

УДК 574.52(265.53)

В.П. Шунтов, О.А. Иванов, К.М. Горбатенко*Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**ЧТО ЖЕ ПРОИЗОШЛО В ЭКОСИСТЕМЕ ОХОТСКОГО МОРЯ
В 2008–2018 ГГ.?**

Дан критический анализ основных выводов статьи Ю.И. Зуенко с соавторами в настоящем томе «Известий ТИНРО» об изменениях в биоте Охотского моря в 2008–2018 гг. Убедительно показав, что в последнее десятилетие в Охотском море продолжалось потепление, охватившее все его слои, авторы не смогли дать веских объяснений происходящим изменениям как в сообществах, так и в состоянии запасов промысловых гидробионтов. При этом они в основном проигнорировали результаты многолетних исследований ТИНРО по биоресурсам с экосистемных позиций. Во второй части нашей статьи приводятся некоторые тотальные количественные оценки динамики зоопланктона, зообентоса, рыб и других гидробионтов Охотского моря, а также схемы потоков вещества и энергии по трофическим сетям моря. Обосновывается вывод о нормальном функционировании экосистемы Охотского моря в настоящее время. При этом выражается сомнение в верности концепции Ю.И. Зуенко о перестройке экосистемы Охотского моря в направлении от высокой продуктивности и низкой эффективности функционирования к пониженной продуктивности с высокой эффективностью функционирования.

Ключевые слова: экосистема, Охотское море, динамика численности, рыбы, зоопланктон, бентос, биологическая продуктивность, функционирование сообществ.

DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-62-82.

Shuntov V.P., Ivanov O.A., Gorbatenko K.M. What happened in the ecosystem of the Okhotsk Sea in 2008–2018? // *Izv. TINRO*. — 2019. — Vol. 197. — P. 62–82.

Critical analysis is done of the main conclusions in the article published by Yury Zuenko and co-authors in this issue of «Izvestia TINRO» journal about changes in the Okhotsk Sea biota in 2008–2018. In that paper, a continuing warming in all layers of the sea is shown quite convincingly, but weight explanations of the observed changes in marine communities and commercial stocks are not offered. Moreover, the authors ignore results of long-term studies of the Okhotsk Sea bioresources conducted from ecosystem positions. From this alternative point of view, some integrated quantitative data on dynamics of zooplankton, zoobenthos, fish, and other biota in the Okhotsk Sea are presented, as well as the schemes of organic matter and energy flows through trophic networks that show a normal functioning of the Okhotsk Sea ecosystem at the present time. On the base of these data, doubts are claimed in correctness of Zuenko's concept of the ecosystem restructuring in direction to lower productivity and higher efficiency of its functioning.

* Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, e-mail: shuntov.vp@yandex.ru; Иванов Олег Альбертович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: oleg.ivanov@tinro-center.ru; Горбатенко Константин Михайлович, доктор биологических наук, заведующий сектором, e-mail: dr.gorbatenko@yandex.ru.

Shuntov Vyacheslav P., D.Biol., professor, principal researcher, e-mail: shuntov.vp@yandex.ru; Ivanov Oleg A., D.Biol., head of laboratory, e-mail: oleg.ivanov@tinro-center.ru; Gorbatenko Konstantin M., D.Biol., head of section, e-mail: dr.gorbatenko@yandex.ru.

Key words: marine ecosystem, Okhotsk Sea, dynamics of abundance, fish stock, zooplankton, benthos, biological productivity, ecosystem functioning.

Введение

Появление настоящей статьи связано с озвученным в конце 2018 г. на симпозиуме ICES докладом «Современные изменения в экосистеме Охотского моря (2008–2018 гг.)», подготовленным большим коллективом (всего 14 человек) океанологов и биологов ТИНРО-центра во главе с Ю.И. Зуенко. Аналогичные доклады были представлены и по другим районам Северной Пацифики. В решениях сессии ICES есть рекомендация опубликовать доклады в национальных издательствах.

Доклад Ю.И. Зуенко с соавторами в виде коллективной статьи включен в настоящий том «Известий ТИНРО».

На наш взгляд, коллективный доклад (как и статья) не отражает результаты российских экосистемных исследований биологических ресурсов Охотского моря. Более того, вызывают большие сомнения некоторые из выдвинутых в нем постулатов о причинно-следственных перестройках в биоте моря. В нашей статье, с одной стороны, мы критически рассматриваем результаты анализа данных и выводы Ю.И. Зуенко с соавторами, а с другой — предлагаем свои взгляды на современное состояние экосистемы моря, т.е. это научная дискуссия, имеющая целью поиск более правдоподобных объяснений экосистемных перестроек дальневосточных морей.

О структуре коллективной статьи на тему изменений в экосистеме Охотского моря

Значительная часть статьи Ю.И. Зуенко с соавторами посвящена динамике климато-океанологических условий в Охотском море (метеорологические, океанологические и гидрохимические условия). Отмечается, что эпохальное потепление в Северной Пацифике началось в 1980-е гг. В 2000-е гг. оно продолжалось, при этом ослабевали северные муссоны, и лишь в последние годы обозначилась обратная тенденция, хотя температура воздуха над Охотским морем остается относительно высокой. Авторы подтверждают известное снижение ледовитости Охотского моря с 1984 г. Минимальная ледовитость (ниже нормы на 14–17 %) наблюдалась в зимы 2009, 2011, 2015 гг. В относительно холодную зиму 2012 г. ледовитость моря приближалась к среднемуго-летнему уровню.

Подчеркивается, что формирование термохалинных характеристик вод Охотского моря определяется в основном двумя процессами: зимним выхолаживанием и водообменном с Тихим океаном, а на юге моря — также с Японским морем. После 2004 г. усиленная циклоническая циркуляция обусловила мощные потоки теплого воздуха на север в осенне-зимний период. Следствием этого стали теплые зимы и малая ледовитость моря, особенно в 2009–2015 гг. В эти годы поверхностный слой и летом прогревался сильнее обычного. В холодном подповерхностном слое (результат зимней конвекции) и в верхней части теплого промежуточного слоя потепление было менее выражено, за исключением последних лет.

В последние годы понизилась соленость подповерхностного слоя и произошло его заглубление: весной 2004–2009 гг. — толщина 20–30 м (норма), а весной 2013–2017 гг. — 50–70 м.

Из-за теплых зим последних десятилетий значительно снизилась продукция плотных донных вод на северном шельфе Охотского моря. Эти воды с низкой температурой, высокой соленостью и высоким содержанием кислорода, сползая с шельфа в процессе склоновой конвекции, вентилируют промежуточный слой моря, но в данном случае уменьшение количества таких вод привело к деоксигенизации.

Из других изменений в гидрологическом режиме отмечено ослабление Западно-Камчатского течения, несущего тихоокеанские воды, хотя в последние годы расход этого течения несколько увеличился.

Установленные для 2000-х гг. изменения в климато-гидрологических процессах существенны. Однако авторы коллективной статьи признают, что для верхнего слоя моря какие-либо долгопериодные тенденции гидрохимических процессов выявить не удалось. В промежуточном слое отмечена тенденция к уменьшению содержания растворенного кислорода в его нижней части при слабом росте в верхней части за счет ослабления склоновой конвекции.

Оценивая «фоновую часть» статьи, можно резюмировать, что она выполнена и представлена профессионально и подкреплена достоверными рядами наблюдений.

К сожалению, биологическая и биоресурсная части статьи не только неубедительны, они поверхностны и их нельзя квалифицировать как качественный анализ.

Раздел статьи о фитопланктоне основан на анализе спутниковых данных о цветности поверхности моря, зависящей от концентраций хлорофилла. Известно, что поверхностные концентрации хлорофилла не отражают весь фотосинтетический слой. К тому же в данном случае анализировалась только центральная глубоководная часть моря, поэтому все основные апвеллинги моря оказались за пределами этого полигона. Кроме того, акцент делается на весеннее цветение, когда в фитопланктоне преобладают крупные диатомовые водоросли. Но хорошо известно, что значительный фотосинтез происходит не только весной, а различные таксономические группы фитопланктона конвейерно сменяют друг друга в течение всего года, поэтому на весеннюю вспышку фитопланктона приходится заметная, но не решающая часть первичной продукции. В статье отмечается, что в 2000-е гг. происходит снижение интенсивности цветения в центральной части моря и в связи с этим ожидается снижение обилия зоопланктона. С формальной позиции подобные заключения вообще возможны, но они не объясняют суть явления хотя бы потому, что в питании зоопланктона большое значение имеет не только фитопланктон, но также бактерии и простейшие. И говоря о первопище в Охотском море, нельзя забывать, что его глубоководную котловину окаймляет серия апвеллингов, приуроченных к проливам и резким изменениям рельефа дна.

В разделе о зоопланктоне авторы без серьезного осмысливания сделали некоторые «вытяжки» из недавних публикаций экосистемных наработок биоценологического направления ТИНРО. В частности, упомянули известные факты о снижении количества зоопланктона на севере Охотского моря в последние годы, но в качестве иллюстрации привели только весенние биомассы по этой части моря. Более подробно на данном компоненте биоты мы остановимся ниже при оценке текущего состояния кормовой базы нектона.

Еще один «объектный» раздел статьи посвящен минтаю, сельди, камбалам, черному палтусу и 5 видам крабов. В основном это краткая информация (типа популярных справок) о состоянии запасов и промысловом изъятии этих гидробионтов. В качестве причины изменения их запасов упоминается в основном промысел. Правда, вспоминаются косатки, которые снимают много палтуса с ярусов и донных сетей. По черному палтусу, кроме того, делается заключение, что его запас и уловы в последние годы растут. Однако на приведенном графике четко показано, что пик вылова около 20 тыс. т был в 2000 г., после чего он поступательно снижался, а наиболее низкий его уровень, около 9 тыс. т, пришелся на 2017 и 2018 гг.

