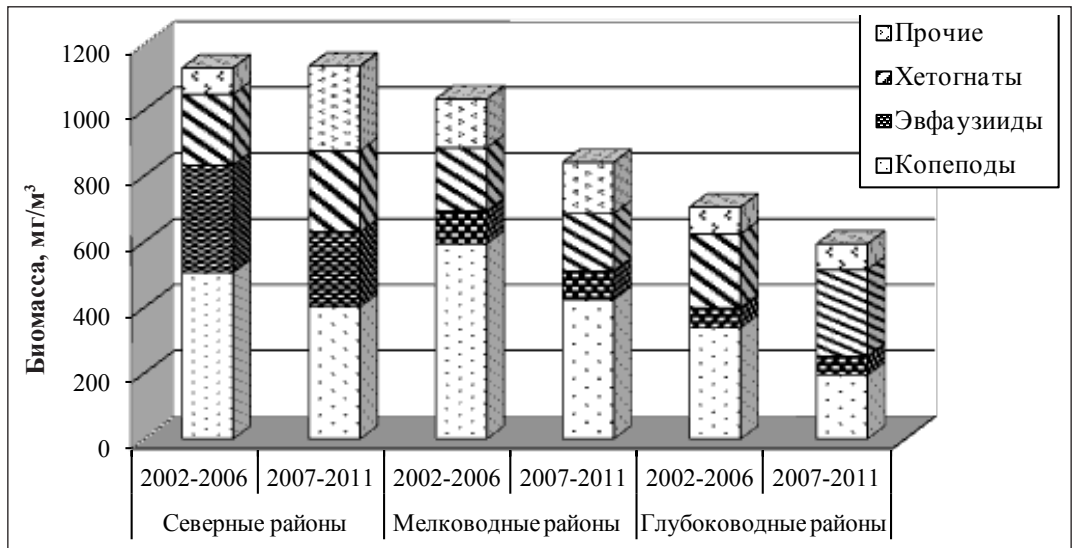


Рис. 2. Динамика биомассы основных таксономических групп зоопланктона в западной части Берингова моря

Fig. 2. Dynamics of biomass for the main taxonomic groups of zooplankton in the western Bering Sea

Сложность видовой структуры сообщества зоопланктона и разнонаправленная зависимость его компонентов от различных факторов среды прежде всего отражаются на динамике его общей биомассы.

В последние годы в рассматриваемом регионе наблюдается снижение биомассы зоопланктона с 955 мг/м³ (2002–2006 гг.) до 856 мг/м³ (2007–2011 гг.) за счет уменьшения в мелководных и глубоководных районах биомассы копепод и эвфаузиевых (рис. 2). В то же самое время в 2007–2011 гг. в северных районах региона произошло резкое возрастание биомассы группы «прочие». Это увеличение прежде всего связано с появлением большого количества амфипод *Themisto libellula* (Волков, 2012а), биомасса которых, например, в северных районах возросла в 2007–2011 гг. с 10 до 83 мг/м³.

Что же касается биомассы щетинкочелюстных (в слое 0–200 м исключительно вид *Sagitta elegans*), то в абсолютных единицах в каждом из районов она практически стабильна, однако относительное значение этой группы за счет снижения биомассы фито- и эврифагов в планктоне от 2002 к 2011 г. возрастает (см. таблицу).

Указанные выше три группы планктеров (копеподы, эвфаузиевые и щетинкочелюстные) доминировали и в формировании трофических группировок в зоопланктоне: копеподы и эвфаузиевые слагали основу (89,7 %) биомассы «нехищного» зоопланктона (фито- и эврифаги), а щетинкочелюстные (*Sagitta elegans*) — основу биомассы (до 90 %) планктонных хищников.

В формировании биомассы «нехищного» зоопланктона в западной части моря основную роль всегда играло небольшое количество видов, причем значимость ко-

Биомасса (мг/м³) и соотношение (%) трофических групп зоопланктона в отдельных районах западной части Берингова моря

Biomass (mg/m³) and percentage of zooplankton trophic groups in selected biostatistical areas of the western Bering Sea

Показатель	Северные районы		Мелководные районы		Глубоководные районы	
	2003–2006	2007–2011	2003–2006	2007–2011	2003–2006	2007–2011
Фито-, эврифаги	882 (78,2)	799 (71,5)	798 (77,4)	618 (73,4)	433 (61,4)	291 (49,1)
Хищные планктеры	246 (21,8)	335 (29,5)	233 (22,6)	223 (26,6)	272 (38,6)	302 (50,9)
Всего биомасса, мг/м ³	1128	1134	1031	841	705	593

Примечание. Цифры в скобках — доля фито-, эврифагов и хищников в зоопланктоне, %.

