

УДК 574.55–004.94 (265.53)

Характеристика экосистемы Охотского моря по результатам моделирования

В.И. Радченко

Северотихоокеанская комиссия по анадромным рыбам (НПАФК, г. Ванкувер)

Рассматриваются интегральные характеристики экосистемы Охотского моря, полученные при помощи модели «Экопас», разработанной для экосистемных исследований моря более чем 30 лет назад и с тех пор непрерывно совершенствуемой. Модель включает 530 количественно охарактеризованных связей между 48 функциональными группами, включая детрит и фитопланктон. Для каждой группы оценены средние показатели биомассы, продукции, потребления корма. Всеми функциональными группами в экосистеме Охотского моря в течение года потребляется 16,95 млрд т вещества, или 11,15 тыс. т/км². Сумма продукции (без учёта воспроизводства детрита) составляет 19,09 млрд т. Рассчитаны основные параметры функционирования (суммарный экспорт вещества, расходы на метаболизм, поток в детрит и т.п.) и соотношения (суммарного вылова к первичной продукции, первичной продукции к расходам на метаболизм, первичной продукции к общей биомассе и т.п.), которые характеризуют биопродуктивность экосистемы Охотского моря. Проведён сравнительный анализ по литературным данным с аналогичными показателями для экосистемы Берингова моря и ещё 34 экосистем Мирового океана. Обсуждается феномен высокой биологической продуктивности Охотского и западной части Берингова морей, роль транспорта вещества с адвекцией вод из сопредельных акваторий, климатической изменчивости, а также применимость определения «зрелости» морских экосистем и их отдельных компонентов для анализа причин и динамики значимых неперiodических событий в дальневосточных морях.

Ключевые слова: Экопас, Охотское море, трофическая структура, биологическая продуктивность, зрелость экосистемы.

ВВЕДЕНИЕ

Модель «Экопас» — один из удобных инструментов для анализа трофической структуры. За рубежом она получила широкое признание в составе методологии для обобщения и обработки данных о трофических связях в морских экосистемах [Polovina, 1985; Christensen, Pauly, 1992; Pauly et al., 2000]. На сайте www.ecopath.org в сети Интернет можно ознакомиться с руководствами, списком более трёхсот опубликованных региональных моде-

лей, получить последние версии компьютерной программы, т.е. «заготовки» модели.

В 2011–13 гг. в ТИНРО-Центре подготовлена модель Экопас Охотского моря. Результаты данного исследования до настоящего времени остаются не опубликованными. В целом представленные ниже результаты симуляции модели «Экопас» экосистемы Охотского моря основаны на независимых оценках биомассы, продукции, величины потребления и состава рационов каждой функциональной

группы. Достижение баланса потоков вещества в трофической структуре экосистемы послужило уточнению параметров её функционирования, благодаря этому стало возможным сравнить полученные результаты с опубликованными в более ранних работах, а также с расчётными характеристиками моделей других экосистем.

Цель настоящей работы — представить характеристику экосистемы Охотского моря, обеспечивающего основу рыбного вылова в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне. Кроме того, данная публикация должна послужить популяризации такого удобного инструмента исследований крупных морских экосистем, которым является модель «Экопас».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

«Экопас» по своей сути — равновесная (балансовая) модель трофической структуры, в которой построение результирующих связей основано на решении системы простых линейных уравнений. В эти уравнения вводятся и затем рассчитывается количество материала (измеренное через биомассу, энергию или вспомогательные остаточные параметры) для каждого элемента исследуемых трофических цепей. Ключевое уравнение модели выглядит следующим образом:

$$B_i \left(\frac{P}{B} \right)_i TE_i + IM_i = \sum_j \left[B_j \cdot \left(\frac{Q}{B} \right)_j \cdot DC_{ij} \right] + EM_i + C_i.$$

Для каждого элемента модели (видов и видовых групп гидробионтов) вводится свой комплекс параметров:

- B — биомасса;
- P/B — отношение продукции к биомассе;
- Q/B — отношение потребления к биомассе;
- DC — пищевой спектр, доли компонентов, %;
- IM — величина иммиграции;
- EM — величина эмиграции;
- C — вылов + непроеданные выбросы.

