

УДК 597.555.5.574.36/622

ПИТАНИЕ МИНТАЯ *GADUS CHALCOGRAMMUS* (GADIDAE) В ЭПИПЕЛАГИАЛИ БЕРИНГОВА МОРЯ

© 2024 г. К. М. Горбатенко¹, И. В. Мельников¹, А. Ю. Шейбак^{2, *}

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО, Москва, Россия

*E-mail: sheibak@vniro.ru

Поступила в редакцию 23.06.2023 г.

После доработки 15.08.2023 г.

Принята к публикации 30.08.2023 г.

Биомасса минтая *Gadus chalcogrammus* в западной части Берингова моря с 1982–1990 по 2006–2010 гг. сократилась почти на порядок – с 7.2 до 0.7 млн т, а в последнее десятилетие (2011–2020) повысилась до среднемноголетнего значения (4.0 млн т). В восточной части моря её изменения носили волнообразный характер с наибольшим значением в 1982–1990 и наименьшим – в 2006–2010 гг. Спектр питания минтая разнообразен и включал 16 таксономических групп гидробионтов. Основу среднегодовой потреблённой минтаем массы пищи в Беринговом море в 1982–2020 гг. составлял зоопланктон (74.1%). В различные периоды исследований годовое потребление корма варьировало от 91.1 до 373.0 (в среднем 239.3) млн т/год. Значительные флуктуации в объёме потребляемой пищи в основном связаны с динамикой биомассы вида.

Ключевые слова: минтай *Gadus chalcogrammus*, динамика биомассы, зоопланктон, питание, выедание, суточный рацион, Берингово море.

DOI: 10.31857/S0042875224030088 **EDN:** FNJONZ

Одним из важных промысловых районов Дальнего Востока является Берингово море. В его водах ежегодно проводят мониторинг состояния запасов многих промысловых видов рыб, среди которых самым многочисленным является минтай *Gadus chalcogrammus*.

В различные периоды наблюдений уровень количественных и качественных показателей нектонного сообщества в Беринговом море значительно варьировал (Шунтов, Темных, 2008), это во многом было обусловлено изменениями запасов минтая как в восточной, так и в западной частях моря. Современный уровень общей биомассы минтая во всём Беринговом море несколько превышает среднемноголетние значения (Степаненко, Грицай, 2016; Датский и др., 2021). Сосредоточенность значительной части запасов этого вида в эпипелагиали моря позволяет проводить весьма надёжные исследования его ресурсов тралово-акустическим методом, параллельно выполняя фоновые исследования (гидрологические, планктонологические и трофологические).

Кормовая база минтая в Беринговом море включает различные группы организмов планктона, нектона и бентоса, среди которых значительную долю (65.9%) составляет крупный зоопланктон – копеподы (Copepoda) и эвфаузииды (Euphausiacea) (Горбатенко, 2021б; Найдено и др., 2022).

Цель работы – рассмотреть и определить сезонные изменения состава пищевых компонентов и величины суточных рационов минтая различных размерных групп, оценить выедание видом кормовых объектов в годовом цикле в Беринговом море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал по планктону и питанию минтая собран при выполнении траловых съёмок на судах Базы исследовательского флота ВНИРО в Беринговом море в 1982–2020 гг. (рис. 1). Планктон отлавливали в слое 0–200 м (0 – дно при глубине < 200 м) большой сетью Джеди (площадь входного отверстия 0.1 м², сито с ячейей

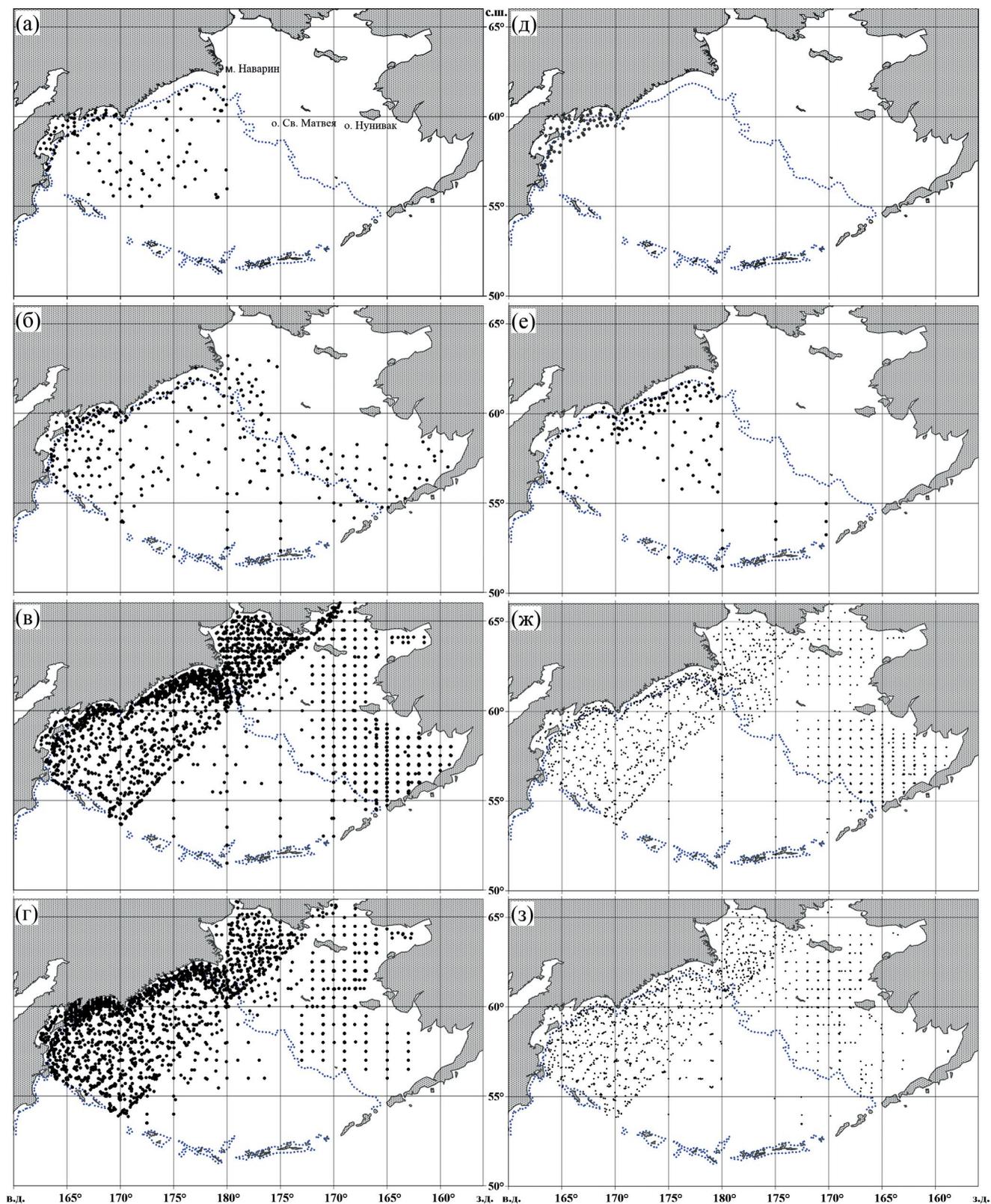


Рис. 1. Карта-схема расположения станций (●) сбора материала по планктону (а–г) и питанию минтая *Gadus chalcogrammus* (д–з) в разные сезоны 1982–2020 гг.: а, д – зима; б, е – весна; в, ж – осень; г, з – зима; (---) – изобата 200 м. Число станций: а – 121, б – 313, в – 2953, г – 2341, д – 228, е – 133, ж – 2133, з – 1709.