пепод в целом была выше, чем эвфаузиевых. Вне зависимости от периода исследований это 7 видов копепод: *Calanus glacialis*, *Eucalanus bungii*, *Neocalanus plumchrus*, *Pseudocalanus minutus*, *Metridia pacifica*, *Oithona similis*, *Neocalanus cristatus* и 3 вида эвфаузиид (*Thysanoessa inermis*, *Th. raschii*, *Th. longipes*). Количество этих видов всегда оставалось неизменным, менялась только их доля и соответственно значимость в трофической группировке. Например, в нехищном зоопланктоне северных районов в 2002–2006 гг. отмечалось доминирование *Th. inermis*, на втором и третьем местах были *E. bungii* и *C. glacialis*. В 2007–2011 гг. биомасса *Th. inermis* уменьшилась почти в 3 раза, соответственно изменилась доля вида в группировке, а доминировать стал *E. bungii* (даже при сокращении биомассы вида), затем следовали *Th. inermis* и *C. glacialis* (рис. 3). Так как соотношение доминирующих видов в этих группировках изменяется по времени (в данном случае в «холодный» и «теплый» периоды), то, следовательно, все это сказывается и на функциональных характеристиках трофической группировки в целом и на формировании продукции в частности.

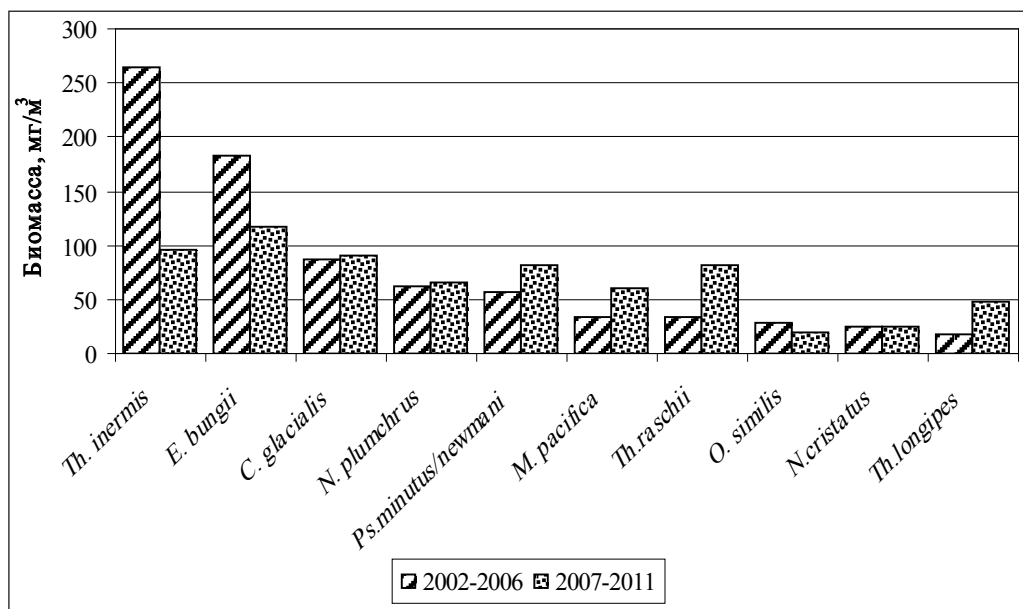


Рис. 3. Динамика биомассы основных видов, доминирующих в «нехищном» зоопланктоне в северных районах западной части Берингова моря

Fig. 3. Dynamics of biomass for the main species of non-predatory zooplankton in the northern part of the western Bering Sea

При значительной межгодовой изменчивости для всей западной части в «теплый» период биомасса фито- и эврифагов в среднем составила 557 мг/м³, а в «холодный» — 423 мг/м³, при этом вне зависимости от гидрологического типа лет наибольшие концентрации фито- и эврифагов наблюдались в северных районах (см. таблицу).

В хищном зоопланктоне, как уже упоминалось выше, главенствующая роль принадлежит исключительно *Sagitta elegans*. В гораздо меньших количествах встречаются также *Themisto pacifica*, *Th. libellula*, *Aglantha digitale*, однако именно от динамики *Sagitta elegans* зависит биомасса группировки. Доля указанного вида в биомассе группировки составляла в 2002–2006 гг. по всем районам 82–83 %, а в 2007–2011 гг. — 73–87 %. Наиболее значительное снижение (до 73 %) наблюдалось в северных районах за счет роста биомассы *Th. libellula* (до 24 %). Роль других групп (сетные медузы и прочие хищники) в формировании биомассы была невелика и редко когда по районам превышала 10 %.

В целом в западной части моря в 2002–2006 гг. средняя биомасса планктонных хищников оценивалась в 264 мг/м³, а в 2007–2011 гг. — в 301 мг/м³, при этом если в 2002–2006 гг. наибольшие концентрации планктонных хищников отмечались в глубоководных районах, то в 2007–2011 гг. — в северных (см. таблицу).