В данной работе приводятся годовые значения оцениваемых коэффициентов, поэтому

их размерность (год^{-1}) не будет указываться ниже.

После введения данных, при помощи модели оценивается ещё один параметр, а именно — «трофическая эффективность» (TE), т.е. доля производимой элементом продукции, утилизируемая другими компонентами системы. Оценивание TE — первоочередной инструмент тестирования данных в модели «Экопас». Независимые оценки потребления и продукции различных видов часто приводят к начальным выводам, что какой-либо из видов продуцирует меньше, чем составляет его суммарная потребляемая в экосистеме биомасса ($TE > 1,0$), что невозможно исходя из требований равновесной модели. Поэтому, используя $TE > 1,0$ в качестве показателя ошибки, полнота и качество каждого фрагмента данных, вводимых в модель, оценивается и корректируется, чтобы таким образом настроить согласованный ввод информации в целом. Этот процесс называется балансировкой модели. Конечно, нельзя утверждать, что реальная природная экосистема находится в совершенном равновесии в каждый отдельно взятый момент времени. Тем не менее, в ходе описываемой процедуры можно оценить уровень неопределённости, содержащейся в оценках количества вещества, как требуемого, так и реально поступающего к каждому элементу трофической структуры экосистемы.

Модель «Экопас» Охотского моря включает в себя акваторию российской экономической зоны и анклава нейтральных вод, охватывая площадь 1520,43 тыс. км² [Волвенко, 2003]. Для оценки полученных результатов она сравнивается с подобными моделями западной части Берингова моря, разработанными в 1990-е гг. [Aydin et al., 2002]. Две модели, одна для шельфа и материкового склона западной части Берингова моря (далее ЗБМ-1), вторая — для шельфа, материкового склона и глубоководных Командорской и Алеутской котловин (далее — ЗБМ-2), охватывают акваторию российской экономической зоны площадью 254,2 и 702,2 тыс. км² соответственно. Следует оговорить, что используемые для сравнений версии моделей ЗБМ-1 и ЗБМ-2 восстановлены по базовым параметрам, опу-

бликованным в таблицах Приложений В2 и В3 [Aydin et al., 2002. С. 61–62]. Их полученные характеристики отличаются от версий моделей, представленных ранее [Lapko et al., 2001], в которых в процессе балансировки значительно увеличен объём первичной продукции.

Для определения ключевых параметров модели экосистемы Охотского моря, в частности для описания функциональных групп, проанализирован большой массив литературной информации, касающийся их обилия, продуктивности, трофических связей, количественного состава рационов, распределения и миграций. В основном использованы опубликованные данные экосистемных исследований о численности и трофических связях гидробионтов, собранные в комплексных морских экспедициях ФГУП «ТИНРО-Центр» [Шунтов, 1985, 1995, 2001; Шунтов, Дулепова, 1997; Шунтов и др., 1990 а, 1990 б, 1997, 2007; Дулепова, Борец, 1990; Кобликов и др., 1990; Дудник, Долганов, 1992; Лапко, 1996; Борец, 1997; Ильинский, 1998, 2007; Дулепова, 2002; Нектон..., 2003; Чучукало, 2006; Надточий и др., 2007; Дулепова и др., 2008; Radchenko et al., 2010]. Для оценки обилия гидробионтов использовались многолетние данные донных и пелагических траловых, а также планктонных съёмок, в настоящее время организованные в ТИНРО-Центре в систему баз

данных [Шунтов, 2005; Шунтов, Волвенко, 2005; Волвенко, 2015].

В связи с недостаточностью инструментальных определений не только для бассейна Охотского моря, но и для тихоокеанского региона в целом [Шунтов и др., 1997], расчёт продукционных показателей функциональных групп зоопланктона и nekтона производили, базируясь на результатах работ, выполненных для гидробионтов всей северо-западной части Тихого океана [Lapko et al., 2000; Aydin et al., 2000]. В связи с этим рассчитанные значения P/B -коэффициентов в большинстве своём приняты и для охотоморской, и для берингово-морских моделей (табл. 1).