0.168 мм) и обрабатывали по единой принятой в ТИНРО методике, с введением поправок на недолов (Волков, 2008а). Скорость подъёма сети составляла 0.7–1.0 м/с. Пробу зоопланктона для удобства обработки разделяли на размерные фракции просеиванием через два сита: № 7 с ячейей 1.2 мм и № 14 с ячейей 0.5 мм. В итоге получали три фракции: мелкую (длина животных 0.6–1.2 мм), среднюю (1.3–3.2 мм) и крупную (3.3–3.5 мм). Для исключения влияния недолова на результаты вводили поправочные коэффициенты: для организмов мелкой фракции – 1.5, средней – 2.0. Для планктона крупной фракции применяли следующие поправочные коэффициенты: для эвфаузиид, мизид (*Mysida*) и щетинко-челюстных (*Chaetognatha*) длиной < 10 мм – 2.0, 10–20 мм – 5.0, > 20 мм – 10.0; для гипериид (*Hyperiidae*) длиной < 5 мм – 1.5, 5–10 – 3.0, > 10 мм – 5.0; для копепод длиной < 5 мм – 2.0, ≥ 5 мм – 3.0; для полихет (*Polychaeta*), мелких медуз (*Cnidaria*), крылоногих моллюсков (*Pteropoda*) и других малоподвижных животных – 1.0.

Биомассу зоопланктона рассчитывали по стандартным сырым массам (Волков, 1986; Горбатенко, 2007, 2019) или номограммам Численко (1968). При анализе планктонных сообществ биомассы трёх фракций суммировали и рассматривали отдельно по сезонам (Волков, 2008б): зима (декабрь–март), весна (апрель – 15 июня), лето (16 июня – 15 сентября) и осень (16 сентября – ноябрь).

Обзор методов расчёта продукции разных видов зоопланктона показал, что все они основаны на данных по соматическому и генеративному росту особей, составляющих популяцию (Заика, 1972; Сущеня, 1975; Винберг, 1979; Иванова, 1985). Для расчёта удельной суточной продукции зоопланктона использовали данные по возрастному составу, биомассе и плотности его представителей. Вычисление продукции зоопланктона осуществляли традиционным способом по уравнению Бойсен-Йенсена (Boysen-Jensen, 1919): $Pt = B_2 - B_1 + B_e$, где B_1 и B_2 – биомасса вида соответственно в начале (t_1) и в конце (t_2) периода наблюдения (t): $t = t_2 - t_1$; B_e – убыль за счёт выедания, естественной смертности и прижизненных потерь вещества. Расчёт B_e проводили по формуле: $B_e = N_1 - N_2 \times 0.5(B_1/N_1 + B_2/N_2)$, где N_1 и N_2 – соответственно начальная и конечная численность за определённый период.

Следует подчеркнуть, что метод, использованный для расчётов продукции, имеет ряд ограничений (применим в основном для оценки

продукции моноциклических видов с длительным периодом жизни и коротким периодом размножения, требует отбора проб в одном и том же месте через равные промежутки времени, мало подходит для объединённого массива данных для нескольких видов; не учитывает температуру, скорость роста копепод, дыхание, питание и т.д.), поэтому даёт лишь очень приближённую оценку продукции. При слабой изученности продуктивности конкретных видов гидробионтов Берингова моря расчёты продукции можно проводить только групповым методом. Такой подход был применён в 1980–1990-е гг. при сравнительной оценке продуктивности биоты больших районов дальневосточных морей (Дулепова, 2002).

Общая продукция сообщества зоопланктона складывается из суммы продукций нехищного (фито-, эврифагов) и хищного зоопланктона за вычетом пищи, ассимилированной хищниками (Заика, 1983; Иванова, 1985).

Пробы для изучения питания минтая отбирали из каждого результативного траления – по 20–25 экз. каждой размерной группы (длина по Смитту – *FL*). Желудки обрабатывали сразу же после вскрытия рыб без предварительной фиксации формалином, это позволяло определить долю недавно заглоченной пищи. Степень наполнения желудков оценивали по 5-балльной шкале, содержимое желудков взвешивали. По возможности определяли массу каждого пищевого компонента, степень переваренности по четырём стадиям, значимость массовых видов (% общей массы пищи, общие и частные индексы наполнения желудков) (Чучукало, Волков, 1986; Чучукало, 1996).

Значения биомассы минтая в западной части Берингова моря за 1982–2009 гг. взяты из монографии Шунтова с соавт. (2012), за 2010–2020 гг. рассчитаны по данным траловых съёмок ТИНРО. Расчёт проводили площадным методом с применением коэффициентов уловистости: 0.1 для особей *FL* < 17 см и 0.4 для особей *FL* ≥ 17 см (Атлас ..., 2003). Значения биомассы минтая в восточной части Берингова моря за 1982–2020 гг. взяты из отчётов по оценке состояния его запасов, проводимой Национальным управлением океанических и атмосферных исследований США (Ianneli et al., 2018, 2021).

За весь период исследований собрано и обработано 5728 проб планктона и 31141 желудок минтая.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биомасса минтая в западной части Берингова моря с 1982–1990 по 2006–2010 гг. снизилась почти на порядок – с 7.2 до 0.7 млн т, в последнее десятилетие (2011–2020) повысилась до среднелетнего значения – 4.0 млн т (табл. 1). В восточной части моря изменения биомассы носили волнообразный характер с наименьшим значением во второй половине 2000-х (5.4 млн т) и наибольшим – в 1980-х гг. (17.9 млн т).

Состав пищи минтая разных размерных групп во все сезоны включал 16 таксономических групп гидробионтов (табл. 2). Среди доминирующих групп зоопланктона в пищевом спектре разновозрастного минтая идентифицировали шесть видов копепоидов, четыре вида эвфаузиид, три вида гипериид и один вид щетинкочелюстных. Среди нектона в пище обнаружено девять видов рыб и один вид кальмаров (*Decapodiformes*). Бентос в питании минтая был представлен шестью таксономическими группами, среди которых преобладали декаподы (три вида).

Летом основу пищи ранней молоди (сеголеток) минтая $FL < 10$ см составляли эвфаузииды (длиной до 20 мм) и крупные копепоиды (2.0–9.0 мм). Дополняли спектр гиперииды, мелкие копепоиды, крылоногие моллюски, щетинкочелюстные и другие представители зоопланктона, всего ~ 20 видов. Летом сеголетки минтая были максимально накормлены: индексы наполнения желудков составляли 204.4‰, суточный рацион – 8.2% массы тела (табл. 2). В другие сезоны активность питания сеголеток также была высокой. Так, осенью суточный рацион составлял 6.2, а зимой – 7.5% массы тела. Основу пищи

ранней молоди минтая составлял планктон – 99.6–99.8%.

У более крупных особей молоди минтая $FL 10–18$ см (годовики и двухгодовики) основу питания также составлял зоопланктон, доля которого изменялась от 85.6 (осень) до 100.0% (весна) (табл. 2). В спектр питания наряду с планктоном входили молодь рыб и кальмаров, а также бентосные беспозвоночные – декаподы, мизиды, в меньшей степени полихеты. В течение года интенсивность питания рыб была относительно высокой и изменялась от 4.2 (зима) до 8.1% (весна).