Соотношение трофических группировок в рассматриваемые периоды значительно варьировало. В период 2007–2011 гг. доля планктонных хищников во всех ландшафтных районах была выше, чем в 2002–2006 гг. Особенно заметно это выражено в глубоководных районах, где доля хищного зоопланктона возрастала с 38,6 % в 2002–2006 гг. до 50,9 % в 2007–2011 гг. Подобное увеличение биомассы хищного зоопланктона в «холодные» по своим гидрологическим характеристикам годы наблюдалось в начале 2000-х гг. в северной части Охотского моря (Дулепова, 2008) и восточной части Берингова моря (Stabeno et al., 2012). В восточной части моря, согласно цитируемым авторам (Stabeno et al., 2012), увеличение биомассы хищного зоопланктона (*Sagitta elegans*) хорошо коррелирует с ростом биомассы копепод (нехищный зоопланктон), биомасса которых в свою очередь зависит от сроков цветения фитопланктона. Подобное понимание процессов, происходящих в планктонных сообществах, скорее всего, упрощено, так как динамика численности и соответственно биомассы зависит от многих факторов, среди которых не только изменчивость среды и обеспеченность пищей, но и разнонаправленная цикличность биомассы отдельных видов (Шунтов и др., 2010). Тем более что в западной части Берингова моря (так же как и в северной части Охотского моря) во всех выделенных районах в «холодные» годы биомасса нехищного зоопланктона снижается.

Динамика трофических группировок зоопланктона в западной части Берингова моря в 2012–2013 гг. представлена на рис. 4. Сравнение с представленными выше материалами прошлых лет (2002–2006 и 2007–2011 гг.) провести невозможно в силу указанных выше методических причин, однако имеющиеся данные позволяют оценить изменения, произошедшие в зоопланктоне отдельных районов в последние два года.

В 2013 г. для указанных выше районов отмечается увеличение количества планктонных хищников. Например, в 7-м мелководном районе (рис. 4) в 2013 г. биомасса хищников возросла почти в 4 раза, одновременно более чем в 4 раза возросла биомасса фито- и эврифагов. Однако с позиций функционирования сообществ наиболее интересно выглядит ситуация в 5-м северном районе, где хищников в планктонном сообществе стало в 2013 г. гораздо больше, чем фито- и эврифагов. Подобный дисбаланс весьма кратковременен, так как вызывает снижение биомассы нехищного зоопланктона и, соответственно, падение численности (и биомассы) самих хищников.

Наличие ретроспективных данных позволяет оценить трофическую структуру планктонного сообщества в 1986–1991 гг., характеризующихся значительной биомассой нектона в западной части моря (Шунтов и др., 2007). В этот период доля хищного зоопланктона изменялась по выделенным ландшафтными зонам в диапазоне от 28 до 52 %, причем довольно значительная доля хищного зоопланктона наблюдалась в мелководной зоне (до 48,2 %), что связано с присутствием в значительных количествах здесь амфипод (до 245 мг/м³).

В целом для всей западной части моря средняя биомасса зоопланктона в этот период оценивалась в 769 мг/м³ (фито- и эврифаги — 439, а хищники — 330 мг/м³). Таким образом, в среднем на данной акватории доля хищного зоопланктона составляла около 42 %, т.е. немного меньше, чем в 2007–2011 гг. (48 %).

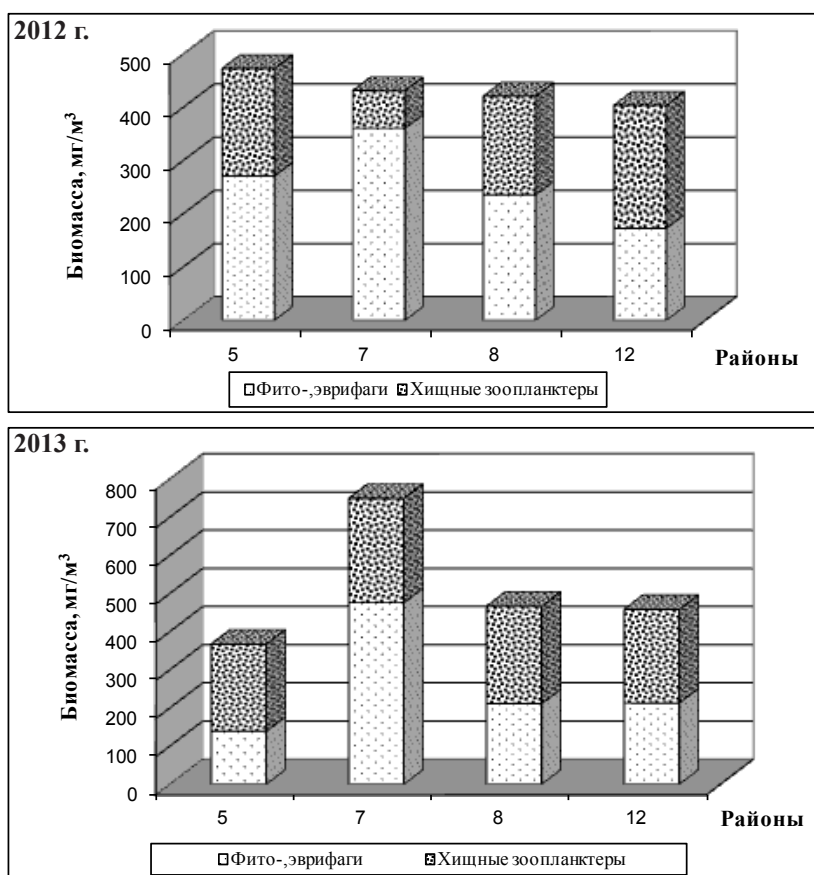


Рис. 4. Биомасса трофических группировок в западной части Берингова моря в 2012 и 2013 гг.
Fig. 4. Zooplankton biomass in the western Bering Sea in 2012 and 2013, by trophic groups

Расчеты продукции компонентов сообщества показывают, что изменения в таксономическом составе трофических группировок в течение рассматриваемых периодов отражаются на формировании их продукционных показателей (рис. 5).