Особых комментариев заслуживает позиция авторов по главной промысловой рыбе Охотского моря и в целом дальневосточных российских вод — минтаю. Изучению этого вида в ТИНРО в течение многих лет уделяется большое внимание, при этом ежегодно выполняются икорные, акустические и масштабные траловые учетные съемки. В представлениях же авторов о динамике численности минтая и факторах, ее обуславливающих, присутствуют противоречивость и просто недопонимание этого явления. С одной стороны, утверждается, что для этой рыбы характерны флюктуации запаса (и это верно). Но здесь же пишется о стабилизации запаса и при высокой, и при низкой численности. Известно, что для флюктуирующих видов характерно формирование волн численности, а основная проблема при причинно-следственном их анализе — установление причин (лимитирующих факторов), вызывающих подъемы и падение

урожайности поколений. В статье причиной объявляется нестабильность урожайности поколений. В качестве возможных причин появления высокочисленных поколений предполагается потепление вод (в том числе усиление их затока из Тихого океана). Снижение же запаса во второй половине 1990-х гг., помимо неурожайности поколений, объясняется перепромыслом, хотя перепромысел для массовых флюктуирующих рыб маловероятен (кроме запредельных уровней промыслового пресса). Что касается таких генерализованных факторов, как потепление или похолодание, то их упоминание не приближает к пониманию механизма действия лимитирующих факторов.

Некоторые авторы статьи, судя по всему, не считают важнейшими условиями, определяющими успешность воспроизводства, популяционные и эндогенные факторы, от которых зависит жизнестойкость особей и группировок в целом. Эта оговорка не случайна. Создается впечатление, что разные части статьи, где упоминается минтай, писали разные авторы, которые даже не пытались согласовать свои позиции. Так, в разделе о рыбах и крабах представлен график межгодовой динамики запаса минтая в связи с потеплением в Охотском море, который трактуется специалистом лаборатории минтая и сельди (Е.Е. Овсянников)*. В разделе же «Обсуждение результатов», несомненно, написанном первым автором (Ю.И. Зуенко), дается уже другая трактовка причин динамики численности минтая. Здесь основной акцент делается на внутривидовые механизмы регулирования численности, но в данном случае имеется в виду только отрицательная зависимость между нерестовым запасом и пополнением. На минтай Охотского моря эта основополагающая идея была перенесена из недавней работы Ю.И. Зуенко и В.А. Нуждина [2018] по приморскому минтаю. В ней автоколебания в динамике количества минтая связываются с периодическими превышениями оптимальной численности популяции относительно экологической емкости биотопа, которая определяется термическим состоянием промежуточной водной массы. Но в данном случае биотоп и его границы, от расположения которых зависит выживаемость, не обосновываются, а просто назначаются. Сильно занижен и диапазон низкой и высокой численности минтая. Авторы не знают или забыли, что в холодные 1940–1960-е гг. минтай временами было на порядок больше, чем в наше время. В некоторые периоды здесь размножался не только весенний, но и осенний минтай. Акцент же на границы экологической емкости подразумевает конкуренцию за пищу, в том числе внутривидовую, которая не рассчитывалась и не могла рассчитываться, так как авторы не располагают данными по кормовой базе личинок и мальков минтая. Специально на япономорской модели Зуенко-Нуждина в данном случае останавливаться нет смысла, так как она формальна (начиная с определения границ экологической емкости). Только заметим еще, что большие сомнения вызывает реконструкция 60-летнего ряда поколений приморского минтая, учитывая недостаточно надежный уровень его исследований в разные годы. От этого, кстати, зависит и точность оценок на разных уровнях численности минтая.

По-видимому, полной уверенности в правдоподобности заключения о современном статусе минтая и его автоколебательной динамике в Охотском море у Ю.И. Зуенко нет, поэтому он сделал оговорку о том, что в крупном временном масштабе нельзя исключить и влияние изменений условий среды. Согласился он и с перепромыслом охотоморского минтая в 1990-е гг. Кстати, в своей монографии по промысловой океанологии Японского моря [Зуенко, 2008] он отдал полное предпочтение зависимости динамики численности минтая и других рыб от океанологических условий, т.е. обосновывал совсем иные подходы.

Очевидно, что при очень обширном ареале минтая в разных районах набор и приоритеты лимитирующих численность факторов не могут быть идентичными. Поэтому автоматическое перенесение идеи формальной модели по приморскому минтаю на Охотское море вообще вряд ли возможно. В то же время вспоминаются

* Что это так, видно по фразе, где речь идет о сельди Охотского моря, в том числе о стабилизации запасов этого флюктуирующего вида рыб.

1980-е гг., когда все группировки минтая от зал. Аляска и Берингова моря до Японского моря с конца 1970-х гг. значительно увеличили численность. В Японском море помимо шельфа и свала глубин минтай при нагуле занимал нижнюю эпипелагиаль и верхнюю мезопелагиаль всей глубоководной части моря [Шунтов и др., 1993]. В эти годы также увеличили численность популяции трески от северной части Берингова до Японского морей. В дальнейшем такой тотальной синхронности и у минтая, и у трески уже не было.

Помня, что изначальная цель статьи состояла в анализе современного (2008–2018 гг.) состояния экосистемы Охотского моря, в заключение Ю.И. Зуенко сформулировал некоторые выводы о современном состоянии океанологических условий и некоторых групп биоты Охотского моря. Не вызывают сомнения выводы об однонаправленном (во всех районах, во всех слоях, во все сезоны) ходе потепления. Уменьшение в 2000-е гг. концентраций хлорофилла *a* снизило мощность весеннего цветения, что является следствием ослабления конвекции и связанного с этим сокращения круговорота биогенных элементов. В то же время делается вывод, что снижение первичной продуктивности пока не имеет значения для донных рыб и беспозвоночных. Не обнаружено и признаков влияния на их запасы дезоксигенизации глубинных слоев моря. При этом утверждается, что динамика запасов некоторых видов (минтай, палтусы, крабы) в значительной мере определяется мерами по регулированию промысла либо отсутствием должного регулирования. Итоговый же вывод подчеркивает, что современные изменения в макроэкосистеме Охотского моря соответствуют концепции перестройки субполярных экосистем под влиянием потепления климата в направлении уменьшения продуктивности при увеличении эффективности их функционирования. Так как о функционировании экосистемы Охотского моря в статье ничего не говорилось (в связи с отсутствием у ее авторов разработок на этот счет), возникает вопрос об истоках данной концепции перестроек в субполярных экосистемах. Оказывается, что идея этой концепции была сформулирована Ю.И. Зуенко [2009] в его докторской диссертации по динамике экосистемы Японского моря в связи с изменениями климата. 10 лет назад Ю.И. Зуенко сделал вывод о том, что в последние десятилетия в экосистеме Японского моря под влиянием потепления произошли преобразования в направлении от высокопродуктивной системы с низкой эффективностью функционирования, что типично для экосистем умеренных широт, к менее продуктивной системе с более высокой эффективностью функционирования, типичной для субтропических вод Мирового океана. С точки зрения состояния промысловых ресурсов подобные изменения, по его мнению, являются в основном позитивными.

Сомнение в возможности перенесения этой концепции на экосистему Охотского моря ниже будет дополнительно рассмотрено с привлечением трофологических и других данных комплексного изучения его биоресурсов. Здесь же только отметим, что признаки преобразования экосистем в определенном направлении совсем не означают, что эти преобразования должны зайти обязательно далеко, т.е. до кардинальных перестроек. После появления концепции прошло еще 10 лет, и хотя в теплое время года в северную часть Японского моря, как и ранее, на лето приходят или приносятся течениями довольно много южных видов, биогеографический статус этих вод не изменился. Приморский шельф так и не стал и не мог стать субтропическим. Он был и остается южнобореальным.

В коллективной статье Охотское море отнесено к субполярным экосистемам. В нем преобладают высоко- и широкобореальные виды. Следовательно, по логике концепции его биота также начала преобразовываться в сторону развития субтропического сценария. Вообще это было бы очень хорошо, но, к сожалению, невозможно. Из-за очень сурового гидрологического режима (достаточно вспомнить обширные холодные линзы вод на шельфе и мощный холодный промежуточный слой) даже при дальнейшем продолжительном потеплении сообщества Охотского моря только приблизятся к ситуации, наблюдаемой в восточной части Берингова моря и зал. Аляска. А лучшего и желать не надо.

Возвращаясь к перестройкам в Японском море в зависимости от теплых и холодных тенденций, следует привести известные факты из его более холодного прошлого, т.е. из 19-го и самого начала 20-го столетий. В исторических восточных хрониках отмечалось, что сардина иваси рыба неверная, а минтай отнесен к верным рыбам. Значит, в промысловом количестве он был всегда или почти всегда. Особенно показательна в этом смысле сахалино-хоккайдская сельдь. Более полувека ее уловы в водах Хоккайдо и южной части Сахалина не опускались ниже 500 тыс. т, достигая в отдельные годы 1 млн т. Судя по всему, ее было много не только во 2-й половине 19-го и первые десятилетия 20-го веков, но и на несколько десятилетий раньше [Uda, 1952, 1957; Шунтов, Васильков, 1981, 1982; Соколовский, Глебова, 1985; Шунтов, 2016]. Напомним, что весь 19-й век относится к холодной эпохе. А эффективность функционирования в то время экосистемы вод, омывающих япономорские и охотоморские побережья Хоккайдо и Сахалина, наглядно показывает упомянутая популяция сельди. Она имела численность, уровня которой не достигает ни одна другая популяция тихоокеанских сельдей. В то же время она имела относительно ограниченный по площади нагульный ареал. Следовательно, ей хватало пищи не только для выживания, но и для процветания.

Некоторые данные экосистемного изучения биологических ресурсов Охотского моря

Экосистемное изучение биологических ресурсов дальневосточных морей началось с организации ежегодных комплексных экспедиций ТИНРО в начале 1980-х гг. На первых порах основной упор делался на сбор количественной информации по основным крупным группам биоты — зоопланктону, бентосу, нектону и нектобентосу, в меньшей степени фитопланктону, простейшим, морским птицам и морским млекопитающим. Такая ориентация на накопление именно количественной информации со всей акватории дальневосточных российских вод была связана с ревизией устаревших представлений о масштабах биоресурсов, био- и промысловой рыбопродуктивности этих вод. По большинству компонентов биоты бытовали представления об ограниченной экологической емкости дальневосточных вод, дефиците пищи для промысловых видов и жесткой конкуренции за нее.