У ещё более крупной молоди и впервые созревающего минтая $FL 19–40$ см в возрасте от 2 до 6 лет отмечен средний уровень накормленности, суточный рацион в различные сезоны изменялся от 3.2 (зима) до 6.0% (весна) (табл. 2). В пищевом спектре преобладал зоопланктон, составлявший весной, летом и осенью от 72.7 до 90.1%. Исключением являлся зимний период, когда за счёт снижения биомассы зоопланктёров основу пищи минтая составлял нектон – 67.3%, в состав которого в большей степени входили молодь минтая и сельди *Clupea pallasii*, мойва *Mallotus villosus*, серебрянка *Leuroglossus schmidti* и частично мелкие кальмары. Весенне-летний период характеризовался высокой интенсивностью питания, суточный рацион составлял 6.0 (весной) и 5.7% (летом). При этом накормленность летом была несколько выше, чем весной, – 142.5 против 140.1‰.

Спектр питания крупноразмерного минтая ($FL 41–60$ см) довольно широк, в желудках отмечены кормовые объекты 14 таксономиче-

Таблица 1. Средние значения плотности скоплений и биомассы минтая *Gadus chalcogrammus* в эпипелагиали Берингова моря в 1982–2020 гг.

Годы	Площадь, тыс. км ²					
	западная часть* (716.7)		восточная часть** (1351.9)		всё море (2068.6)	
	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>D</i>	<i>B</i>
1982–1990	10.0	7.2	13.3	17.9	12.1	25.1
1991–1995	3.8	2.7	5.7	7.7	5.0	10.4
1996–2005	3.0	2.1	7.8	10.6	6.1	12.7
2006–2010	1.0	0.7	2.5	5.4	2.0	6.1
2011–2020	5.6	4.0	9.9	13.4	8.4	17.4
1982–2020	5.4	3.9	9.4	12.7	8.0	16.6

Примечание. *D* – плотность, т/км²; *B* – биомасса, млн т. Источники информации: *1982–2009 гг. – по: Шунтов и др., 2012; 2010–2020 гг. – наши расчёты по данным траловых съёмов ТИНРО; **ежегодные американские данные, приведённые за 1982–2020 гг. (Ianelli et al., 2018, 2021).

Таблица 2. Состав пищи (% массы) и другие характеристики питания минтая *Gadus chalcogrammus* различных размерных групп в Беринговом море (средние значения за отдельные сезоны 1982–2020 гг.)

Компонент пищи (число видов) и другие показатели	Длина тела по Смитту (FL), см																								
	Зима						Весна						Лето						Осень						
	<10	10–18	19–40	41–60	>60	10–18	19–40	41–60	>60	<10	10–18	19–40	41–60	>60	<10	10–18	19–40	41–60	>60	<10	10–18	19–40	41–60	>60	
Планктон, в том числе:	99.8	93.8	27.1	9.1	2.5	100	83.1	63.2	22.9	99.6	96.0	90.1	65.1	33.0	99.7	85.6	72.7	42.8	11.4	99.7	85.6	72.7	42.8	11.4	
Copepoda (6)	2.1		2.1	0.3		47.4	44.3	33.9	8.4	30.2	26.3	27.7	18.1	2.0	27.3	6.5	4.6	4.3		27.3	6.5	4.6	4.3		
Euphausiacea (4)	84.8	81.0	21.8	7.1	2.4	52.0	37.7	27.2	14.1	49.8	45.4	43.6	28.5	9.1	47.0	42.2	48.7	24.1	4.8	47.0	42.2	48.7	24.1	4.8	
Nupreptidae (3)	12.5	8.2	1.8	0.7		+	0.2	0.1		17.5	18.5	14.8	13.4	18.8	10.4	19.8	12.2	12.0	4.7	10.4	19.8	12.2	12.0	4.7	
Pteropoda (2)	0.4			0.4		+				0.4	+	+	0.4	0.5	4.6	2.3	1.4	0.1		4.6	2.3	1.4	0.1		
Stenophora (1)				0.3									0.1					0.3	0.1				0.3	0.1	
Cnidaria (2)		4.5	1.3	0.3	0.1	0.5	0.2	1.9								0.3		0.4		0.4	0.3		0.4		
Chaetognatha (1)		0.1	0.1				0.5	0.1	0.4	0.4	0.5	0.8	0.4	0.1	3.3	7.7	2.3	0.9	0.2	3.3	7.7	2.3	0.9	0.2	
Tunicata (1)						+	0.5	0.1		0.8	2.2	0.3	4.0	2.3	4.3	2.3	1.0	0.1	0.8	4.3	2.3	1.0	0.1	0.8	
Меропланктон (1)											0.5	0.1	0.2	0.2	1.4	4.3	2.1	0.5	0.8	1.4	4.3	2.1	0.5	0.8	
Ихтиопланктон (4)											0.7	3.4	20.1	44.0	9.0	9.0	23.1	47.4	48.9	0.7	9.0	23.1	47.4	48.9	
Нектон, в том числе:		2.4	67.3	86.5	89.8		8.3	30.5	63.8		0.3	0.3	0.7	0.2	0.3	0.1	1.8	4.2	0.1	0.3	0.1	1.8	4.2	0.1	
Decapodiformes (1)		0.1	0.2	0.7			0.3	0.8	3.3		0.4	3.3	19.4	43.8	8.9	8.9	21.3	43.2	48.8	0.4	8.9	21.3	43.2	48.8	
Pisces (9)		2.3	67.1	85.8	89.8		8.0	29.7	60.5		0.4	3.3	19.4	43.8	8.9	8.9	21.3	43.2	48.8	0.4	8.9	21.3	43.2	48.8	
Бентос, в том числе:	0.2	3.8	5.6	4.4	7.7		8.6	6.2	13.2	0.4	3.3	6.5	14.9	23.1	0.3	5.4	4.2	9.8	39.7	0.3	5.4	4.2	9.8	39.7	
Decapoda (3)		3.0	4.8	3.7	6.2		6.1	5.2	12.1		1.4	6.4	14.2	22.6		2.8	3.7	8.2	25.7		2.8	3.7	8.2	25.7	
Mysida (?)	0.2		0.2	0.5	0.3		+	+	0.1	0.4	1.9	0.2	0.2	0.3	0.1	1.9	0.1	0.1	6.4	0.1	1.9	0.1	0.1	6.4	
Copepoda spp. (?)																									
Gastropoda (?)																									
Bivalvia (?)																									
Polychaeta (?)		0.8	0.6	0.2	1.2		2.5	1.0	1.0			0.1	0.2	0.1	0.1	0.7	0.4	1.0	7.4		0.7	0.4	1.0	7.4	
CP, % массы тела	7.5	4.2	3.2	2.5	1.4	8.1	6.0	3.7	1.5	8.2	6.8	5.7	5.1	2.4	6.2	5.0	3.5	2.8	2.0	6.2	5.0	3.5	2.8	2.0	
ИНЖ, %оо	187.0	120.7	127.8	122.5	110.1	191.2	140.1	98.5	87.1	204.4	162.0	142.5	132.5	102.5	154.4	127.1	99.6	89.7	77.8	154.4	127.1	99.6	89.7	77.8	
Масса тела, г	4.6	16.0	180.6	927.4	2072.8	25.1	188.8	781.7	1907.8	2.8	25.2	233.2	851.2	2121.9	3.1	28.6	218.5	920.5	487.5	3.1	28.6	218.5	920.5	487.5	
FL, см	9.3	12.7	28.3	49.6	65.1	14.9	30.5	49.7	65.6	6.7	15.0	30.7	49.2	66.6	7.7	15.4	29.7	49.1	68.9	7.7	15.4	29.7	49.1	68.9	
Число проб, шт.	7	7	55	30	11	15	58	102	26	26	81	342	373	121	107	114	229	260	56	107	114	229	260	56	
Число желудков, шт.	56	65	518	171	57	375	1440	2426	493	300	1513	5938	5560	894	2300	1688	3262	3794	291	2300	1688	3262	3794	291	

Примечание. (?) – число видов не определено, CP – суточный рацион, ИНЖ – индекс наполнения желудка, “+” – доля компонента < 0.1%.