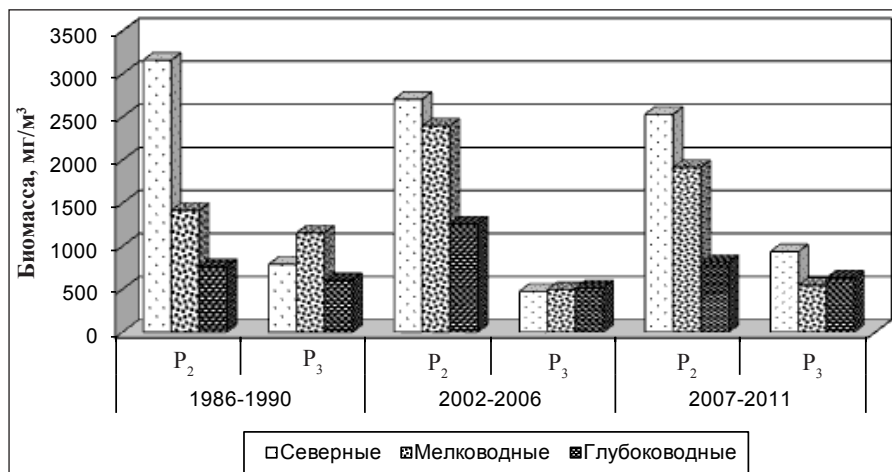


Рис. 5. Продукция трофических группировок зоопланктона в Беринговом море в разных районах в различные периоды. Здесь и на рис. 6: P₂ — продукция фито- и эврифагов; P₃ — продукция планктонных хищников

Fig. 5. Production of zooplankton trophic groups (mg/m³yr) in selected biostatistical areas of the Bering Sea, by periods: P₂ — summary production of phytophages and euryphages; P₃ — production of predators

За весь период исследований самая высокая продукция фито- и эврифагов (2531–3160 мг/м³) наблюдалась в северных районах, где в ее формировании большую роль играли крупные ракообразные (*Th. inermis*, *Th. raschii*, *C. glacialis*, *N. plumchrus*) с высоким продукционным потенциалом (Чучукало и др., 2013). В то же время стабильно пониженная продукция фито- и эврифагов (в среднем 944 мг/м³) во все временные периоды наблюдалась в глубоководных районах. Мелководную ландшафтную зону практически всегда отличают средние показатели продукционных характеристик (в среднем 1907 мг/м³).

Расчеты средней величины продукции для всей западной части моря, как и оценки биомасс трофических группировок, свидетельствуют о том, что в 2002–2006 гг. продукция фито- и эврифагов (в отличие от продукции хищников) была самой высокой за все три периода (1654 мг/м³). В 2007–2011 гг. продукция указанной выше группы была самой низкой (1317 мг/м³), а продукция планктонных хищников — самой высокой (700 мг/м³) за весь период исследований. На основании этого можно предположить, что в 2007–2011 гг. ситуация с кормовой обеспеченностью нектона была гораздо хуже, чем в другие периоды.

В 2012 и 2013 гг. складывалась неоднозначная картина распределения продукции группировок по акватории исследованной части Берингова моря (рис. 6). В трех районах в 2013 г. возросла продукция нехищного зоопланктона, и произошло это за счет среднеразмерного зоопланктона, доля которого составляла в сообществе 40 %, тогда как в 2012 г. эта величина была не более 20 %. При этом 88 % в этой размерной группировке составляла *M. pacifica*, обладающая высоким сезонным Р/В-коэффициентом (Шебанова, 2007). Именно за счет этого вида увеличилась (с 2,3 до 3,5) скорость оборота биомассы у всей группировки.

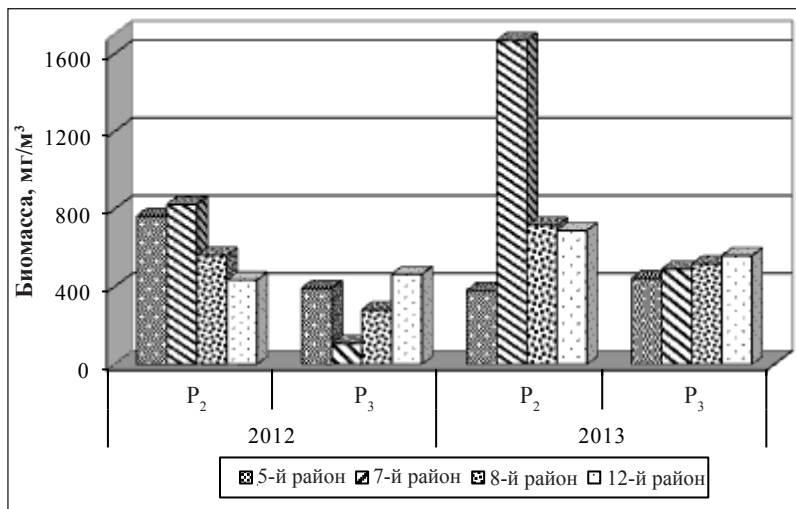


Рис. 6. Продукция трофических группировок зоопланктона в западной части Берингова моря в 2012–2013 гг.