Результаты исследований широко публиковались, в том числе в многолетних обобщающих сводках, на некоторые из них ниже будут сделаны ссылки. Особую ценность представляют созданные в ТИНРО-центре базы данных по зоопланктону, нектону и нектобентосу. Количественная информация (численность и биомасса на единицу площади) по этим группам опубликована в серии табличных справочников [Макрофауна..., 2012, 2014; Сетной зоопланктон..., 2016]. В коллективной статье Ю.И. Зуенко с соавторами [наст. том] вся эта информация и соответствующие выводы в опубликованных трудах почти не упоминаются, а имеющиеся ссылки на некоторые работы ограничиваются формальным их перечислением. Поэтому кратко остановимся на некоторых количественных оценках и выводах о функционировании пелагических и донных биоценозов Охотского моря.

В результате накопления обширной количественной информации неизбежными стали попытки построить схемы биологического баланса моря, т.е. обосновать потоки вещества и энергии по трофическим уровням экосистемы моря в целом. Первая из них была предпринята В.П. Шунтовым и Е.П. Дулеповой [1996], которые использовали данные 1980-х — начало 1990-х гг. В.И. Радченко [2015] с помощью модели «ЭКОПАС» обобщил данные 1990-х — начала 2000-х гг., а К.М. Горбатенко [2018] — данные за 2000-е гг. с применением изотопного метода и больших новых массивов данных по энергетическим характеристикам 118 многочисленных видов зоопланктона, зообентоса, рыб, кальмаров, крабов и других беспозвоночных.

Объем суммарного органического вещества в этих оценках укладывается в интервале 17,85–23,90 млрд т сырого вещества с долей первичной продукции 63–78 %. Этот диапазон вряд ли можно считать большим, если учесть, что для осреднения использовались различные ряды лет. В частности К.М. Горбатенко использовал данные только за 2000-е гг. Решающий отпечаток на некоторые различия трех оценок наложили данные по первичной продукции и продукции мирного (нехищного) зоопланктона. Объемы

первичной продукции в сыром весе составили $15,15 \cdot 10^9$ т [Шунтов, Дулепова, 1996], $14,37 \cdot 10^9$ т [Радченко, 2015], $13,90 \cdot 10^9$ т [Горбатенко, 2018], а продукция мирного зоопланктона — соответственно $2,52 \cdot 10^9$, $2,60 \cdot 10^9$ и $2,28 \cdot 10^9$ т.

До настоящего времени наименее надежными остаются оценки (во многом экспертные) первичной продукции, бактерий и простейших. Некоторым исключением здесь стали совместные экспедиции ТИНРО, ВНИРО и РАН в начале 1990-х гг., во время которых по этим группам удалось сделать больше, чем за всю историю изучения природы Охотского моря [Комплексные исследования..., 1997].

При оценках экологических ситуаций и состояния биоресурсов значительное внимание уделяется зоопланктону, являющемуся основой кормовой базы nekтона, в частности доминирующих в промысле минтая, сельди и лососей и ранних стадий донных видов. Наиболее высокие концентрации (а следовательно и запас) зоопланктона наблюдались в Охотском море в 1980-е и в начале 1990-х гг. В это время они были значительно выше, чем в Беринговом море, если исходить из ночных уловов (табл. 1). Но на рубеже 1990 и 2000-х гг. Охотское море уже уступало Берингову.

Средняя дневная и ночная биомасса зоопланктона в эпипелагиали Берингова и Охотского морей в различные периоды [Шунтов и др., 2007], мг/м³

Table 1

Mean day and night biomass of zooplankton in the epipelagic layer of the Bering and Okhotsk Seas, by periods, mg/m³ [from: Шунтов и др., 2007]

Время суток, море	Внутренний шельф			Внешний шельф			Глубоководные районы		
	1984–1990 гг.	1991–1995 гг.	1996–2006 гг.	1984–1990 гг.	1991–1995 гг.	1996–2006 гг.	1984–1990 гг.	1991–1995 гг.	1996–2006 гг.
День									
Берингово море	1112	1217	1047	926	1138	1081	646	824	917
Охотское море	1216	735	714	998	661	836	836	547	650
Ночь									
Берингово море	1288	559	1344	1034	1013	1109	623	687	1039
Охотское море	1897	1786	1445	1518	1004	1253	1495	1157	916

Оба моря находятся в субполярных широтах, и их коснулось современное потепление. Но, как видим, динамика планктона в них происходила по разным сценариям. Вообще формальное сопоставление биомассы зоопланктона в разных районах может привести к недостоверным выводам. Существенный и даже решающий отпечаток на оценки биомасс накладывает соотношение мелкой, средней и крупной его размерных фракций, а также соотношение таксономических групп. Так, не наблюдается четких различий в дневных и ночных уловах мелкого планктона. Более высокие уловы средней фракции, особенно в Охотском море, бывают в ночное время. Для макропланктона в этом смысле характерны большие региональные различия. В Беринговом море они чаще бывают выше днем или мало различаются в светлое и темное время суток. В Охотском море ночные концентрации почти всегда выше [Шунтов и др., 2007; Шунтов, Волвенко, 2017]. В этом море основные группы макропланктона — эвфаузииды, копеподы, гиперииды и частично сагитты — более многочисленны в эпипелагиали ночью. В Беринговом море это характерно для эвфаузиид и гипериид, но по сравнению с Охотским морем их доля здесь гораздо меньше.

Важно подчеркнуть и другое. Изложенное выше суждение при сравнении морей правомочно и для сравнения разных районов и ландшафтных зон в пределах каждого моря. Это наглядно демонстрирует рис. 1. Если иметь в виду только 2000-е гг., то хорошо видно снижение концентраций в северной мелководной части Охотского моря и увеличение в южной глубоководной. Однако, как видно на рис. 2 и 3, снижение и в северной части моря не было обвальным с последствиями в кормовой базе.

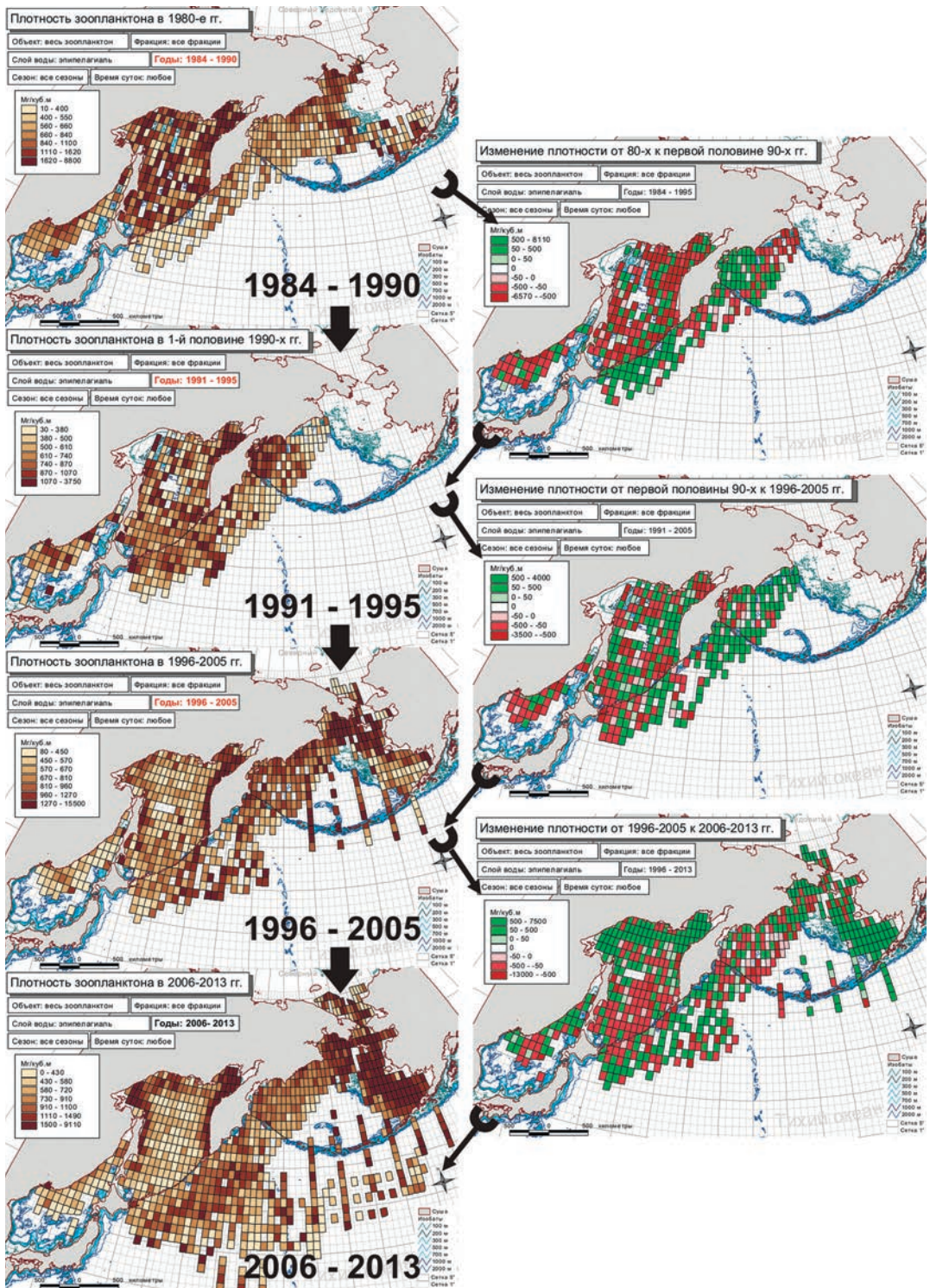


Рис. 1. Многолетняя динамика суммарной биомассы зоопланктона в эпипелагиали Северной Пацифики, mg/m^3 . На трех картах справа показаны межсезонные изменения: *красным* — убыль, *зеленым* — прирост биомассы [Волвенко, 2016]