ских групп, среди которых доминировали рыбы (19.4–85.8%), копеподы (0.3–33.9%) и эвфаузииды (7.1–28.5%) (табл. 2). Доля планктона в пище половозрелых рыб имела наименьшее значение (9.1%) только в зимний период, весной и летом достигая максимальных значений — соответственно 63.2 и 65.1%. Осенью основу спектра питания этой размерной группы почти в равной степени составляли планктон (42.8%) и нектон (47.4%).

Сверхкрупный минтай $FL > 60$ см в возрасте от 9 лет и старше встречался в основном на шельфе Берингова моря. В спектр питания летом входило 13 таксономических групп организмов. В остальные сезоны число таксономических групп варьировало от 6 до 12. Накормленность рыб по сезонам сильно изменялась — от 77.8 до 110.1‰ при суточном рационе от 1.4 до 2.4%. Из всех размерных групп эти показатели у сверхкрупного минтая были наименьшими (табл. 2).

Образ жизни старшевозрастного минтая схож с таковым трески *Gadus macrocephalus*, которая обитает в придонных горизонтах (Шунтов и др., 1993). Соответственно основу пищи у него составляли нектонные организмы, доля которых в пищевом комке летом достигала 44.0%, зимой — 89.8%, второстепенной пищей были планктон и бентос (табл. 2).

По приведённым данным биомассы минтая (табл. 1), среднесуточных рационов и состава

пищи его различных размерных групп (табл. 2) мы провели расчёты выедания видом кормовых объектов в разные сезоны и в течение года в Беринговом море. В зимний период в верхней эпипелагиали моря минтай выедал в среднем за год 18.9 млн т пищи, основным компонентом которой являлся нектон — 14.4 млн т (рис. 2). Несмотря на низкое количество планктона, его потребление разноразмерными особями минтая относительно других групп гидробионтов за зимний сезон составило значительную долю — порядка 18.5%, или 3.5 млн т. Оставшееся количество потреблённых кормовых объектов пришлось на бентос — 1.1 млн т (5.8%).

В весенний сезон, являющийся началом вегетативного периода для планктона, а для минтая — началом посленерестового нагула, пятикратно возросло количество потреблённой пищи — 93.0 млн т (рис. 2). Доминирующей группой гидробионтов в питании были новые генерации планктона — 78.6 млн т (84.5%), среди которого значительно выделялись копеподы (65.0%), являющиеся основным источником восстановления понесённых энергетических затрат в период нереста, и эвфаузииды (18.5%). В составе пищи крупноразмерного минтая нектон продолжал занимать значительную долю, что отразилось на общем его потреблении весной, когда выедалось до 9.4 млн т (10.1%) различных видов рыб и кальмаров (табл. 2). Доля бентосной

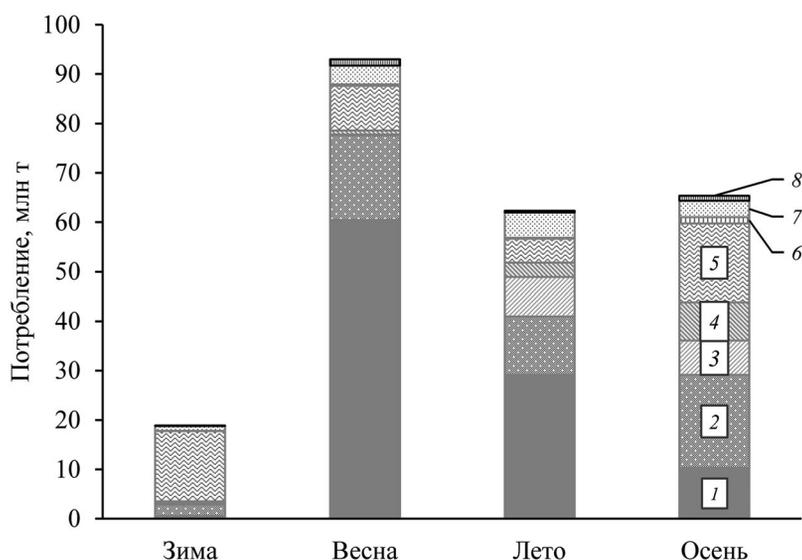


Рис. 2. Потребление минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в разные сезоны (средние значения за 1982–2020 гг.): 1 — Copepoda, 2 — Euphausiacea, 3 — Nupreidae, 4 — прочий планктон, 5 — Pisces, 6 — Decapodiformes, 7 — Decapoda, 8 — прочий бентос.

составляющей продолжала оставаться незначительной – 5.1 млн т (5.5%).

В летний период общее количество потреблённой пищи минтаем в Беринговом море снижалось в полтора раза – до 62.3 млн т (рис. 2). Среди основных компонентов питания продолжал преобладать планктон, на долю которого приходилось 51.8 млн т (83.1%) при неизменном доминировании копепод (46.7%) и эвфаузиид (19.0%). Однако следует отметить значительное увеличение, по сравнению с зимним и весенним периодами, потребления гипериид, составившее 7.9 млн т (12.7%), и снижение до минимального уровня за весь год потребления nekтона до 5.0 млн т (8.0%). Роль бентоса в питании разновозрастного минтая осталась на уровне весеннего сезона – 5.5 млн т (8.8%).

Осенью активность питания минтая вновь несколько возрасла, что выразилось в увеличении общего количества потреблённой за сезон пищи до 65.4 млн т (рис. 2). Однако относительно летнего сезона рост был незначительным (3.1 млн т) и произошёл он в большей степени за счёт гидробионтов, входящих в группу nekтона. Выедание минтаем рыб осенью, в сравнении с предыдущими сезонами, находилось на максимальном уровне – 16.0 млн т. В то же время он значительно меньше питался планктоном, выедание которого в конце вегетационного периода (весна, лето и осень) составило наименьший объём – 43.8 млн т. В сравнении с зимой и весной потребление гипериид оставалось довольно высоким – 7.0 млн т, но относительно летнего сезона оно снизилось на 0.9 млн т.