Результаты

Модель экосистемы Охотского моря включает 530 количественно охарактеризованных связей между 48 функциональными группами по типу «потребитель — кормовой объект» (рис. 1), т.е. таких, где процентная доля пищевого компонента в годовом рационе потребителя составляет не менее 0,05% (меньшие доли округлялись до 0). Для сравнения, модель восточной части Берингова моря для 1980-х гг. включает 320 таких связей, ЗБМ-1–235, а ЗБМ-2–369 связей [Trites et al., 1999; Aydin et al., 2002], а детализированные модели восточно-берингово-морского шельфа, при-

Таблица 1. Биомасса ($г/м^2$) и экологические параметры функциональных групп, принятые в моделях «Экопас» экосистем Охотского и Берингова морей (ЗБМ-2)

Функциональные группы	Модель Охотского моря			Модель ЗБМ-2		
	B	P/B	Q/B	B	P/B	Q/B
Усатые киты	0,24	0,0304	6,827	0,283	0,02	8,312
Зубатые киты	0,0206	0,0747	28,34	0,019	0,02	17,5
Кашалот	0,005	0,0469	6,61	0,012	0,02	9,8
Морж и лахтак	—	—	—	0,095	0,06	13,9
Тюлени	0,066	0,067	17,0	0,044	0,06	13,34
Сивуч	0,002	0,06	10	0,016	0,06	18
Птицы	0,008	0,4	87	0,006	0,8	87
Минтай взр.	7,896	0,5	10	8,47	0,5	10
Минтай юв.	3,128	2,5	13	1,7	2,5	13
Треска и навага	0,586	0,521	3,3	1,282	0,521	3,3
Палтус белокорый	0,009	0,25	3,5	0,043	0,25	3,5

Функциональные группы	Модель Охотского моря			Модель ЗБМ-2		
	B	P/B	Q/B	B	P/B	Q/B
Палтус чёрный	0,374	0,2	3,6	0,03	0,2	3,6
Палтус стрелозубый	0,003	0,32	4,5	0,021	0,32	4,5
Камбала палтусовидная	0,278	0,395	4,7	0,074	0,37	4,7
Камбала желтопёрая	0,162	0,42	9,8	0,071	0,26	9,8
Камбала сахалинская	0,128	0,595	6,5	0,083	0,24	6,5
Камбала четырёхбугорчатая	0,059	0,321	6,8	0,081	0,25	6,8
Камбалы прочие	0,062	0,468	6,5	0,05	0,35	6,5
Сельдь	1,4	1	14,6	0,356	0,7	14,6
Лососи	0,197	1,7	16	0,142	4	16
Сардина-иваси	0,148	0,7	11,133	—	—	—
Фуражные рыбы	19,6	0,95	3,5	9,685	0,95	3,5
Скаты	0,234	0,4	4	0,14	0,4	4
Бычки и окуни	0,372	0,4	3,5	0,35	0,4	3,5
Макруры	0,998	0,3	3,7	0,598	0,3	3,7
Бельдюговые	1,66	0,4	2,52	0,427	0,3	2,52
Головоногие	2,3	3,5	10,67	2,3	3,2	10,67
Крабы глубоководные	0,089	0,8	5	0,033	0,8	5
Крабы шельфа	0,395	0,9	5	0,09	0,8	5
Крабоиды	0,362	0,6	2,7	0,043	0,6	2,7
Креветки	1,013	2,04	10,2	0,974	2,04	10,2
Двустворчатые моллюски	33	1,47	12	38,75	1,47	12
Полихеты	15,1	2,97	12	18,496	2,97	12
Прочие черви	6,7	2,23	12	3,42	2,23	12
Прочие декаподы	0,8	0,82	8	1,43	0,82	8
Брюхоногие	3,1	1,81	8	0,86	1,81	8
Офиуры	14,2	1,21	5	9,99	1,21	5
Морские звёзды	0,8	1,23	5	0,66	1,23	5
Прочий бентос	67,6	1,15	5	66,33	1,15	5
Медузы	4,13	1,5	3	0,535	1,5	3
Амфиподы	19,1	2,5	14	20,22	2,5	14
Прочий зоопланктон	11,1	5	17	10,87	5	17
Эвфаузииды	123,9	3,129	17	30,44	3,129	17
Копеподы	133,2	9,5	26,2	102,18	9,5	26,2
Мизиды	1,78	3	12,5	1,09	3	12,5
Сагитты	90,6	6	12	39,06	6	12
Простейшие	11,3	47	230	20	47	142
Фитопланктон	40,25	235	0	11	234	0
Детрит	5,9	—	0	11,2	—	0

Примечание. Рассчитаны средние годовые показатели за период 1980-х — 2000-х гг. В модели Охотского моря лахтак включён в функциональную группу «тюлени», случайные обнаружения моржа не учитываются. В колонках, касающихся модели ЗБМ-2, отненены отличающиеся от таковых для охотоморской модели значения коэффициентов P/B и Q/B .