Fig. 1. Long-term dynamics of total zooplankton biomass in the epipelagic layer of the North Pacific, mg/m^3 [from: Волвенко, 2016]. Right inserts: interseason change of the biomass (*red* — decreasing, *green* — increasing)

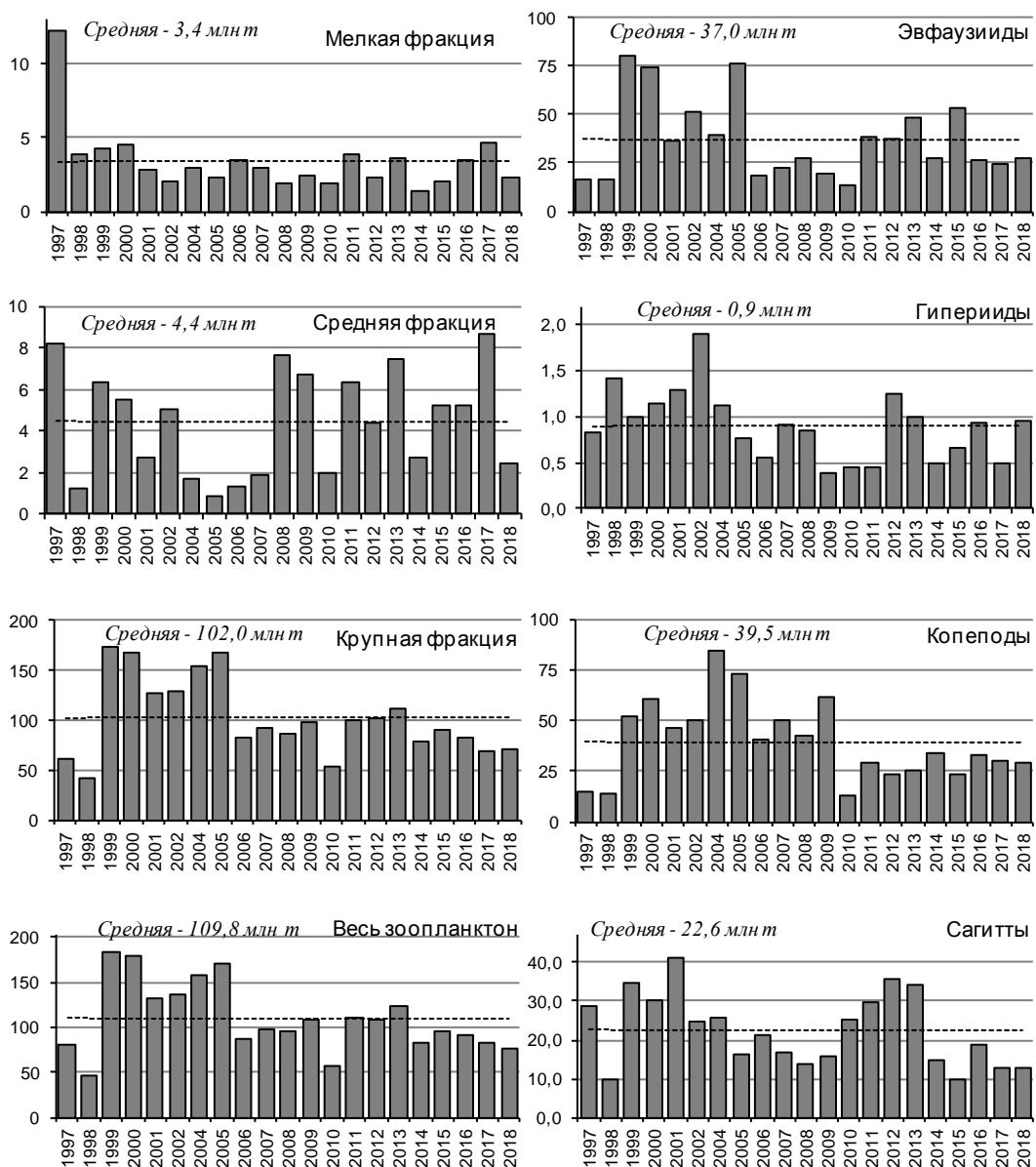


Рис. 2. Межгодовые изменения биомассы сетного зоопланктона в Охотском море весной 1997–2018 гг., млн т

Fig. 2. Interannual changes of net zooplankton stock in the Okhotsk Sea in springs of 1997–2018, 10^6 t

Восточная часть Охотского моря, как известно, более теплая, чем западная. В летнее время во все периоды запас зоопланктона несколько выше в восточной части, а осенью — чаще выше в западной (табл. 2). Но различия в оба сезона не выглядят кардинальными.

Скалькулированные объемы потребления пищи nekтоном и их доли от запасов макропланктона (табл. 3) внушительны, но они несколько завышены, так как у многих видов nekтона заметную долю рационов занимают мелкие рыбы и кальмары. Так, в питании минтая Охотского моря на долю мелкого nekтона приходится около 16,5 млн т [Шунтов и др., 1993]. Кроме того, в годовом цикле более правомочны сопоставления рационов не с запасами планктона, а с его продукцией. По ориентировочным расчетам в таком случае соотношение планктон/рацион увеличится примерно в 4 раза [Шунтов, Темных, 2011; Шунтов, 2016]. Таким образом, значительного и тем более

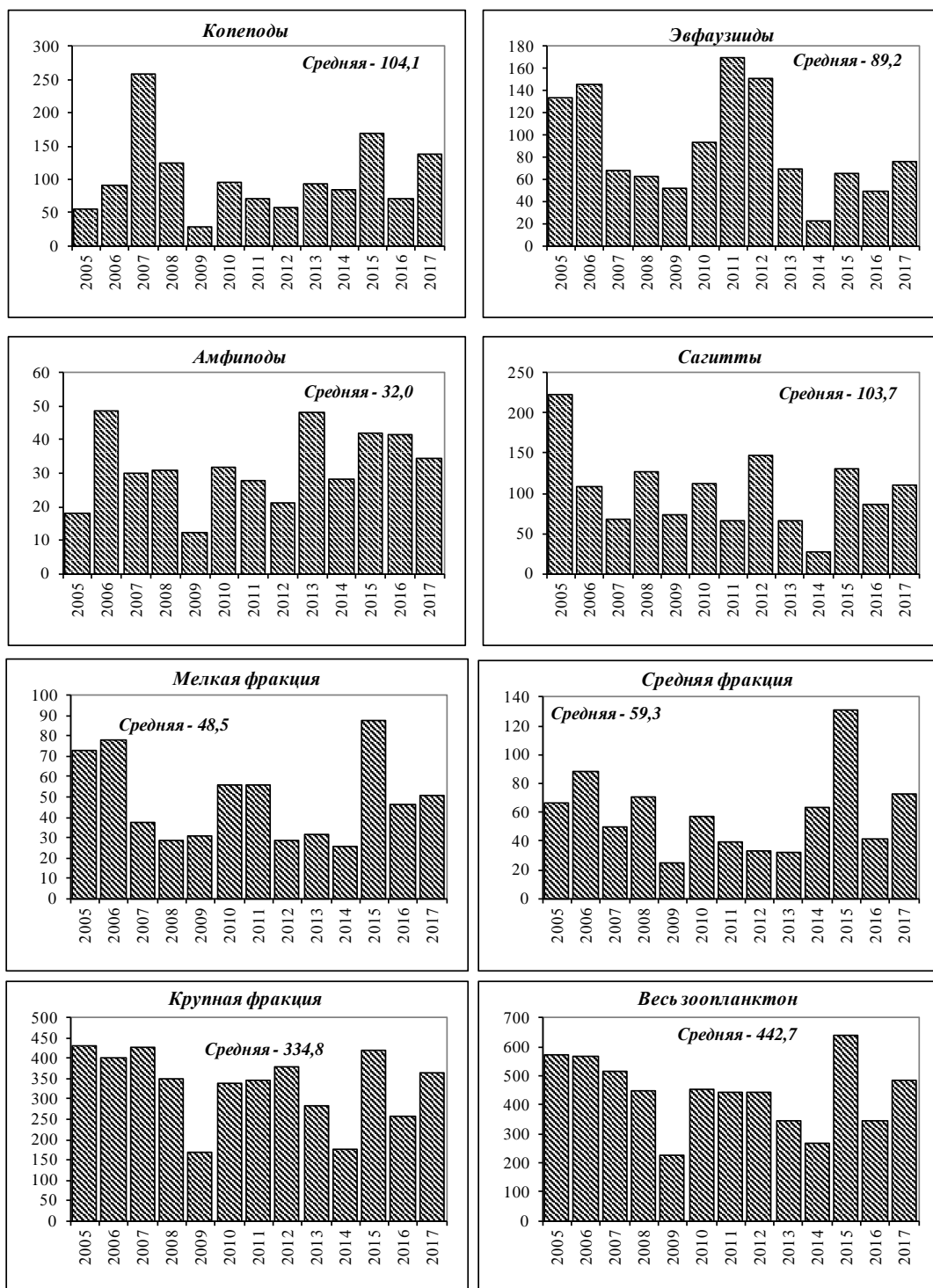


Рис. 3. Межгодовые изменения биомассы нетного зоопланктона в Охотском море осенью 2005–2017 гг., мг/м³

Fig. 3. Interannual changes of net zooplankton biomass in the Okhotsk Sea in falls of 2005–2017, mg/m³

тотального выедания кормовой базы не наблюдается. Не случайно, что за весь многолетний период экосистемных исследований биоресурсов дальневосточных морей в нектоне не отмечалось жесткой конкуренции за пищу. Но здесь сразу необходимо подчеркнуть, что данный вывод совершенно не касается личинок и ранних мальков

Таблица 2

Многолетняя динамика запасов всего зоопланктона в западной и восточной частях Охотского моря в летний и осенний периоды, млн т [Шунтов, 2016]

Table 2

Long-term dynamics of zooplankton stocks in the western and eastern parts of the Okhotsk Sea in summer and autumn, 10^6 t [from: Шунтов, 2016]

Годы	Летний период		Осенний период	
	Восточная часть, районы 1, 2, 6–8, 13, 14	Западная часть, районы 3–5, 10, 11	Восточная часть, районы 1, 2, 6–8, 13, 14	Западная часть, районы 3–5, 10, 11
1984–1990	136,3	131,0	136,2	130,0
1991–1995	100,7	82,1	96,0	78,1
1996–2000	85,7	69,6	58,7	80,7
2001–2005	82,3	74,7	60,4	105,9
2006–2011	88,0	61,7	57,7	80,5

Примечания. Здесь и далее: районы 1–5 — северная часть моря; 6 — район впадины ТИНРО; 7, 8 — западнокамчатский шельф; 10, 11 — сахалинский шельф; 13, 14 — шельф Курильских островов. Не включены глубоководные котловины, районы 9 и 12.