В 1982–2020 гг. среднемноголетнее потребление минтаем всех кормовых объектов в Беринговом море составило 239.7 млн т/год (рис. 3). В годовом рационе среди зоопланктона преобладали копеподы – 100.5 млн т (41.9%), эвфау-

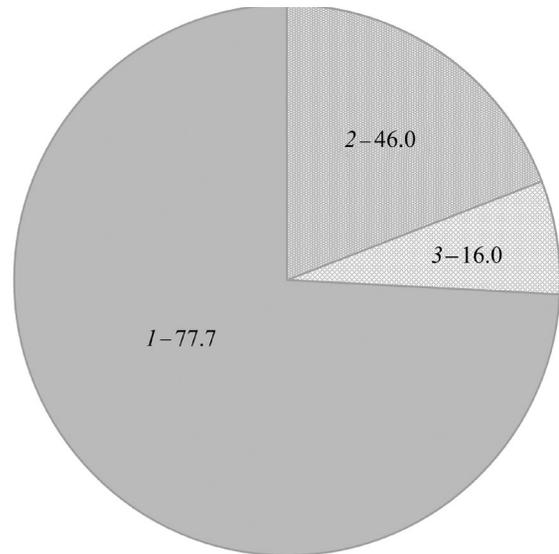


Рис. 3. Среднегодовое потребление (млн т) минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в 1982–2020 гг.: 1 – планктон (74.1%): Copepoda (41.9%), Euphausiacea (20.9%), прочие (11.3%); 2 – nekтон (19.2%): Pisces (18.4%), Decapodiformes (0.8%); 3 – бентос (6.7%): Decapoda (5.5%), прочие (1.2%).

зииды – 50.1 млн т (20.9%) и гиперииды – 15.4 (6.4%); среди nekтона и бентоса – рыбы и креветки – 44.2 млн т (18.4%) и 13.1 млн т (5.5%) соответственно.

В результате сопоставления усреднённых данных за весь период исследований по валовому запасу и продукции зоопланктона и его доминирующих групп с потреблением пищевых компонентов разновозрастным минтаем выявлено, что на обеспечение его годового рациона уходило всего 18.1% валового запаса и 7.8% продукции зоопланктона (табл. 3). Наибольший пресс со стороны минтая был на эвфаузиид и гипериид, выедание которых составило соответственно

Таблица 3. Среднегодовая доля выедания минтаем *Gadus chalcogrammus* валового запаса (*B*), продукции (*P*) зоопланктона (основные таксономические группы) и среднегодовые значения этих показателей в эпипелагиали Берингова моря в 1982–2020 гг.

Группа	Доля, %								<i>B</i> , млн т	<i>P</i> , млн т
	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>	<i>B</i>	<i>P</i>		
	1982–1990		2006–2010		2011–2020		1982–2020		1982–2020	
Euphausiacea	75.7	33.8	36.8	16.4	51.5	23.0	47.2	23.6	108.4	243.1
Copepoda	29.4	12.7	4.6	2.0	20.2	8.7	18.6	7.3	516.0	1197.6
Amphipoda	64.4	21.0	27.9	9.1	56.6	18.4	54.8	16.9	38.0	116.5
Chaetognatha	1.8	1.2	0.6	0.1	1.7	1.1	1.4	0.8	308.7	463.1
Весь зоопланктон	27.4	13.0	7.9	3.6	19.7	9.3	18.1	7.8	1009.2	2135.3

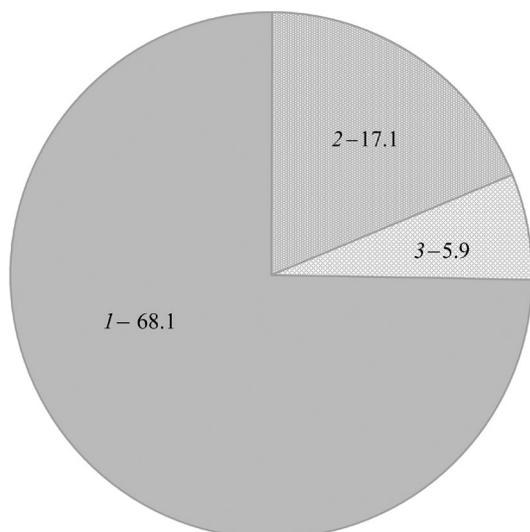


Рис. 4. Среднегодовое потребление (млн т) минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в 2006–2010 гг.: 1 – планктон (74.8%): Euphausiacea (38.3%), Copepoda (23.0%), прочие (13.5%); 2 – нектон (18.7%): Pisces (18.0%), Decapodiformes (0.7%); 3 – бентос (6.5%): Decapoda (5.3%), прочие (1.2%).

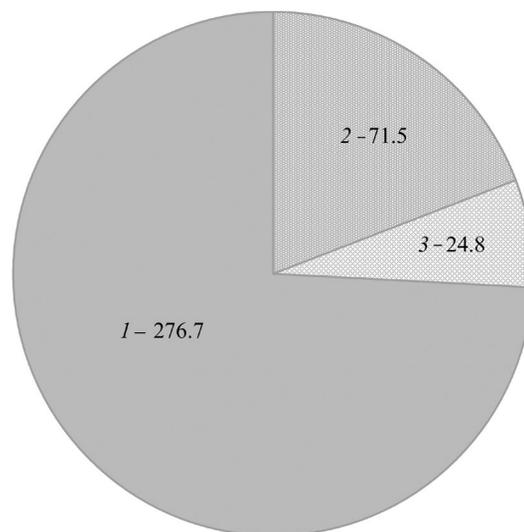


Рис. 5. Среднегодовое потребление (млн т) минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в 1982–1990 гг.: 1 – планктон (74.1%): Copepoda (40.7%), Euphausiacea (22.0%), прочие (11.4%); 2 – нектон (19.2%): Pisces (18.4%), Decapodiformes (0.8%); 3 – бентос (6.7%): Decapoda (5.5%), прочие (1.2%).

47.2 и 54.8% их общего запаса и 23.6 и 16.9% их продукции.

В заключение следует отметить, что в 2006–2010 гг., когда в Беринговом море наблюдали минимальные запасы минтая – 6.1 млн т (табл. 1), в год он потреблял всего 91.1 млн т кормовых объектов, среди них наибольшее количество приходилось на планктон – 68.1 млн т (рис. 4). На обеспечение годового рациона минтая в этот период уходило всего 7.9% валового запаса и 3.6% продукции зоопланктона (табл. 3).

В свою очередь, при максимальных биомассах минтая, которые отмечали в 1980-х гг., разновозрастный минтай потреблял в четыре раза больше корма – 372.9 млн т/год (табл. 1, рис. 5). Аналогично ситуации периода минимального запаса минтая, наибольшую долю в рационе составляли организмы планктонной группы – 276.7 млн т/год. Для обеспечения годового рациона минтая общей биомассой 25.1 млн т в этот период необходимо было в 3.5 раза большее количество зоопланктона, составлявшее 27.4% валового запаса и 13.0% продукции (табл. 3).

В 2011–2020 гг., когда общий запас минтая в Беринговом море был близок к среднемноголетнему значению за весь период исследований – 17.4 млн т (табл. 1), на обеспечение годового рациона вида уходило 19.7% валового запаса и 9.3% продукции зооплан-

ктона (табл. 3). Наибольший пресс со стороны минтая, как и в предыдущие периоды исследований, приходился на гиперид и эвфаузиид. Среднемноголетнее потребление всех кормовых объектов составило 258.8 млн т/год (рис. 6), среди которых в годовом рационе минтая преобладал зоопланктон – 190.8 млн т. В течение года разновозрастный минтай также потреблял 51.1 млн т нектона и 17.0 млн т бентоса.