Fig. 6. Production of zooplankton trophic groups (mg/m³yr) in the western Bering Sea in 2012–2013; legend as for Fig. 5

Расчитанные выше показатели дают общее представление о продукции группировок как о функциональных характеристиках сообщества, тогда как при оценке кормовых ресурсов пелагиали для нектона значение имеют такие показатели, как общая и реальная продукция сообщества зоопланктона. Если первый показатель учитывает все органическое вещество, созданное сообществом, то второй имеет существенное прикладное значение и учитывает только ту часть новообразованного вещества, которая доступна рыбам в качестве корма. Последняя величина зависит от соотношения продукций компонентов и от рационов хищных зоопланктеров.

Состав рационов планктонных хищников весьма разнообразен ((Миронов, 1960; Fraser, 1969; Косихина, 1982; Слабинский, 1982; Дриц, Уткина, 1988; Terazaki, 1998), однако его основу всегда составляют фито- и эврифаги. Хищные зоопланктеры по-

требляют в пищу копепод, эвфаузиид, птеропод, желетелых, личинок рыб и т.д. Кроме этого, хетогнаты и амфиподы еще являются каннибалами (до 2–3 % рациона). У мелких планктонных хищников до 70 % рациона составляют тинтиниды и остракоды.

Согласно ранее проведенному на литературной основе анализу спектров питания планктонных хищников (Дулепова, 2013) установлено, что у взрослых особей до 14–15 % рациона формируют бактерии, детрит и микрозоопланктон и 85 % — так называемый нехищный зоопланктон (фито- и эврифаги).

В целом роль планктонных хищников в сообществах зоопланктона неоднозначна: с одной стороны, они активные потребители нехищного зоопланктона и конкуренты рыб, с другой — сами в значительных количествах потребляются рыбами (Шунтов и др., 1993). Именно поэтому при оценке состояния кормовой базы рыб необходимо учитывать и продукцию планктонных хищников, и то количество зоопланктона, которое они используют в пищу. Помимо этого планктонные хищники, в частности медузы и щетинкочелюстные, влияют на формирование численности поколений некоторых видов рыб, используя их личинок непосредственно в пищу.

На рис. 7 представлены оценки «реальной» продукции сообщества зоопланктона в различных ландшафтных районах в разные годы.

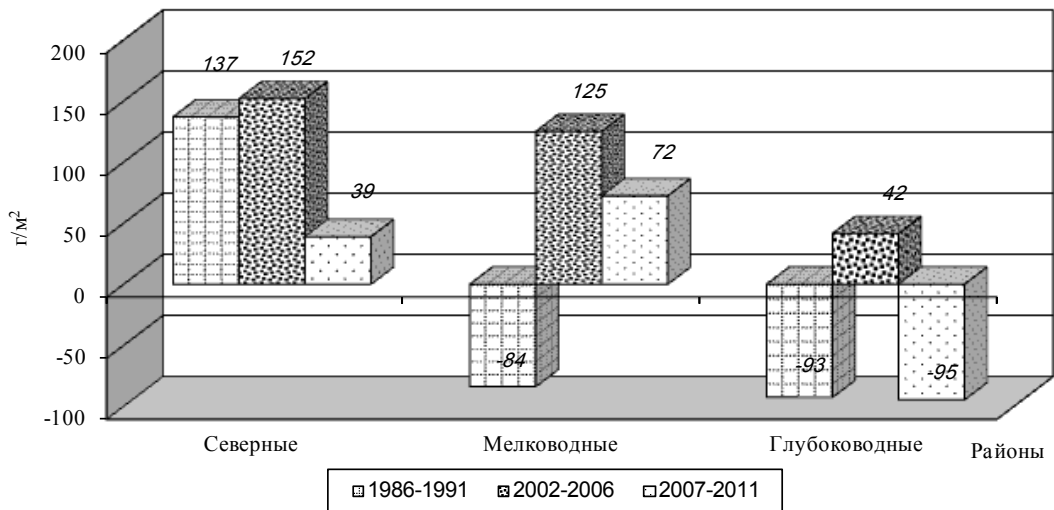


Рис. 7. Динамика продукции зоопланктона, доступной нектону в качестве пищи в западной части Берингова моря

Fig. 7. Dynamics of zooplankton production available for grazing by fish in the western Bering Sea, by periods

На рис. 7 видно, что наиболее благоприятная ситуация с кормовой обеспеченностью нектона в западной части Берингова моря складывалась в период 2002–2006 гг., когда во всех ландшафтных районах величина «реальной» продукции была положительной. Наличие отрицательных величин «реальной» продукции может свидетельствовать о напряженных пищевых отношениях в мелководных и глубоководных районах в 1984–1991 и в 2007–2011 гг. Однако, как указывалось выше, это временное явление, которое в силу динамики отношений «хищник-жертва» не может продолжаться длительное время. Кроме того, имеющуюся картину меняет наличие привноса зоопланктона с других акваторий. Отрицательные величины «реальной» продукции в таких районах обычно связаны с достаточно высокой продукцией хищного зоопланктона. Например, в 1986–1991 гг. отрицательная величина реальной продукции в мелководных районах была связана со значительным количеством *Themisto pacifica*, а в глубоководных районах — *S. elegans*, обладающих высокими скоростями роста (Шебанова и др., 2014).