нектонных, нектобентосных и бентосных видов, кормовой базой которых служат фито-, микрозоопланктон, простейшие и бактерии. На этом уровне многогранный вопрос обеспеченности пищей во всех отношениях почти не изучен и почти не фигурирует в современных исследованиях. Помимо прочего он важен не только при исследованиях формирования урожайности поколений, но и при попытках разобраться в параметрах экологической емкости.

Таблица 3

Многолетняя динамика среднегодового потребления пищи нектоном (1) и биомасса макропланктона (2) в эпипелагиали (0–200) и в слое 0–1000 м в Охотском море, млн т [Шунтов, Темных, 2011]

Table 3

Long-term dynamics of mean annual values of food consumption by nekton (1) and biomass of macroplankton (2) in the layers 0–200 m and 0–1000 m in the Okhotsk Sea, 10^6 t [from: Шунтов, Темных, 2011]

Слой пелагиали		1980–1990 гг.	1991–1995 гг.	1996–2005 г.
0–200 м	1	210,0	150,0	195,0
	2	286,49	261,30	239,01
0–1000 м	1	289	229	274
	2	434	396	362

Основным выводом в коллективной статье о современных изменениях в экосистеме Охотского моря, как уже подчеркивалось выше, служит утверждение о том, что увеличение эффективности ее функционирования происходит при уменьшении продуктивности. Авторы этой концепции не заметили, как попали в своего рода ловушку, приняв за экосистему только два ее блока — первичную продукцию и биомассу зоопланктона, о которых судили только по одному сезону и только по одной части моря. Суть этой ошибки не изменится, если даже говорить не о биомассе, а о продукции зоопланктона. Хорошо известно, что недоиспользованный в трофических сетях фитопланктон не теряется в экосистеме. Он формирует детрит, который также вовлекается в трофические потоки, в первую очередь различных донных беспозвоночных. А Охотское море известно не только своей рыбопродуктивностью, но и богатой бентосной фауной, формирующей кормовую базу донных рыб, некоторых млекопитающих, морских, болотных и водоплавающих птиц. В 2000-е гг. биомассы бентоса в большинстве районов Охотского моря увеличились или остались на прежнем уровне (табл. 4–6). Высокие концентрации запасов бентоса являются важной предпосылкой для формирования значительной численности донных и придонных рыб. На примере Охотского моря, кроме того, хорошо видно, что в наиболее холодных зонах умеренных

Таблица 4

Средняя биомасса (г/м²) и соотношение таксономических групп (%) бентоса на шельфе западной Камчатки в 1980-е гг. и 2004 г. [Надточий и др., 2007]

Table 4

Mean biomass (g/m²) and percentage of taxonomic groups for benthos on the shelf of West Kamchatka in 1980s and 2004 [from: Надточий и др., 2007]

Таксон	1980-е гг.	2004 г.
Spongia	11,10	3,17
Polychaeta	17,60	16,51
Bivalvia	10,60	28,02
Cirripedia	4,20	+
Echinoidea	40,00	29,66
Holothuroidea	1,80	6,32
Прочие	14,70	16,32
Средняя биомасса	343,80	323,10
Кол-во станций	110	117

Таблица 5

Средняя биомасса (г/м²) и соотношение таксономических групп (%) бентоса на шельфе восточного Сахалина в 1977 и 2002 гг. [Надточий и др., 2004, 2007]

Table 5

Mean biomass (g/m²) and percentage of taxonomic groups for benthos on the shelf of East Sakhalin in 1977 and 2002 [from: Надточий и др., 2004, 2007]

Таксон	1977 г.	2002 г.
Spongia	1,2	5,3
Actiniaria	3,5	3,1
Polychaeta	11,9	9,2
Sipunculidae	6,0	5,8
Cirripedia	2,8	13,1
Amphipoda	4,4	5,5
Bivalvia	10,0	11,5
Ophiuroidea	5,9	2,4
Echinoidea	36,2	25,2
Прочие	18,1	18,9
Средняя биомасса	339,1	421,5
Кол-во станций	94	95

Таблица 6

Средняя биомасса (г/м²) и соотношение таксономических групп (%) бентоса в зал. Шелихова в 1986 и 2004 гг. [Надточий и др., 2007]

Table 6

Mean biomass (g/m²) and percentage of taxonomic groups for benthos on the shelf of Shelikhov Bay in 1986 and 2004 [from: Надточий и др., 2007]

Таксон	1986 г.	2004 г.
Spongia	14,44	5,68
Polychaeta	5,03	5,83
Cirripedia	18,12	15,90
Bivalvia	24,49	23,71
Ophiuroidea	77,65	22,67
Echinoidea	17,14	17,15
Прочие	13,13	9,06
Средняя биомасса	544,69	604,87
Кол-во станций	44	44

вод низкие температуры оказывают сдерживающее влияние на развитие продуктивности донных ихтиоценозов. Более эвритермны в целом беспозвоночные.

В Охотском море на шельфе наиболее холодные его северная часть (районы 1–5) и воды Сахалина (районы 10 и 11), а теплые — западнокамчатские (районы 7 и 8) и прикурильские (районы 13 и 14) воды. В холодных районах значительно преобладают беспозвоночные (не только обычный дночерпательный бентос, но и промысловые виды — крабы, крабоиды, иглокожие, креветки, моллюски). В районах, находящихся под влиянием океанических вод, соотношение видов обратное (табл. 7). На свале глубин Охотского моря, особенно на границе с шельфом, также беспозвоночные преобладают над рыбами (табл. 8). Кроме холодноводности это связано с тем, что кормовая база для донных рыб-бентофагов здесь ограничена, а придонные и донные хищники ориентируются в первую очередь на пелагических рыб и кальмаров.

Таблица 7

Биомасса и плотность концентраций рыб и макрофауны беспозвоночных в различных районах шельфа Охотского моря [Шунтов, Темных, 2018а]

Table 7

Biomass and distribution density of demersal fish and invertebrates, by areas on the Okhotsk Sea shelf [from: Шунтов, Темных, 2018а]

Показатель	Районы			
	1–5	7, 8	10, 11	13, 14
Площадь шельфа, тыс. км ²	408,8	67,6	128,0	9,5
Донные и придонные рыбы, тыс. т	810,7	1418,8	505,6	194,0
Макрофауна беспозвоночных, тыс. т	3919,5	914,9	2373,3	121,7
Плотность концентраций рыб, т/км ²	2,0	20,9	4,0	20,4
Плотность концентраций беспозвоночных, т/км ²	9,6	13,5	18,5	12,8
Соотношение беспозвоночные/рыбы	4,8	0,6	4,6	0,6

Таблица 8

Биомасса и плотность концентраций рыб и макрофауны беспозвоночных на разных горизонтах свала глубин [Шунтов, Темных, 2018б]

Table 8

Biomass and distribution density of demersal fish and invertebrates at the continental slope of the Okhotsk Sea, by depth ranges [from: Шунтов, Темных, 2018б]

Показатель	200–300 м	300–500 м	500–700 м	700–1000 м	1000–2000 м
Площадь, тыс. км ²	99,0	132,4	104,2	117,5	306,9
Донные и придонные рыбы, тыс. т	255,0	421,4	359,4	436,1	928,3
Макрофауна беспозвоночных, тыс. т	1690,0	1259,7	622,4	570,1	1124,5
Плотность концентраций рыб, т/км ²	2,6	3,2	3,4	3,7	3,0
Плотность концентраций беспозвоночных, т/км ²	17,0	9,5	5,9	4,9	3,7
Соотношение беспозвоночные/рыбы	6,6	3,0	1,7	1,3	1,2

О масштабах функционирования биоценозов на высших трофических уровнях в Охотском море свидетельствуют и ориентировочные оценки потребления пищи морскими млекопитающими. Первым автором настоящей статьи расчеты Е.И. Соболевского [1983] и А.С. Кузина (неопубл. данные) были откорректированы и представлены в монографии [Шунтов, 2016]. На начало 20-го столетия предполагалось, что потребление пищи составило 6,5–7,6 млн т (рыба — 1,5–2,0, головоногие — 0,4–0,5, планктон и бентос — 4,6–5,1 млн т). В 1970-е гг. потребление значительно снизилось — 2,7–3,3 млн т — в связи с перепромыслом млекопитающих. В начале 2000-х гг. численность млекопитающих в результате запрета и ограничения промысла увеличилась, а потребление пищи возросло до 8,2–8,6 млн т.

Из потребителей на высших и средних трофических уровнях Охотского моря заслуживают упоминания и птицы, при этом не только гнездящиеся на его побережьях, но и совершающие через него северные и южные миграции, а также пребывающие на зимовках. Общая численность гнездящихся по берегам моря морских птиц составляет не менее 12 млн особей [Kondratyev et al., 2000; Артюхин и др., 2001; Морские ключе-

вые орнитологические территории... , 2016; Шунтов, 2016]. Несколько миллионов птиц (в основном буревестников) прилетает сюда на летний откорм из южного полушария. Предполагается, что вдоль побережий Охотского моря пролетает не менее 10–12 млн куликов, которые кормятся на отливных мелководьях. На пролете, линьке и зимовках здесь также многочисленны водоплавающие птицы. Правда, так называемые благородные утки частью тяготеют к пресным водам, но большая часть нырковых уток во время миграций, пролета и зимовок связаны с морем. Если численность благородных уток в последние годы снизилась (в том числе из-за неумеренной охоты), то нырковых уток современные лимитирующие численность факторы затронули в меньшей степени.