ОБСУЖДЕНИЕ

Крупномасштабные траловые съёмки в пелагиали Берингова моря, наиболее реально отражающие состояние нектонных сообществ на глубинах 0–200 м, проводили только в 1980-е гг. В настоящее время в летне-осенний период исследования нектона в этом море основаны на результатах “лососёвых” съёмок, т.е. тралениями охвачена только верхняя эпипелагиаль (0–50 м). Дефицит информации по эпипелагиали и особенно по мезопелагиали в последние годы создал трудности в проведении анализа межгодовой динамики нектонных сообществ в этих двух зонах. Шунтов с соавт. (2012), понимая проблематичность оценок биомасс нектона в эпи- и мезопелагиали, сопоставили статистические данные в различных районах Берингова моря, учитывая также дневные и ночные уловы отдельных видов нектона. Поэтому, несмотря на

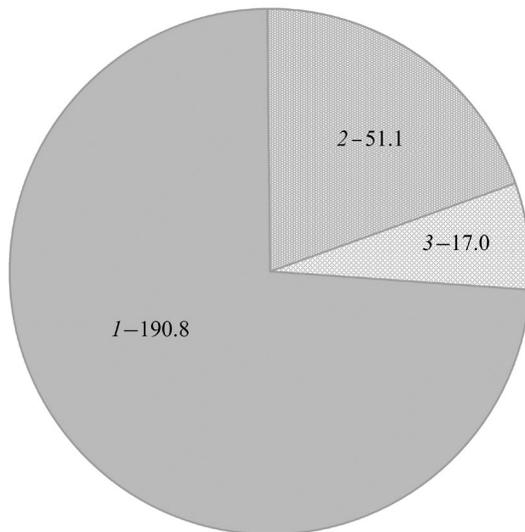


Рис. 6. Среднегодовое потребление (млн т) минтаем *Gadus chalcogrammus* гидробионтов (доминирующие группы) в эпипелагиали Берингова моря в 2011–2020 гг.: 1 – планктон (73.7%): Copepoda (41.4%), Euphausiacea (20.7%), прочие (11.6%); 2 – нектон (19.7%): Pisces (17.5%), Decapodiformes (2.2%); 3 – бентос (6.6%): Decapoda (5.1%), прочие (1.5%).

ограниченность данных и некоторые индивидуальные экспертные оценки, сведения по биомассам видов нектона, представленные в указанной книге, на наш взгляд, являются наиболее полными и полученными с соблюдением стандартных методов анализа. Следует отметить, что питание рыб в Беринговом море было ранее рассмотрено в монографиях сотрудников ТИНРО (Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2011), где проанализирована практически вся информация по питанию, составам рационов и трофическим отношениям наиболее массовых обитателей пелагиали и бентали Берингова моря. Согласно этим исследованиям большинству нектонных видов свойственна пластичность, и практически все группы и виды организмов зоопланктона в той или иной степени служат для них кормовыми объектами.

В динамике численности многих промысловых объектов важнейшее значение имеет объём их потребления хищниками на разных стадиях жизненного цикла. К примеру, большое количество планктонных личинок промысловых видов крабов потребляют лососи в период предандромных миграций, а также медузы и щетинкочелюстные, что особенно заметно в годы с высокой численностью личинок (Чучукало, 2006; Горбатенко, 2018). Масштабы выедания минтаем собственной молоди в дальневосточных морях превосходят величину промыслового изъятия

вида (Шунтов, 1985; Вах, Laevastu, 1990; Шунтов и др., 1993; Глубоков и др., 2000; Горбатенко и др., 2012; Bold et al., 2012). Интенсивность каннибализма резко увеличивается в годы высокой численности минтая (Соколовский, Глебова, 1985а, 1985б; Laevastu et al., 1996) и с пониженными концентрациями кормового планктона (Горбатенко, Лаженцев, 2002). При ухудшении кормовой базы минтай начинает потреблять щетинкочелюстных, ойкоплевр (*Oikopleura*) и мелкий нектон, включая собственную молодь.

В дальневосточных морях выживаемость личинок минтая определяется не только величиной их кормовой базы, но и развитием в пелагиали желетелого планктона (медуз, гребневиков (*Stenophora*), сифонофор (*Siphonophorae*)) и щетинкочелюстных. Падение численности минтая с конца 1980-х гг. в Беринговом море некоторые авторы непосредственно связывают с возрастанием в планктоне доли хищников (щетинкочелюстных и желетелого планктона) (Arai, 1997; Mills, 1995; Brodeur et al., 1999; Schabetsberger et al., 2000).

Для определения трофической роли минтая в пелагическом сообществе Берингова моря необходимо знать его количественные характеристики и их межгодовую динамику. Расчётные биомассы минтая по всему Берингову морю в различные периоды исследований представлены в табл. 1. Как известно, основное его количество сосредоточено в восточной части моря (Шунтов и др., 1993; Шунтов, 2016; Датский и др., 2022). Однако, в отличие от западной части моря, комплексные съёмки на российских научных судах в восточной его части в рассматриваемый период проводили нерегулярно, поэтому информация по биомассе этого вида в различные временные промежутки по восточной части Берингова моря взята из американских литературных источников (Ianelli et al., 2018, 2021).

По всей акватории Берингова моря минимальные и максимальные значения биомассы минтая наблюдали в схожие периоды, характерные для его западной и восточной частей. Так, минимальные значения биомассы отмечены в 2006–2010, а максимальный уровень – в 1980-х гг. В 2010-х гг. уровень общей биомассы минтая во всём Беринговом море несколько превышал среднемноголетние значения (табл. 1).

Питанию минтая в российских водах Берингова моря посвящено большое количество работ. Все трофологические исследования были сведены в монографиях Шунтова с соавт. (1993) и

Чучукало (2006). Использование нектоном кормовой базы является одним из важнейших показателей, который служит для оценки экологической ёмкости водоёмов.

Питание минтая, как и других видов рыб, изменяется в процессе всего жизненного цикла. При переходе личинок на экзогенное питание, которые в этот момент имеют длину 3.5–5.5 мм, пищей им служат почти исключительно науплии копепод длиной 0.1–0.3 мм, кроме них в небольшом количестве могут использоваться микродоросли и яйца копепод (Горбатенко и др., 2004). По мере роста особей спектр потребляемых пищевых организмов расширяется, увеличиваются их размеры, сокращается доля планктонных организмов, в основном эвфаузиид и копепод, и возрастает роль нектона и бентоса, что характерно для всех сезонов (Горбатенко, 1987; Горбатенко и др., 2008, 2013; Горбатенко, Савин, 2012). Сверхкрупный минтай старше 8 лет ведёт придонный образ жизни, питается зообентосом, придонными беспозвоночными и рыбами (Шунтов, 1988; Волков и др., 1990; Горбатенко и др., 2008).

Для более полного представления о характере питания половозрелого минтая необходимо учесть ряд факторов. С одной стороны, интенсивность питания определяется состоянием кормовой базы, с другой – характер питания зависит от физиологического состояния.

Многолетние данные (начиная с 1982 г.) по питанию минтая позволили определить в различные сезоны состав пищи и накормленность по его размерно-возрастным группам (табл. 2). Также мы рассчитали среднемноголетние суточные рационы разноразмерного минтая в Беринговом море по сезонам. Для всех сезонов характерно уменьшение величины рациона минтая с увеличением размера последнего, а также снижение интенсивности питания от лета к зиме и увеличение от зимы к лету.

Крупноразмерный минтай (FL 41–60 см) в возрасте от 6 лет и старше составлял основу нерестового запаса и встречался на большей части исследованной акватории. Если интенсивность питания особей $FL \leq 40$ см в основном зависела от состояния кормовой базы, то у половозрелого минтая также и от физиологического состояния рыб, т.е. особенностей обменных процессов в период годового цикла (завершение нагула, половое созревание и подготовка к очередному нерестовому сезону). Зависимость от физиологического состояния особенно вы-

ражена весной, когда минтай формирует нерестовые скопления. Низкая интенсивность питания половозрелого минтая в этот сезон связана с тем, что особи находятся в преднерестовом и нерестовом состояниях, в это время питание осуществляется в поддерживающем режиме (Горбатенко, Лаженцев, 2002; Волков и др., 2003).