В последние годы (2012–2013) величина «реальной» продукции зоопланктона весьма сильно варьировала по районам и в большинстве из них была отрицательной (рис. 8). Особенно усугубилась ситуация в 2013 гг., когда в 5-м районе, одном из ос-

новых для нагула мигрирующего из восточной зоны минтая, «реальная» продукция была отрицательна, чего практически не наблюдалось все прошлые годы.

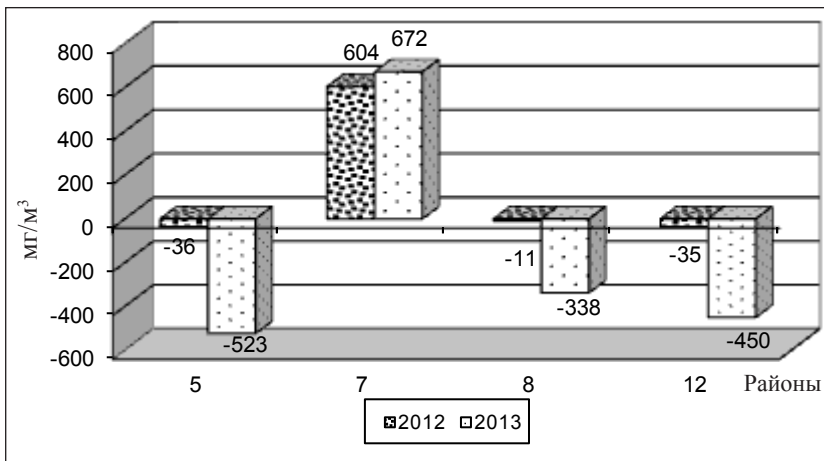


Рис. 8. Динамика «реальной» продукции зоопланктона в различных районах западной части Берингова моря

Fig. 8. Dynamics of zooplankton production available for grazing by fish in the western Bering Sea in 2012–2013, by biostatistical areas

Во все предыдущие периоды эта характеристика кормовой базы здесь была исключительно положительной. Вполне возможно, что снижение доступной нектону пищи послужило одним из факторов, способствующих ранней миграции восточноберинговоморского минтая обратно в восточную часть моря (устное сообщение М.А. Степаненко). Подтверждением этому может служить сравнение основных количественных показателей зоопланктона в этом районе в 2011–2013 гг. Так, в 2013 г. общая биомасса зоопланктона снизилась в 3,0 раза по сравнению с 2011 г. и в 1,3 раза по сравнению с 2012 г. При этом основные изменения коснулись копепод, биомасса которых уменьшилась почти в 6,0 раза по сравнению с 2011 г. и в 1,3 раза по сравнению с 2012 г. Довольно резкое увеличение доли планктонных хищников (за три года с 14 до 51 %) также свидетельствует об ухудшении кормовых условий для нектона в 2013 г. К сожалению, сравнить и проанализировать особенности питания минтая в последние два года не удалось в силу отсутствия информации именно для этого вида. Однако индексы наполнения желудков других видов (в частности лососей) в данном районе в 2013 г. были (за исключением сеголеток) низкими (до 60 %). Все это в определенной мере подтверждает «ранний» отход восточноберинговоморского минтая.

Говорить о достаточной обеспеченности пищей нектона можно сопоставляя характеристики кормовой базы и потребности потребителей. Для этого необходимо знать их качественный состав, биомассу и величину рациона.

Основу биомассы нектона в западной части Берингова моря на протяжении периода исследований составляли минтай, сельдь, кальмары, мойва, мезопелагические виды и т.д. (Шунтов, Темных, 2011). Кроме того, в формировании биомассы нектона в Беринговом море немаловажная роль принадлежит видам-мигрантам, включая тихоокеанских лососей, тем не менее тон в динамике и функционировании нектонных сообществ (в первую очередь в эпипелагиали) задают в основном местные виды (Шунтов, в печати).

Согласно информации за период 1979–2009 гг., среднемноголетняя биомасса нектона в западной части Берингова моря оценивалась в 5,222 млн т, из них 97 % составляли рыбы, соответственно на кальмаров приходилось 3 % (Нектон ..., 2006; Макрофауна ..., 2012). Средняя плотность нектона в западной части составляла 7,29 т/км², при этом в зоне внутреннего шельфа — 10,14, внешнего шельфа и свала глубин — 20,64, глубоководных открытых районов — 3,82 т/км² (Шунтов, в печати).