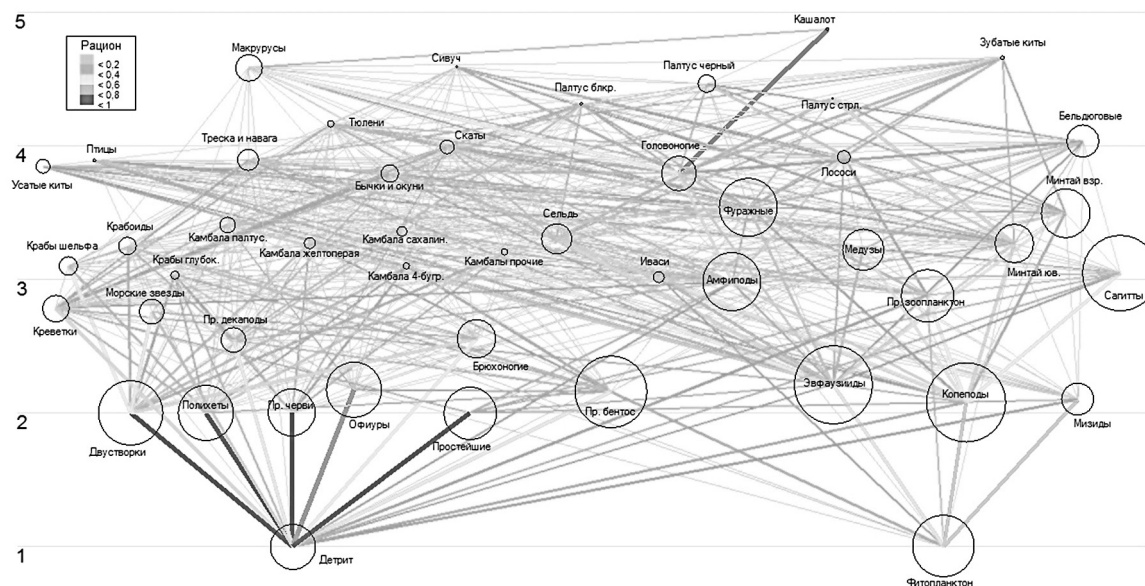


Рис. 1. Схема потоков вещества в экосистеме Охотского моря, оценённых при помощи модели «Экопас». Толщина линий отражает объём переносимого вещества, интенсивность цвета — доли функциональных групп в рационе потребителя, размеры кружков — биомассу функциональных групп

алеутских вод и залива Аляска характеризуются 3230 связями между 148, 2676 между 140 и 2969 между 138 функциональными группами соответственно [Aydin et al., 2007].

В модели экосистемы Охотского моря наибольшее количество связей как у потребителей (24–28) наблюдается у функциональных групп, слагаемых донными рыбами («треска и навага», «скаты», «бычки и окуни») и тюленями. Простейшие и виды инфауны замыкаются на единственный пищевой ресурс — детрит. Среднее количество оценённых трофических связей в модели на одну функциональную группу животных-потребителей составило 11,5. В перечисленных выше ранних моделях Берингова моря этот показатель, по которому можно судить о степени детализации вводимых данных о пищевых рационах, равнялся 9,4, 7,3 и 8,0, а в более поздних моделях [Aydin et al., 2007] — 21,8, 19,1 и 21,5 соответственно. В качестве кормовых объектов в модели Охотского моря наибольшим количеством трофических связей (28–29) характеризуются фуражные рыбы, амфиподы и эвфаузииды. Головоногие моллюски, креветки, полихеты, прочие черви, прочий бентос и детрит имеют 20–22 количественно оценённые связи. Не потребляется в оцениваемых моде-

лю количествах в экосистеме Охотского моря продукция зубатых китов, включая кашалота, сивуча и морских птиц.