Таким образом, несмотря на то что макроэкосистема Охотского моря находится под значительным и нарастающим антропогенным прессом, основные компоненты ее биоты находятся в нормальном функциональном состоянии [Shuntov et al., in press].

На данном этапе ее изучения в масштабе всего моря построить генерализованную схему потоков энергии пока удалось только в пелагическом сообществе для 2000-х гг. (рис. 4). На очереди включение в нее донной биоты. Но и сейчас можно заключить, что в многоуровневой, сложной как паутина системе связей существенные изменения в отдаленных блоках должны гаситься, т.е. не должны приводить к коренным перестройкам. Они носят временный характер, но при этом в такой многоуровневой системе и при значительной межгодовой динамике каждого компонента заложена тенденция к формированию большого количества возможных сценариев. В качестве подтверждения данного вывода сошлемся на два сопоставления по структуре связей в пелагическом сообществе Охотского моря в разные годы: 1998 и 2000 гг. [Кузнецова, 2005] и 2000 и 2009 гг. [Горбатенко, 2018]. В первом случае исследовалась относительная (т.е. гипотетическая) сила пищевой конкуренции. В 1998 г. при более низкой обеспеченности нектона зоопланктоном «напряжение» пищевых отношений было хорошо выражено по сравнению с 2000 г., когда увеличились запасы зоопланктона и снизилась численность его потребителей (рис. 5).

На рис. 6 сравниваются схемы потоков энергии в пелагиали в 2000 и 2009 гг. В 2000 г. имел минимальную численность в текущем столетии минтай, но были наиболее значительными биомассы зоопланктона, в том числе сагитт. В результате при обилии хищных сагитт и минимальном количестве нектона происходила переориентация потоков энергии на хищный планктон. В 2009 г. при снижении количества сагитт произошло перераспределение потоков энергии на эвфаузиид и нектон (в основном минтай). Ю.И. Зуенко, имея в виду эти сопоставления К.М. Горбатенко [2018], в коллективном докладе подчеркнул, что это не просто случайные совпадения между двумя годами, а закономерное развитие экосистемы в условиях потепления климата.

В самые последние годы биомассы зоопланктона в северной части Охотского моря находятся на относительно пониженном уровне, но обозначилось и снижение количества минтая. Если же вернуться к 1980-м гг., когда современное потепление только начиналось, то минтай в то время имел максимальную в 20-м столетии численность почти во всем его ареале, включая Охотское море. Но, как уже подчеркнуто выше, в 1980-е гг. запасы зоопланктона (в том числе эвфаузиид) в Охотском море также были на высоком уровне.

В контексте темы о влиянии климата на биологические процессы в дальневосточных водах и в первую очередь в Охотском море нельзя не заметить, что потепление последние два-три десятилетия наблюдалось как в низкобореальных районах, так и севернее — в высокобореальных и нижней Арктике. Но биологические следствия в них нередко различались и даже проходили по разным сценариям. Этой теме мы посвятим следующее сообщение. Здесь же только напомним о некоторых сведениях о наших морях в 17–19-м веках, которые, как известно, относятся к так называемому малому ледниковому периоду. Когда в те времена землепроходцы из европейской части Руси и промысловики из Северной Америки появились в дальневосточных водах, они увидели фонтаны разных китов до горизонта, на льдах и берегах большие лежбища ластоногих, усыпанные птицами скалистые побережья, а временами переполненные

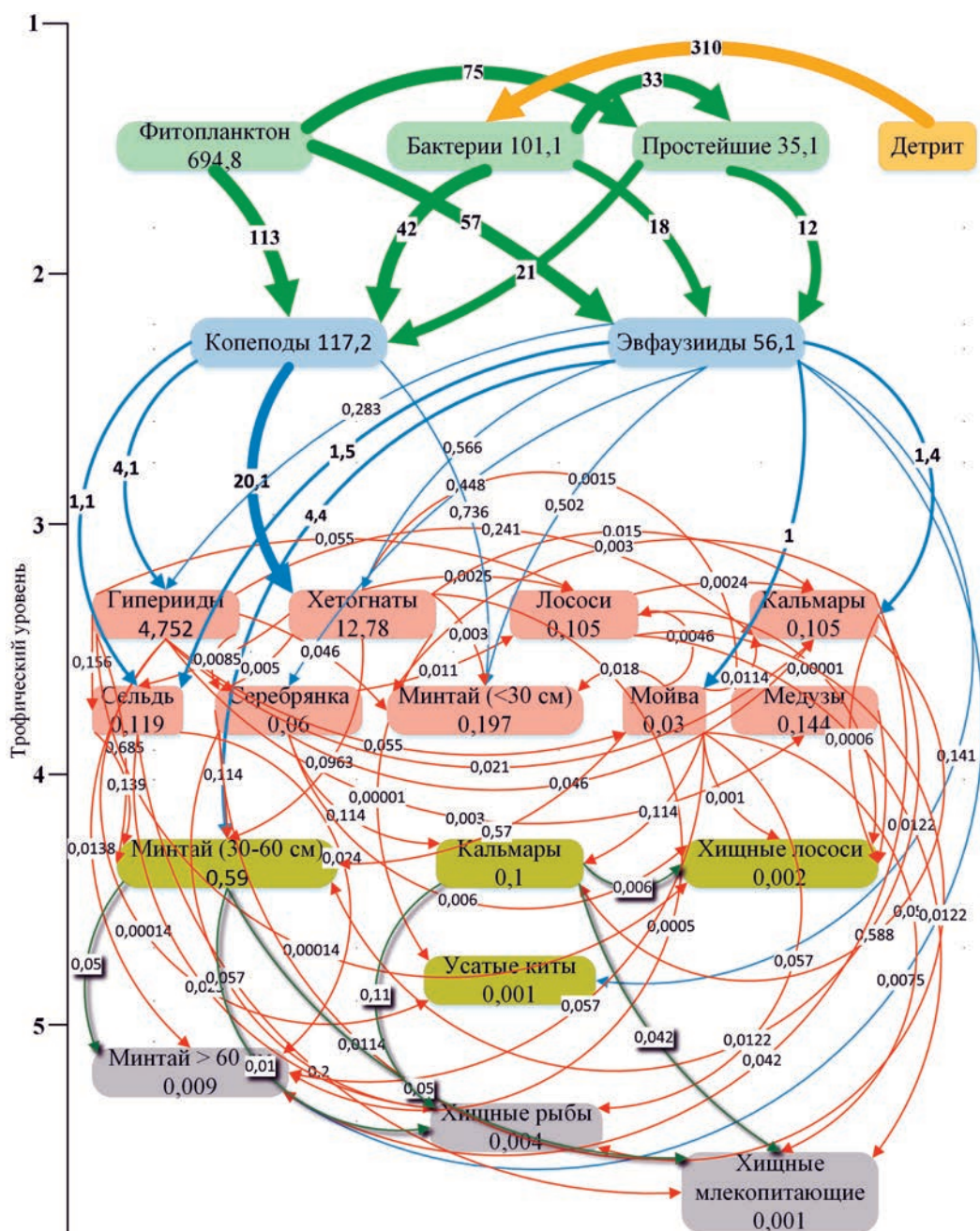


Рис. 4. Схема потоков энергии в пелагическом сообществе Охотского моря в 2000-х гг.: *цифры в квадрате* — продукция, млн тС/год; *цифры на линии* — количество энергии, потребленной последующим трофическим звеном, млн тС/год. Градация линий: менее 1 млн тС/год — \rightarrow , 1–5 млн тС/год — \rightarrow , 5–10 млн тС/год — \rightarrow , 10–30 млн тС/год — \rightarrow , более 30 млн тС/год — \rightarrow [Горбатенко, 2018; с дополнениями]

Fig. 4. Scheme of energy flows in the pelagic community of the Okhotsk Sea in the 2000s: *figures in squares* — production, 10^6 tC/year; *figures above lines* — amount of energy consumed by subsequent trophic level, 10^6 tC/year. Lines gradation: \rightarrow — $< 1 \cdot 10^6$ tC/year, \rightarrow — $1-5 \cdot 10^6$ tC/year, \rightarrow — $5-10 \cdot 10^6$ tC/year, \rightarrow — $10-30 \cdot 10^6$ tC/year, \rightarrow — $> 30 \cdot 10^6$ tC/year [from: Горбатенко, 2018; with additions]

лососями реки, т.е. на верхних экосистемных уровнях жизнь была ключами. Значит, и в целом макроэкосистемы функционировали эффективно. Несколько позднее, в 1915–1917 гг., т.е. незадолго до первого заметного потепления в 20-м столетии, на за-

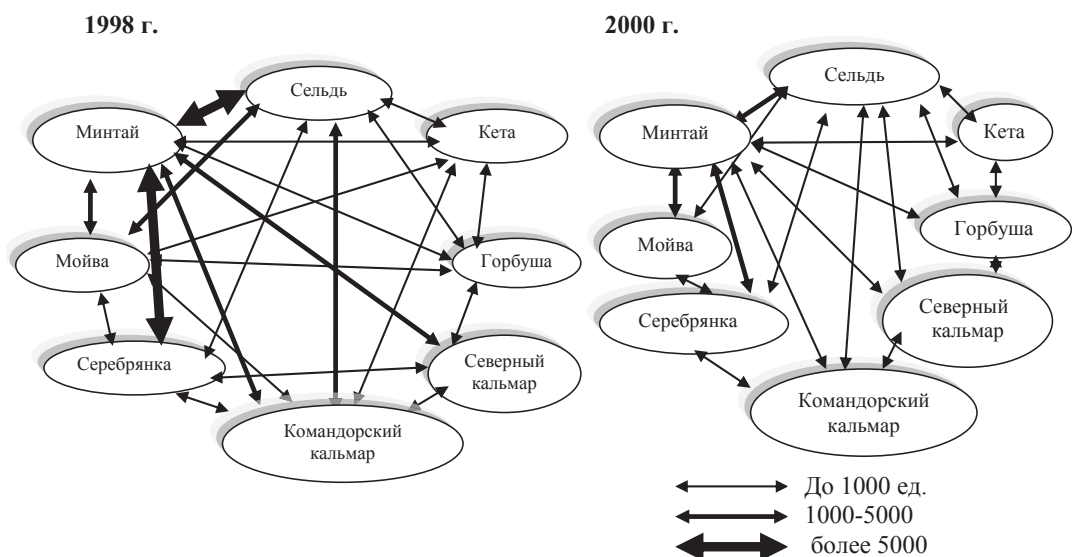


Рис. 5. Относительная сила пищевой конкуренции nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря в 1998 и 2000 гг., конкалии [Кузнецова, 2005]