В 1980-е гг. биомасса nekтона с учетом кальмаров в западной части моря оценивалась приблизительно в 14 млн т. Количество мезопелагических рыб при этом принималось равным количеству минтая (до 5 млн т). Кроме того, в 1980-е гг. в глубоководную котловину моря ежегодно совершал миграции минтай с восточных нерестилищ (2–3 млн т). Однако впоследствии, в связи со снижением численности этого вида, миграции в глубоководную часть моря прекратились, минтай из восточной части стал перераспределяться вдоль нижней части шельфа и свала глубин. Что касается тихоокеанских лососей, то, по данным В.П. Шунтова и О.С. Темных (2011), их количество в 1980-е гг. было существенно ниже, чем в настоящий период, и доля в биомассе nekтона не превышала 2–3 %.

Судить в деталях о количественном соотношении видов nekтона в данном регионе в 2000-е гг. не представляется возможным, так как в связи с лососевой направленностью съемок в современный период обследуется только верхняя эпипелагиаль. Тем не менее, по данным В.П. Шунтова и О.С. Темных (2011), общее количество nekтона (с учетом кальмаров) в западной части в настоящее время достигает 7–9 млн т. При этом доля лососей составляет 7–8 % летом и 4–5 % осенью.

Как указывалось выше, практически все массовые виды nekтона, от которых зависит функционирование пелагической подсистемы и которые определяют уровень выедания зоопланктона, очень пластичны в питании (Шунтов и др., 1993; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2011). Они способны легко переходить с одного объекта питания на другой, а также при определенном недостатке излюбленных объектов (эвфаузииды, копеподы) питаться хищным зоопланктоном и мелким nekтоном (Шунтов, Темных, 2011; Дулепова, 2013). Например, минтай при ухудшении кормовых условий активно потребляет щетинкочелюстных, ойкоплевр и собственную молодь. Тем не менее каждый из массовых nekтонных видов имеет свои собственные региональные особенности питания. Для минтая Берингова моря по сравнению с минтаем Охотского моря характерно гораздо более высокое потребление копепод (Чучукало, 2006), для корфо-карагинской сельди в годы пониженной численности эвфаузиид — увеличение в рационе доли личинок рыб, крылоногих моллюсков и щетинкочелюстных и т.д. (Чучукало, 2006). В этом плане «реальная» продукция сообщества зоопланктона является универсальным показателем, способным представить с учетом пластичности питания основную часть кормовой базы nekтона.

Однако этот показатель, как всякая расчетная величина, не лишен недостатков и ввиду сложности и динамичности природных процессов способен охарактеризовать лишь определенные тенденции в динамике кормовой базы и выявить своего рода «болевые» точки, где ситуация может быть критической и повлиять на кормовую обеспеченность nekтона. Такими районами в западной части Берингова моря в отдельные годы становятся мелководные и глубоководные районы, где велика доля планктонных хищников. Однако учитывая, что летом около 30 % общей биомассы зоопланктона сосредоточено в слое 200–500 м (Виноградов, Шушкина, 1987) и основная биомасса наиболее массового планктонного хищника *S. elegans* находится в эпипелагиали, можно предположить, что в целом в глубоководных районах ситуация с кормовым обеспечением nekтона за счет мезопелагиали обстоит не столь катастрофически.

К сожалению, в данном случае нельзя рассчитать уровень потребления «реальной» продукции nekтоном для всего рассматриваемого региона, так как анализируется не весь годовой цикл продуцирования органического вещества зоопланктоном. Именно поэтому показатели реальной продукции в отдельных районах отрицательны. Следовательно, именно в этих районах должно происходить за счет выедания значительное снижение биомассы нехищного зоопланктона, что уже само по себе свидетельствует об ухудшении кормовых условий в летне-осенний сезон.

Заключение

Таким образом, проведенное исследование показало, что в западной части Берингова моря существуют ландшафтные районы, где продукция нехищных зоопланктеров (как основы кормовой базы nekтона) стабильно высока и стабильно низка (соответ-

ственно северные и глубоководные районы). Наиболее высокая средняя величина продукции этой группировки была характерна для периода 2002–2006 гг. Что касается хищного зоопланктона, то в 1984–1990 и 2002–2006 гг. наибольшая его продукция была в глубоководных районах, а в 2007–2011 гг. — в северных. Полученные данные о «реальной» продукции позволяют заключить, что стабильно положительной (за исключением 2013 г.) эта величина всегда была в северных районах, а стабильно отрицательной — в глубоководных районах. Наличие таких районов дает возможность сделать предположение о некотором ухудшении кормовых условий в эпипелагиали в этом регионе в отдельные сезоны.

В целом же сопоставление общей биомассы nekтона и основных характеристик кормовой базы этого компонента в западной части Берингова моря позволяет утверждать, что уровень количественного развития nekтона (общая биомасса за определенный период) не определяется общей величиной биомассы зоопланктона или его продукционных характеристик. Это связано с тем, что формирование численности поколений различных видов рыб и кальмаров происходит на личиночном уровне, когда в питании личинок ведущую роль играет микропланктон.