Функциональные группы на рис. 1 сгруппированы таким образом, чтобы визуально разделить потоки вещества, направленные через пелагическую (пастбищную) и детритную пищевые цепи. По пастбищной пищевой цепи органическое вещество с первого трофического уровня переносится далее через два основных блока — копепод и эвфаузиид, занимающих трофические уровни 2,1 и 2,2. Далее прослеживаются четыре отдельных пути переноса через трофические уровни 3,0–3,5: через обе группы, слагаемые минтаем (преимущественно молодь), сельдь, головоногих и фуражных рыб. Головоногие моллюски представляют собой наиболее важный из «нерыбных» путей переноса в связи с их высокой значимостью в качестве кормовых организмов. Несмотря на занимаемый ими высокий трофический уровень ($TL = 3,8$), подавляющую часть потребляемого ими корма составляет зоопланктон (84,3%).

Повышение занимаемого трофического уровня определено высоким уровнем внутригруппового каннибализма, значимой долей в суммарном рационе фуражных рыб и молод

минтая. По детритной пищевой цепи органическое вещество перемещается через ряд функциональных групп, представленных нехищным зообентосом ($TL = 2,0-2,2$), а также амфипод ($TL = 3,0$) и креветок ($TL = 2,8$). В основном через две последние группы органическое вещество детритной пищевой цепи поступает к представителям нектона. Крабы ($TL = 3,0-3,2$) и камбалы ($TL = 3,1-3,4$) обеспечивают транспорт вещества для хищных придонных рыб — трески, бычков, скатов.

Считается, что богатая ресурсами зоопланктона, и в частности эвфаузиид, экосистема Охотского моря менее эффективно обеспечивает транспорт энергии на верхние трофические уровни, чем экосистема Берингова моря, что выражается в меньших показателях рыбопродуктивности и меньшей величине съёма рыбопродукции на единицу площади [Шунтов, Дулепова, 1995, 1997]. В то же время продукция функциональных групп, представляющих кормовую зоопланктон, в Охотском море потребляется едва ли не полностью (95,6% из 1,76 тыс. т/км² в год). Трофическая эффективность функциональной группы «эвфаузии-

ды» составила 0,88, копепод — 0,99, остальных групп, за исключением сагитт, — от 0,72 до 0,98. При этом, если основными потребителями продукции копепод являются планктонные хищники (95,3% от общего потребления), то ресурсы эвфаузиид также в значительной мере потребляются минтаем, сельдью, фуражными рыбами и головоногими (26,3%). Через потребление донными и придонными видами рыб и беспозвоночных в донную пищевую цепь поступает лишь около 1,0% вещества, продуцируемого эвфаузиидами, а в виде детрита — 11,8%.

На рис. 2 графически изображён вклад функциональных групп в общую продукцию (P) экосистемы, а также в её потребление (C), в нижней части рисунка — соотношение P/C , аналог экологического коэффициента использования потребленной пищи на рост $K1$. Без учёта первичной продукции, которая составляет более чем три четверти валовой (75,3%), наиболее весомый вклад вносят доминирующие группы зоопланктона (копеподы, эвфаузииды, сагитты и простейшие). Примерно на порядок меньше вклад функциональ-