Fig. 5. Relative strength of food competition for nekton in the epipelagic layer of the northern Okhotsk Sea in 1998 and 2000, concaali units (*concurrentia alimentaris*) [from: Кузнецова, 2005]

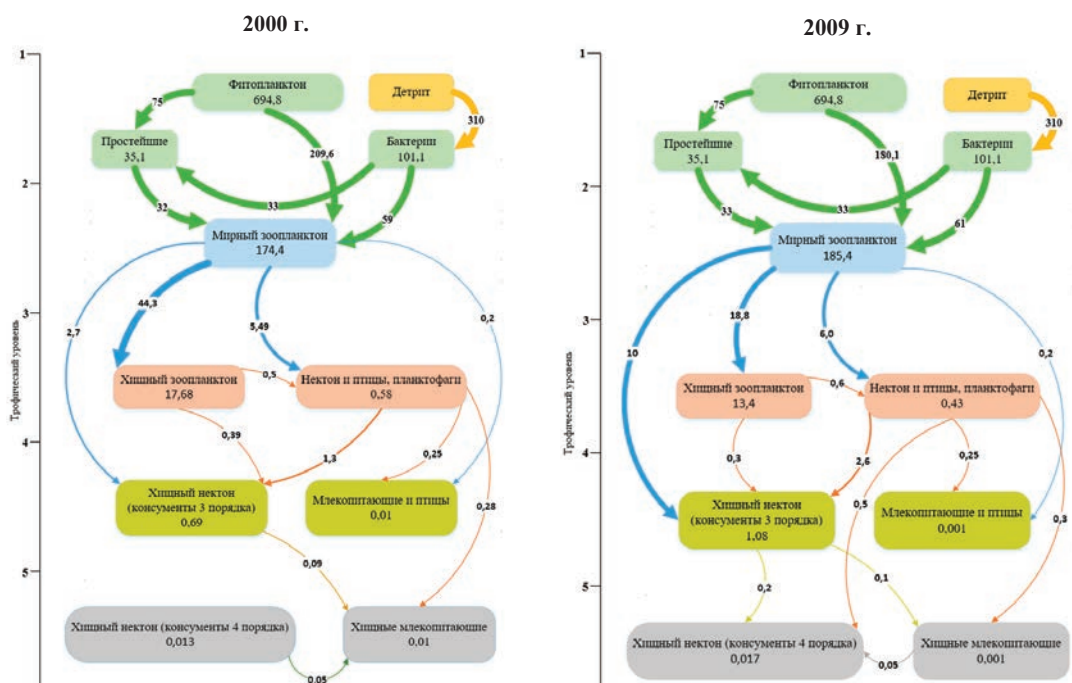


Рис. 6. Схема потоков энергии в пелагическом сообществе Охотского моря в 2000 и 2009 гг.: *цифры в квадрате* — продукция, млн тС/год; *цифры на линии* — количество энергии, потребленное последующим трофическим звеном, млн тС/год. Толщина линий как на рис. 4 [Горбатенко, 2018; с дополнениями]

Fig. 6. Scheme of energy flows in the pelagic community of the Okhotsk Sea in 2000 and 2009: *figures in squares* — production, 10⁶ tC/year; *figures above lines* — amount of energy consumed by subsequent trophic level, 10⁶ tC/year. Lines gradation as for Fig. 4 [from: Горбатенко, 2018; with additions]

паднокамчатском шельфе под общим руководством японского профессора Марукавы проводила исследования донных биологических ресурсов (тресковые, камбалы, крабы) экспедиция из Страны восходящего солнца. Был сделан вывод об исключительной

перспективности здесь рыболовства. По мнению Марукавы, на камчатском шельфе располагаются лучшие в мире рыболовные участки трески и других объектов. Это, конечно, была сверхпереоценка в данном районе тресковой продуктивности, так как ресурсы трески в Тихом океане многократно уступают североатлантическим. Но общая перспектива рыболовства в водах Камчатки оценена была правильно. И в наше время нет сомнения в том, что этот район является самым ценным в российских водах в рыбопромысловом отношении.

В 1925 г. во Владивостоке была организована научная промысловая станция — ТОНС, реорганизованная в 1934 г. в Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО). При разработке перспективных планов исследований в качестве ориентирующих сведений о природе дальневосточных вод директором — организатором «Известий ТОНС» — профессором К.М. Дерюгиным использовались и результаты работы экспедиции профессора Марукавы. Первый том «Известий ТОНС» вышел из печати в 1928 г., и в нем К.М. Дерюгин [1928] опубликовал некоторые данные этой японской экспедиции.

Заключение

Охотское море является главным рыбопромысловым бассейном России. Относительно современного статуса его биологических ресурсов и состояния экосистемы в целом в российской рыбохозяйственной науке в настоящее время обозначились почти альтернативные представления. В коллективном докладе, представленном в 2018 г. на симпозиуме PICES от ТИНРО-центра, резюмируется, что экосистема Охотского моря, как и Японского, в условиях современного потепления перестраивается в направлении от высокой продуктивности и низкой эффективности функционирования к пониженной продуктивности с высокой эффективностью функционирования [Зуенко и др., наст. том]. При этом авторы не приводят для подтверждения таких выводов каких-либо фактических экосистемных показателей. Они используют промысловую статистику и некоторые данные по численности отдельных видов, а также отрывочные сведения по биомассам зоопланктона и концентрациям хлорофилла по отдельным районам и одному сезону.

В то же время проигнорированы многочисленные публикации об экосистемных исследованиях биологических ресурсов Охотского моря экспедиций ТИНРО с начала 1980-х гг., в которых давалась количественная оценка планктона, бентоса, нектона, нектобентоса, морских птиц и млекопитающих с учетом многолетней динамики. Наличие таких оценок позволяет обосновать схемы биологического баланса в биоценозах Охотского моря. С учетом количественных данных по основным компонентам пелагических и донных сообществ моря нами сделан вывод об их нормальном функционировании в течение последних 35–40 лет. И в настоящее время при значительном антропогенном прессе в хорошем или удовлетворительном состоянии находится большинство единиц запаса промысловых видов.

Благодарности

Авторы выражают свою благодарность Л.В. Чеблуковой за помощь в технической подготовке текста и рецензентам за ценные замечания, которые были учтены при подготовке настоящей рукописи к печати.

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов. Авторы заявляют, что данное обобщение не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных

или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Список литературы

- Артюхин Ю.Б., Трухин А.М., Корнев С.И., Пуртов С.Ю.** Кадастр колоний морских птиц Курильских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. — М. : Центр охраны дикой природы, 2001. — Вып. 3. — С. 3–59.
- Волвенко И.В.** Первый опыт эксплуатации новой базы данных сетного зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 19–47.
- Горбатенко К.М.** Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2018. — 47 с.
- Дерюгин К.М.** Некоторые результаты научно-промысловых исследований в Охотском море, осуществленных в 1915–1917 гг. под руководством профессора Марукава // Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 1, вып. 1. — С. 325–328.
- Зуенко Ю.И.** Влияние изменений климата на океанологический режим и экосистему Японского моря : автореф. дис. ... д-ра географ. наук. — СПб. : Рос. гос. гидромет. ун-т, 2009. — 39 с.
- Зуенко Ю.И.** Промысловая океанология Японского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 227 с.
- Зуенко Ю.И., Асеева Н.Л., Глебова С.Ю. и др.** Современные изменения в экосистеме Охотского моря (2008–2018 гг.) // Наст. том. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-35-61.
- Зуенко Ю.И., Нуждин В.А.** Влияние современных изменений океанологических условий в Японском море на состояние запасов приморской популяции минтая // Вопр. рыб-ва. — 2018. — Т. 19, № 3. — С. 377–386.
- Комплексные исследования экосистемы Охотского моря** : моногр. / под ред. В.В. Сапожникова. — М.: ВНИРО, 1997. — 274 с.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 235 с.
- Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 1052 с.
- Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2009** / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 800 с.
- Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России** : каталог / под ред. Ю.Б. Артюхина. — М. : РОСИП, 2016. — 135 с.
- Надточий В.А., Будникова Л.Л., Безруков Р.Г.** Некоторые результаты бонитировки бентоса в российских водах дальневосточных морей: состав и количественное распределение (Охотское море) // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 310–337.
- Надточий В.А., Будникова Л.Л., Кобликов В.Н., Безруков Р.Г.** Современные данные о составе и количественном распределении макробентоса охотоморского шельфа о. Сахалин // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 317–339.
- Радченко В.И.** Характеристика экосистемы Охотского моря по результатам моделирования // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 155. — С. 79–111.
- Сетной зоопланктон Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2013** / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — 1555 с.
- Соболевский Е.И.** Морские млекопитающие Охотского моря, их распределение, численность и роль как потребителей других животных // Биол. моря. — 1983. — Т. 9, № 5. — С. 13–20.
- Соколовский А.С., Глебова С.Ю.** Долгопериодные флюктуации численности сахалино-хоккайдской сельди // Сельдевые северной части Тихого океана. — Владивосток: ТИНРО, 1985. — С. 3–12.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : в 3 томах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — Т. 2. — 604 с.
- Шунтов В.П., Васильков В.П.** Долгопериодные флюктуации численности северотихоокеанских сардин. Сообщение 1. Динамика численности дальневосточной *Sardinops sagax melanosticta* (Schlegel) и калифорнийской *Sardinops sagax caerulea* (Girard) сардин в XX веке // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 6. — С. 963–975.