Список литературы

- Алимов А.Ф.** Элементы теории функционирования водных экосистем : монография. — СПб. : Наука, 2000. — 147 с.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А.** Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана : монография. — М. : Наука, 1987. — 240 с.
- Волков А.Ф.** Горизонтальная структура планктонного сообщества Карагинского залива // Биол. моря. — 1988. — № 4. — С. 19–24.
- Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996а. — 70 с.
- Волков А.Ф.** О методике взятия проб зоопланктона // Изв. ТИНРО. — 1996б. — Т. 119. — С. 306–311.
- Волков А.Ф.** Массовое появление *Themisto libellula* в северной части Берингова моря: «вторжение» или «вспышка»? // Изв. ТИНРО. — 2012а. — Т. 168. — С. 142–151.
- Волков А.Ф.** Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «НРАFC» (экспедиция BASIS). Часть 2. Западные районы // Изв. ТИНРО. — 2012б. — Т. 169. — С. 45–66.
- Волков А.Ф.** Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «НРАFC» (экспедиция BASIS). Часть 1. Восточные районы // Изв. ТИНРО. — 2012в. — Т. 170. — С. 151–171.
- Волков А.Ф.** Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 31 с.
- Волков А.Ф.** Состояние кормовой базы тихоокеанских лососей в Беринговом море в 2003–2012 гг. (по результатам работ международной экспедиции BASIS-1 и 2) // Наст. том.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я.** Планктонные сообщества и кормовая база рыб эпипелагиали Берингова моря в осенний период // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 94–102.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А.** Характеристика планктонного сообщества Берингова моря и некоторых районов северной части Тихого океана в период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 338–365.
- Волков А.Ф., Farley E.V., Murphy J.M.** Возможна ли стабилизация в планктонном сообществе восточной части Берингова моря? // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 159–166.
- Дриц А.В., Уткина С.В.** Питание *Sagitta setosa* в слоях дневного скопления планктона в Черном море // Океанол. — 1988. — № 6. — С. 1014–1020.
- Дулепова Е.П.** Использование кормовой базы nekтоном в периоды его высокой численности в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 146–163.
- Дулепова Е.П.** Особенности структурно-функциональных характеристик зоопланктона северной части Охотского моря в «теплые» и «холодные» годы // Океанол. — 2008. — Т. 48, № 3. — С. 411–416.

- Дулепова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.
- Дулепова Е.П., Волков А.Ф., Чучукало В.И. и др.** Современный статус биоты дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 16–27.
- Зайка В.Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов : монография. — Киев : Наук. думка, 1983. — 206 с.
- Иванова М.Б.** Продукция планктонных ракообразных в пресных водах : монография. — Л. : ЗИН АН СССР, 1985. — 220 с.
- Косихина О.В.** Исследование питания Chaetognatha // Экол. моря. — 1982. — Вып. 11. — С. 79–83.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 235 с.
- Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 479 с.
- Миронов Г.Н.** Питание планктонных хищников // Тр. Севастоп. биол. станции. — 1960. — Т. 13. — С. 78–88.
- Нектон западной части Берингова моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 416 с.
- Слабинский А.М.** О питании массовых видов сагитт в зал. Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. — 1982. — Т. 106. — С. 80–83.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона в дальневосточных морях : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.
- Чучукало В.И., Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция эвфаузиид в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 164–183.
- Шебанова М.А.** Биология *C. glacialis* в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 203–210.
- Шебанова М.А.** Продукция некоторых массовых видов копепод в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 221–237.
- Шебанова М.А., Чучукало В.И.** Продукция нескольких массовых видов копепод в Охотском море в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 221–237.
- Шебанова М.А., Чучукало В.И., Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция гипериид в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 155–176.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей : монография. Т. 2 (в печати).
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П.** Современное состояние, био- и рыбопродуктивность экосистемы Берингова моря // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 358–388.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. и др.** Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в экономической зоне дальневосточных морей России // Динамика экосистем и современные проблемы сохранения биоресурсного потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщение 1. Ретроспективный анализ и обзор представлений о закономерностях в динамике популяций и сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 155. — С. 3–32.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщение 2. Современный статус пелагических и донных сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 155. — С. 33–67.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 474 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Глебов И.И.** Некоторые аспекты российского вклада в реализацию международной программы BASIS (2000–2006) // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 3–34.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Найденко С.В. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической северной 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.

Fraser J.H. Experimental feeding of some Medusa and Chaetognatha // J. Fish. Bd Canada. — 1969. — Vol. 26, № 7. — P. 1743–1762.

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

Luchin V.A., Semiletov I.P., Weller G.E. Changes in the Bering Sea region: the atmosphere–land–sea system in the second half of the twentieth century // Progr. Oceanogr. — 2002. — Vol. 55(1–2). — P. 23–44.

Stabeno P.J., Kachel N.B., Moore S.E. et al. Comparison of warm and cold years on the south eastern Bering Sea shelf and some implications for the ecosystem // Deep-Sea Res. II. — 2012. — Vol. 65-70. — P. 31–45.

Stabeno P.J., Schumacher J.D., Ohtani K. The physical oceanography of the Bering Sea // Dynamics of the Bering Sea. — Fairbanks : Univ. of Alaska Sea Grant College Program, 1999. — P. 1–28.

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

Поступила в редакцию 20.08.14 г.