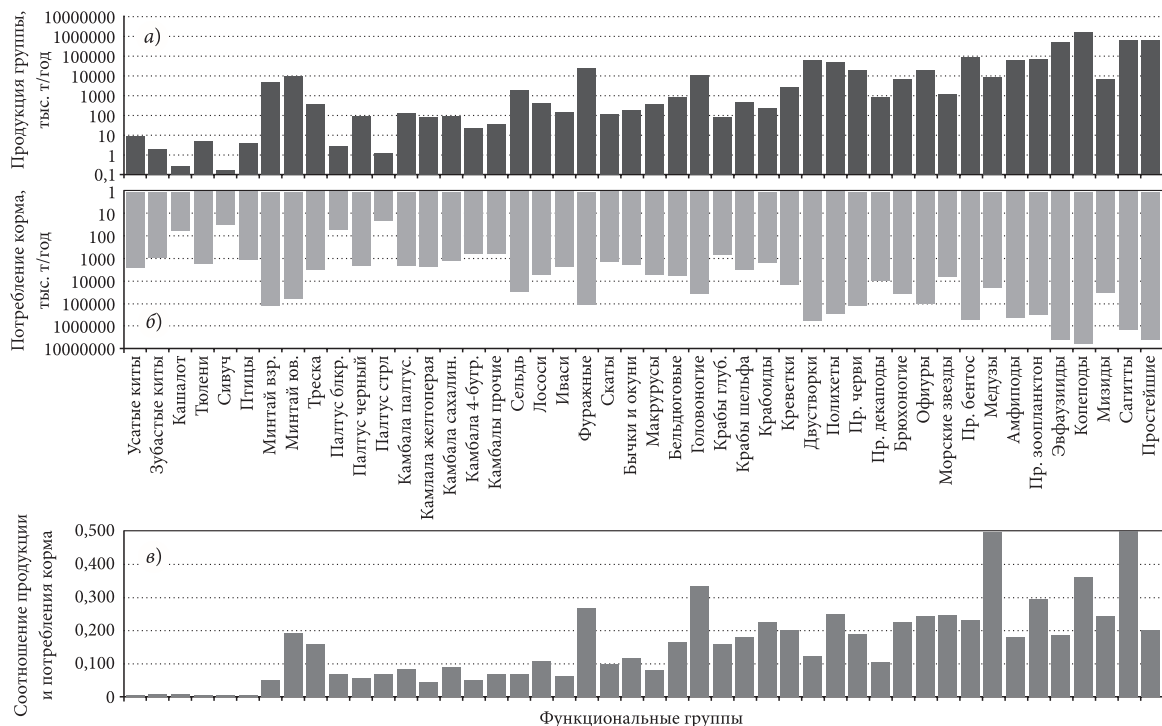


Рис. 2. Валовая продукция (а), объём потребления корма (б) и соотношение P/C (в) для функциональных групп модели «Экопас» экосистемы Охотского моря, (для частей «а» и «б» — шкала ординат логарифмическая, тыс. т)

Таблица 2. Продукция (P), потребление корма (C), г/м², и соотношение P/C функциональных групп, принятые в моделях «Экопас» экосистем Охотского и Берингова морей (ЗБМ-2)

Функциональные группы	Модель Охотского моря			Модель ЗБМ-2		
	P	C	P/C	P	C	P/C
Усатые киты	0,007	1,639	0,004	0,006	2,352	0,002
Зубатые киты	0,002	0,584	0,003	0,0004	0,333	0,001
Кашалот	0,0002	0,033	0,007	0,0002	0,118	0,002
Морж и лахтак	—	—	—	0,006	1,321	0,004
Тюлени	0,004	1,125	0,004	0,003	0,587	0,004
Сивуч	0,0001	0,020	0,006	0,001	0,288	0,003
Птицы	0,003	0,696	0,005	0,005	0,522	0,009
Минтай взр.	3,948	78,960	0,050	4,235	84,700	0,050
Минтай юв.	7,820	40,664	0,192	4,250	22,100	0,192
Треска и навага	0,305	1,934	0,158	0,668	4,231	0,158
Палтус белокорый	0,002	0,032	0,071	0,011	0,151	0,071
Палтус чёрный	0,075	1,346	0,056	0,006	0,108	0,056
Палтус стрелозубый	0,001	0,014	0,071	0,007	0,095	0,071
Камбала палтусовидная	0,110	1,307	0,084	0,027	0,348	0,079
Камбала желтопёрая	0,068	1,588	0,043	0,018	0,696	0,027
Камбала сахалинская	0,076	0,832	0,092	0,020	0,540	0,037
Камбала четырёхбугорчатая	0,019	0,401	0,047	0,020	0,551	0,037
Камбалы прочие	0,029	0,403	0,072	0,018	0,325	0,054
Сельдь	1,400	20,440	0,068	0,249	5,198	0,048
Лососи	0,335	3,152	0,106	0,568	2,272	0,250
Сардина-иваси	0,104	1,648	0,063	—	—	—
Фуражные рыбы	18,620	68,600	0,271	9,201	33,898	0,271
Скаты	0,094	0,936	0,100	0,056	0,560	0,100
Бычки и окуни	0,149	1,302	0,114	0,140	1,225	0,114
Макрурусы	0,299	3,693	0,081	0,179	2,213	0,081
Бельдюговые	0,664	4,183	0,159	0,128	1,076	0,119
Головоногие	8,050	24,541	0,328	7,360	24,541	0,300
Крабы глубоководные	0,071	0,445	0,160	0,026	0,165	0,160
Крабы шельфа	0,356	1,975	0,180	0,072	0,450	0,160
Крабонды	0,217	0,977	0,222	0,026	0,116	0,222
Креветки	2,067	10,333	0,200	1,987	9,935	0,200
Двустворчатые моллюски	48,510	396,000	0,123	56,963	465,000	0,123
Полихеты	44,847	181,200	0,248	54,933	221,952	0,248
Прочие черви	14,941	80,400	0,186	7,627	41,040	0,186
Прочие декаподы	0,656	6,400	0,103	1,173	11,440	0,103
Брюхоногие	5,611	24,800	0,226	1,557	6,880	0,226
Офиуры	17,182	71,000	0,242	12,088	49,950	0,242
Морские звёзды	0,984	4,000	0,246	0,812	3,300	0,246