Шунтов В.П., Васильков В.П. Долгопериодные флюктуации численности северотихоокеанских сардин. Сообщение 2. Эпохи атмосферной циркуляции и цикличность в динамике численности дальневосточной и калифорнийской сардин // *Вопр. ихтиол.* — 1982. — Т. 22, вып. 2. — С. 187–199.

Шунтов В.П., Волвенко И.В. Дополнения к количественным оценкам зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Северной Пацифики // *Изв. ТИНРО.* — 2017. — Т. 191. — С. 130–146. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-130-146.

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

Шунтов В.П., Дулепова Е.П. Современный статус и межгодовая динамика донных и пелагических сообществ экосистемы Охотского моря // *Изв. ТИНРО.* — 1996. — Т. 119. — С. 3–32.

Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. и др. Глава 2. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в дальневосточной российской экономической зоне // *Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России.* — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.

Шунтов В.П., Темных О.С. Среднегодовалая биомасса и доминирующие виды рыб в донных и придонных биотопах Охотского моря. Сообщение 1. Состав и количественное соотношение видов на шельфе разных районов моря // *Изв. ТИНРО.* — 2018а. — Т. 193. — С. 3–19. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-3-19.

Шунтов В.П., Темных О.С. Среднегодовалая биомасса и доминирующие виды рыб в донных и придонных биотопах Охотского моря. Сообщение 2. Состав и количественное соотношение видов на свале глубин в разных районах моря // *Изв. ТИНРО.* — 2018б. — Т. 193. — С. 20–32. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-193-20-32.

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

Kondratyev A.Ya., Litvinenko N.M., Shibaev Yu.V. et al. The breeding seabirds of the Russian Far East // *Seabirds of the Russian Far East.* — Ottawa : Can. Wildl. Serv., 2000. — P. 37–81.

Shuntov V.P., Ivanov O.A., Dulepova E.P. Biocenoses and biological resources of subzones in the sea of Okhotsk large marine ecosystem: their status and commercial use // *Deep-Sea Res. Pt II* (in press).

Uda M. A consideration on the long years trend of the fisheries fluctuation in relation to sea conditions // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* — 1957. — Vol. 23, Iss. 7–8. — P. 368–372.

Uda M. On the relation between the variation of the important fisheries conditions and the oceanographical conditions in the adjacent waters of Japan // *J. Tokyo Univ. Fish.* — 1952. — Vol. 38, Iss. 3. — P. 363–389.

References

Artukhin, Yu.B., Trukhin, A.M., Kornev, S.I., Purtov, S.Yu., Cadastre of seabird colonies of the Kurile Islands, in *Biologiya i okhrana ptits Kamchatki* (The Biology and Conservation of the Birds of Kamchatka), Moscow: Tsentr Okhrany Dikikh Zhivotnykh, 2001, vol. 3, pp. 3–59.

Volvenko I.V., First experience of using a new database on net zooplankton in the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 19–47.

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

Deryugin, K.M., Some results of scientific and commercial studies in the Sea of Okhotsk, carried out in 1915–1917 under the guidance of Professor Marukawa, *Izv. Tikhookean. Nauchn. Stn.*, 1928, vol. 1, no. 1, pp. 325–328.

Zuenko, Yu.I., Impact of climate change on the oceanographic regime and the ecosystem of the Sea of Japan, *Extended Abstract of Doctoral (Geogr.) Dissertation*, St. Petersburg: Ross. Gos. Gidrometeorol. Univ., 2009.

Zuenko, Yu.I., *Promyslovaya okeanologiya Yaponskogo morya* (Fisheries Oceanography of the Japan Sea), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008.

Zuenko, Yu.I., Aseeva, N.L., Glebova, S.Yu., Gostrenko, L.M., Dubinina, A.Yu., Dulepova, E.P., Zolotov, A.O., Loboda, S.V., Lysenko, A.V., Matveev, V.I., Muktepavel, L.S., Ovsyannikov, E.E., Figurkin, A.L., and Shatilina, T.A., Recent changes in the Okhotsk Sea ecosystem (2008–2018), present issue. doi 10.26428/1606-9919-2019-197-35-61

Zuenko, Yu.I. and Nuzhdin, V.A., Impact of modern changes in oceanographic conditions in the Sea of Japan on state of the Primorye pollock population, *Vopr. Rybolov.*, 2018, vol. 19, no. 3, pp. 377–386.

- Kompleksnye issledovaniya ekosistemy Okhotskogo morya** (Integrated Studies of the Sea of Okhotsk Ecosystem), Sapozhnikov, V.V., Ed., Moscow: VNIRO, 1997.
- Kuznetsova, N.A.**, *Pitaniye i pishchevye otnosheniya nektona v epipelagiali severnoi chasti Okhotskogo morya* (Diet and Feeding Interactions of Nekton in the Epipelagic Zone of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.
- Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N.**, *Makrofauna bentali Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2010* (Benthic Macrofauna of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.
- Shuntov, V.P., Bocharov, L.N., Volvenko, I.V., and Kulik, V.V.**, *Makrofauna pelagiali Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1984–2009* (Pelagic Macrofauna of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1984–2009), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012.
- Morskiye klyucheveye ornitologicheskiye territorii Dal'nego Vostoka Rossii** (Marine Key Ornithological Territories of the Russian Far East), Artyukhin Yu.B., Ed., Moscow: Russ. O–vo Sokhran. Izuch. Ptits., 2016.
- Nadtochy, V.A., Budnikova, L.L., and Bezrukov, R.G.**, Some results of benthos valuation in Russian waters of the Far Eastern Seas: composition and quantitative distribution (Okhotsk Sea), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 149, pp. 310–337.
- Nadtochy, V.A., Budnikova, L.L., Koblikov, V.N., and Bezrukov, R.G.**, Modern data on composition and quantitative distribution of macrobenthos on the Okhotsk sea shelf of Sakhalin Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 139, pp. 317–339.
- Radchenko, V.I.**, Characterization of the Sea of Okhotsk ecosystem based on ecosystem modeling, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 155, pp. 79–111.
- Volkov, A.F. and Volvenko, I.V.**, *Setnoi zooplankton Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1984–2013* (Net Zooplankton of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1984–2013), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016.
- Sobolevskii, E.I.**, Marine mammals of the Sea of Okhotsk: Their distribution, abundance, and role as predators of other animals, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1983, vol. 9, no. 5, pp. 244–251.
- Sokolovskii, A.S. and Glebova, S.Yu.**, Long-term fluctuations in abundance of Sakhalin-Hokkaido herring, in *Sel'devye severnoi chasti Tikhogo okeana* (Herring of the Northern Pacific Ocean), Vladivostok: TINRO, 1985, pp. 3–12.
- Shuntov, V.P.**, *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, vol. 2.
- Shuntov, V.P. and Vasil'kov, V.P.**, Long-period fluctuations in abundance of North Pacific sardines. Report 1. Population dynamics of the Far Eastern *Sardinops sagax melanosticta* (Schlegel) and Californian *Sardinops sagax caerulea* (Girard) sardines in the 20th century, *Vopr. Ikhtiol.*, 1981, vol. 21, no. 6, pp. 963–975.
- Shuntov, V.P. and Vasil'kov, V.P.**, Long-period fluctuations in abundance of North Pacific sardines. Report 2. Epochs of atmospheric circulation and the cyclicity in the dynamics of abundance of Far Eastern and Californian sardines *Vopr. Ikhtiol.*, 1982, vol. 22, no. 2, pp. 187–199.
- Shuntov, V.P. and Volvenko, I.V.**, Supplements to quantitative assessments of zooplankton in the Far Eastern Seas and adjacent waters of the North Pacific, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 191, pp. 130–146. doi 10.26428/1606-9919-2017-191-130-146
- Shuntov, V.P., Volkov, A.F., Temnykh, O.S., and Dulepova, E.P.**, *Mintai v ekosistemakh dal'nevostochnykh morei* (Walleye Pollock in Ecosystems of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO, 1993.
- Shuntov, V.P. and Dulepova, E.P.**, Current status and interannual dynamics of the demersal and pelagic communities in the ecosystem of Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1996, vol. 119, pp. 3–32.
- Shuntov, V.P., Dulepova, E.P., Temnykh, O.S., Volkov, A.F., Naidenko, S.V., Chuchukalo, V.I., and Volvenko, I.V.**, The status of biological resources in connection with dynamics of macroecosystems in the Far Eastern economic zone of Russia, in *Dinamika morskikh ekosistem i sovremennye problemy sokhraneniya bioresursnogo potentsiala morei Rossii* (Dynamics of Marine Ecosystems and the Current Problems of Conservation of the Bioresource Potential of the Russian Seas), Vladivostok: Dal'nauka, 2007, ch. 2, pp. 75–176.
- Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, Long-term average biomass and dominant fish species in the bottom biotopes of the Okhotsk Sea. Part 1. Composition and quantitative ratio of species on shelves in different areas of the Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018a, vol. 193, pp. 3–19. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-3-19

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., Long-term average biomass and dominant fish species in the bottom biotopes of the Okhotsk Sea. Part 2. Composition and quantitative ratio of species at the continental slope in different areas of the Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018b, vol. 193, pp. 20–32. doi 10.26428/1606-9919-2018-193-20-32

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

Kondratyev, A.Ya., Litvinenko, N.M., Shibaev, Yu.V., Vyatkin, P.S., and Kondratyeva, L.F., The breeding seabirds of the Russian Far East, in *Seabirds of the Russian Far East*, Ottawa: Can. Wildl. Serv., 2000, pp. 37–81.

Shuntov, V.P., Ivanov, O.A., and Dulepova, E.P., Biocenoses and biological resources of subzones in the sea of Okhotsk large marine ecosystem: their status and commercial use, *Deep-Sea Res., Part II* (in press).

Uda, M., A consideration on the long years trend of the fisheries fluctuation in relation to sea conditions, *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 1957, vol. 23, no. 7–8, pp. 368–372.

Uda, M., On the relation between the variation of the important fisheries conditions and the oceanographical conditions in the adjacent waters of Japan, *J. Tokyo Univ. Fish.*, 1952, vol. 38, no. 3, pp. 363–389.

Поступила в редакцию 26.03.2019 г.

После доработки 2.04.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.