Ранее было показано (Горбатенко, Лаженцев, 2002), что средняя величина суточного рациона половозрелого минтая в весенний период в большей степени зависит от доли в популяции нерестовых (практически не питающихся) и посленерестовых (активно откармливающихся) особей. Однако исследования, проведённые позже в Охотском море (Горбатенко, 2018), указывали на минимальную накормленность половозрелого минтая весной также и в годы минимального количества кормового планктона. Следовательно, накормленность преднерестового минтая зависит также от доступности пищи, так как при снижении перед нерестом активности передвижения потребность в корме он не теряет.

Необходимо отметить, что в отдельных районах осреднённые по пробам и районам индексы наполнения желудков превышали 1000‰. Однако это имело место только на локальных участках, которые отличались наиболее высокой биомассой кормового зоопланктона. В то же время при постепенном удалении нагульного минтая от прибрежных районов питание становилось менее интенсивным (Волков и др., 1990). Ещё одним фактором снижения потребления пищи в нагульный период является степень накопления запасов жира: чем выше гепатосоматический индекс, т.е. содержание жира в печени у минтая, тем ниже интенсивность его питания (Швыдкий и др., 1994; Горбатенко, 2018).

В двух крупных дальневосточных морях выявлено различное соотношение среднегодовой суммарной биомассы и годовой продукции зоопланктона. Так, для Берингова моря характерна высокая среднегодовая биомасса, а для Охотского – высокая годовая продукция (Волков, 2008б; Горбатенко, 2021а). По данным Горбатенко (2021а), в Беринговом море доля по биомассе (в среднем за год) копепод составляет 55.1, щетинкочелюстных – 26.3, эвфаузиид – 10.8, медуз – 3.2, гипериид – 2.9% при среднегодовой валовой биомассе 245.1 млн т сырого вещества. Как показали наши исследования, вы-

едание минтаем доминирующих видов сетного зоопланктона в эпипелагиали Берингова моря в значительной степени зависит от величины запаса минтая. В то же время сезонное потребление пищи неравномерно, увеличивается в весенний период и постепенно снижается к зиме. Весной, летом и осенью в пищевом рационе преобладает планктон, а зимой – нектон. Доминирование в рационе минтая в зимний период нектона связано с ухудшением кормовой базы в эпипелагиали в зимний период.

ВЫВОДЫ

1. В 1982–2020 гг. биомасса минтая в западной части Берингова моря снизилась почти на порядок – с 7.2 (1982–1990) до 0.7 млн т (2006–2010), затем за последнее десятилетие повысилась до уровня среднемноголетнего значения (4.0 млн т). В восточной части моря изменения биомассы носили волнообразный характер, её наименьшее значение (5.4 млн т) отмечено во второй половине 2000-х, наибольшее (17.9 млн т) – в 1980-х гг.

2. Спектр питания разноразмерного минтая включает 16 таксономических групп гидробионтов. Минтай $FL < 10$ и $FL 10–18$ см в питании отдавал предпочтение планктону, доля которого в пищевом комке в различные сезоны составляла 85.6–100%. Более крупный минтай ($FL 19–40$ и $41–60$ см) в весенний и летний периоды активно питался зоопланктоном (63.2–90.1%), в зимний сезон переходя на нектон (47.4–67.3%). Крупноразмерный минтай ($FL > 60$ см), обитающий преимущественно в придонных слоях, питался нектоном (44.0–89.8%) и бентосом (7.7–39.7%).

3. В целом основу годового рациона разноразмерного минтая в Беринговом море в 1982–2020 гг. составлял зоопланктон – в среднем 74.1%. Доля нектона составила 19.2, бентоса – 6.7%. Величина суточного рациона разноразмерного минтая зимой составляла 3.0, весной – 4.0, летом – 5.6, осенью – 3.8, в среднем за год – 4.1% массы тела.

4. В 1982–2020 гг. среднемноголетнее потребление всех кормовых объектов минтаем в Беринговом море составило 239.3 млн т/год. В течение года разноразмерный минтай потреблял 100.5 млн т (41.9%) копепод, 50.1 млн т (20.9%) эвфаузиид, третьими по потреблению были рыбы – 44.2 млн т (18.4%). На обеспечение годового рациона минтая уходило 18.1% валового запаса зоопланктона и 7.8% его продукции.

Наиболее сильный пресс был на эвфаузиид и гипериид: минтай в год выедал соответственно 47.2 и 54.8% их валового запаса и 23.6 и 16.9% их продукции.

5. В различные периоды исследований годовое потребление минтаем корма варьирует от 91.1 (2006–2010) до 373.0 млн т (1982–1990). Значительные флуктуации потребления пищи в основном были связаны с динамикой биомассы минтая. На обеспечение годового рациона минтая при минимальных значениях его биомассы (2006–2010) уходит всего 7.9% годового валового запаса и 3.6% годовой продукции зоопланктона. В период максимальных биомасс минтая (1982–1990) он выедал 27.4% валового запаса и 13.0% продукции зоопланктона. В период среднего уровня своей биомассы (2011–2020) минтай потреблял 19.7% валового запаса и 9.3% продукции зоопланктона.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность всем сотрудникам ТИНРО, принимавшим участие в сборе материалов по гидробиологии, структуре запасов и питанию минтая в Беринговом море.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас количественного распределения нектона в Охотском море. 2003. М.: Нац. рыб. ресурсы, 1031 с.
- Винберг Г.Г. 1979. Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 273 с.
- Волков А.Ф. 1986. Состояние кормовой базы основных промысловых объектов Охотского моря в осенний период // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 122–133.
- Волков А.Ф. 2008а. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. Т. 154. С. 405–416.
- Волков А.Ф. 2008б. Среднемноголетние характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Там же. Т. 152. С. 253–270.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я. 1990. Стратегия питания минтая // Там же. Т. 111. С. 94–102.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю. 2003. Планктон, состояние кормовой базы и питание массовых рыб эпи- и мезопелагиали Охотского моря в зимне-весенний период // Там же. Т. 133. С. 169–235.
- Глубоков А.И., Алексеев Д.О., Бизиков В.А. 2000. О каннибализме минтая в северо-западной части Берингова моря в конце 90-х годов // Вопр. рыболовства. Т. 1. Вып. 4. С. 91–97.

- Горбатенко К.М.* 1987. Суточная ритмика питания охотоморского минтая в осенний период // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 189–202.
- Горбатенко К.М.* 2007. Размерно-весовые характеристики планктона Охотского моря в весенне-летний и летне-осенний периоды // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 276–281.
- Горбатенко К.М.* 2018. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 48 с.
- Горбатенко К.М.* 2019. Размерно-весовые характеристики зоопланктона Берингова моря в летний и осенний периоды // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 253–271.
- Горбатенко К.М.* 2021а. Биомасса и продукция сетевого зоопланктона Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 201. Вып. 1. С. 191–205.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-191-205>
- Горбатенко К.М.* 2021б. Состав и структура планктонных сообществ Берингова моря // Там же. Т. 201. Вып. 1. С. 158–176.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-158-176>
- Горбатенко К.М., Лаженцев А.Е.* 2002. Питание минтая и пищевая обеспеченность нектона в северной части Охотского моря // Там же. Т. 130. С. 408–421.
- Горбатенко К.М., Савин А.Б.* 2012. Состав, биомасса и трофические характеристики рыб на западнокамчатском шельфе // Там же. Т. 171. С. 40–61.
- Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю., Шершенков С.Ю.* 2004. Особенности питания разноразмерных личинок минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) на западнокамчатском шельфе // Биология моря. Т. 30. № 2. С. 131–137.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др.* 2008. Бенито-пелагические трофические связи в ихтиоценозе шельфовой зоны западной части Берингова моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов углерода и азота // Изв. ТИНРО. Т. 153. С. 284–295.
- Горбатенко К.М., Надточий В.А., Кияшко С.И.* 2012. Трофический статус макробентоса шельфа Западной Камчатки по данным анализа стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$) // Там же. Т. 171. С. 168–174.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др.* 2013. Трофические отношения и бенито-пелагические связи на западнокамчатском шельфе Охотского моря по данным анализа содержимого желудков и стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N // Там же. Т. 175. С. 3–25.
- Датский А.В., Кулик В.В., Датская С.А.* 2021. Динамика обилия массовых промысловых рыб дальневосточных морей и прилегающих районов открытой части Тихого океана и влияющие на неё факторы // Тр. ВНИРО. Т. 186. № 4. С. 31–77.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2021-186-31-77>
- Датский А.В., Шейбак А.Ю., Антонов Н.П.* 2022. Минтай Берингова моря: особенности распределения и биологии, запасы, промысел // Там же. Т. 189. С. 73–94.
<https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-189-73-94>
- Дулепова Е.П.* 2002. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 274 с.
- Заика В.Е.* 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наук. думка, 148 с.
- Заика В.Е.* 1983. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Наук. думка, 206 с.
- Иванова М.Б.* 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 220 с.
- Найденко С.В., Сомов А.А., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А.* 2022. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. 1. Состав и обилие зоопланктона и мелкоразмерного нектона // Изв. ТИНРО. Т. 202. № 1. С. 3–33.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-3-33>
- Соколовский А.С., Глебова С.Ю.* 1985а. Долгопериодные флуктуации численности минтая в Беринговом море // Там же. Т. 110. С. 38–42.
- Соколовский А.С., Глебова С.Ю.* 1985б. Структура популяции и продуктивность восточноберингоморского минтая // Там же. Т. 110. С. 29–37.
- Степаненко М.А., Грицай Е.В.* 2016. Состояние ресурсов, пространственная дифференциация и воспроизводство минтая в северной и восточной частях Берингова моря // Там же. Т. 185. С. 16–30.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-16-30>
- Суцены Л.М.* 1975. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск: Наука и техника, 205 с.
- Численко Л.Л.* 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л.: Наука, 106 с.
- Чучукало В.И.* 1996. К методике расчётов суточных пищевых рационов рыб // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 289–305.
- Чучукало В.И.* 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.
- Чучукало В.И., Волков А.Ф.* 1986. Руководство по изучению питания рыб. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 32 с.
- Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н., Горбатенко К.М.* 1994. Динамика упитанности минтая в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. Т. 116. С. 178–192.
- Шунтов В.П.* 1985. Биологические ресурсы Охотского моря. М.: Агропромиздат, 224 с.
- Шунтов В.П.* 1988. Численность и распределение морских птиц в восточной части дальневосточной экономической зоны СССР в осенний период // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 10. С. 1538–1547.

- Шунтов В.П. 2016. Биология дальневосточных морей России. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 604 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы ее обуславливающие. 1. Ретроспективный анализ и обзор представлений о закономерностях в динамике популяций и сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. Т. 155. С. 3–32.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 473 с.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дуленова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 426 с.
- Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Волвенко И.В., Кулик В.В. 2012. Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы, 1982–2009 гг. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центр, 479 с.
- Arai M.N. 1997. A functional biology of Scyphozoa. Dordrecht: Springer, 316 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-009-1497-1>
- Bax N.J., Laevastu T. 1990. Biomass potential of large marine ecosystems: a system approach // Large marine ecosystems pattern process and yield. Washington: Am. Assoc. Adv. Sci. P. 188–205.
- Bold J.L., Buckley T.W., Rooper C.N., Aydin K. 2012. Factors influencing cannibalism and abundance of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) on the eastern Bering Sea shelf, 1982–2006 // Fish. Bull. V. 110. № 3. P. 293–306.
- Boysen-Jensen P. 1919. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909–1917 // Rep. Danish Biol. Stn. V. 26. P. 1–44.
- Brodeur R.D., Mills C.E., Overland J.E. et al. 1999. Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change // Fish. Oceanogr. V. 8. № 4. P. 296–306.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1999.00115.x>
- Ianelli J., Kotwicki S., Honkalehto T. et al. 2018. Chapter 1. Assessment of the walleye pollock stock in the Eastern Bering Sea. Seattle: NOAA et al., 155 p. (<https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/REFM/docs/2018/BSAI/2018EB-Spollock.pdf>. Version 06/2023).
- Ianelli J., Fissel B., Stienessen S. et al. 2021. Chapter 1. Assessment of the walleye pollock stock in the Eastern Bering Sea. Seattle: NOAA et al., 171 p. (https://apps-afsc.fisheries.noaa.gov/Plan_Team/2021/EBSPollock.pdf. Version 06/2023).
- Laevastu T., Alverson D.L., Marusco R.J. 1996. Exploitable marine ecosystems: their behavior and management. Oxford: Fishing News Books, 321 p.
- Mills C.E. 1995. Medusae, siphonophores and ctenophores as planctivorous predators in chaining global ecosystems // ICES J. Mar. Sci. № 52. № 3–4. P. 575–581.
[https://doi.org/10.1016/1054-3139\(95\)80072-7](https://doi.org/10.1016/1054-3139(95)80072-7)
- Schabetsberger R., Brodeur R.D., Ciannelli L. et al. 2000. Diel vertical migration and interaction of zooplankton and juvenile walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) at a frontal region near the Pribilof Islands, Bering Sea // Ibid. V. 57. № 4. P. 1283–1295.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0814>

FEEDING OF WALLEYE POLLOCK *GADUS CHALCOGRAMMUS* (GADIDAE) IN THE EPIPELAGIC ZONE OF THE BERING SEA

K. M. Gorbatenko¹, I. V. Melnikov¹, and A. Yu. Sheibak^{2, *}

¹Pacific Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia

²Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia

*E-mail: sheibak@vniro.ru

From 1982–1990 to 2006–2010 in the western part of the Bering Sea biomass of the walleye pollock *Gadus chalcogrammus* decreased by almost an order of magnitude, from 7.2 to 0.7 million tons. However, in the last decade (2011–2020) its biomass increased to the long-term average value (4.0 million tons). In the eastern part of the sea, the pollock biomass dynamics was of the wave-like nature with the highest value in 1982–1990 and the lowest, in 2006–2010. The food spectrum of the walleye pollock is wide and includes 16 taxonomic groups of aquatic organisms. The main part of average annual food mass consumed by pollock in the Bering Sea in 1982–2020 consisted of zooplankton (74.1%). During different study periods, annual feed consumption varied from 91.1 to 373.0 (average 239.3) million tons per year. Significant fluctuations in the volume of food consumed are mainly associated with the dynamics of the species' biomass.

Keywords: walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, biomass dynamics, zooplankton, nutrition, consumption, daily diet, Bering Sea.