Функциональные группы	Модель Охотского моря			Модель ЗБМ-2		
	P	C	P/C	P	C	P/C
Прочий бентос	77,740	338,000	0,230	76,280	331,650	0,230
Медузы	6,195	12,390	0,500	0,803	1,605	0,500
Амфиподы	47,750	267,400	0,179	50,550	283,080	0,179
Прочий зоопланктон	55,500	188,700	0,294	54,350	184,790	0,294
Эвфаузииды	387,683	2106,300	0,184	95,247	517,480	0,184
Копеподы	1265,400	3489,840	0,363	970,710	2677,116	0,363
Мизиды	5,340	22,250	0,240	3,270	13,625	0,240
Сагитты	543,600	1087,200	0,500	234,360	468,720	0,500
Простейшие	531,100	2599,000	0,204	940,000	2840,000	0,331
Фитопланктон	9458,750	—	—	2574,000	—	—

Примечание. В модели Охотского моря лахтак включён в функциональную группу «тюлени», случайные обнаружения моржа не учитываются.

ных групп бентоса — офиур, двустворчатых моллюсков, полихет, прочих червей, прочего бентоса (табл. 2); промежуточное положение занимает составная группа «амфиподы», включающая как пелагические, так и придонные виды. Уровень продуцирования в 10 млн т в год превышают: минтай (в основном за счёт неполовозрелой части популяций), головоногие моллюски, фуражные рыбы; чуть меньше по валовому объёму продуцируют медузы, мизиды и брюхоногие моллюски. Заметен также вклад (от 1 до 3,14 млн т) креветок, сельди, морских звёзд, групп «белдюговые рыбы» и «прочие декаподы». Около полумиллиона тонн составляет вклад шельфовых крабов, тихоокеанских лососей, макрурусов, трески и наваги, суммарно всех камбаловых. Доли остальных функциональных групп в общей продукции системы несущественны.

Основными потребителями органического вещества в экосистеме являются копеподы и простейшие, на третьем месте — эвфаузииды. Копеподы и эвфаузииды в сумме потребляют 39,5% первичной продукции в экосистеме (без учёта других пищевых компонентов), что составляет 96,7% от общего прямого потребления первичной продукции гетеротрофами. Потребление детрита этими тремя группами составляет 76,7% от общего потребляемого количества, ещё 19,1% потребляют организмы бентоса. В частности, 602,1 млн т детрита

(пятое место по общему объёму потребления среди выделенных функциональных групп) приходится на рацион двустворчатых моллюсков, выполняющих в экосистеме важнейшую функцию фиксации сестона и его включения в круговорот вещества. Другие группы бентоса суммарно потребляют ещё около 1 млрд т органики: 513,9 млн т (из них 60% детрита) — прочий бентос, 108 млн т (85% детрита) — офиуры, 275,5 и 122,2 млн т (100% детрит) — полихеты и прочие черви.

Сагитты — ещё одна группа животных, потребляющих в экосистеме Охотского моря более 1 млрд т органического вещества в год (1,653 млрд т, или 1087,2 т/км²). На обеспечение их годового рациона уходит 48,6% продукции копепод, 55,9% эвфаузиид и, кроме того, 52,2% собственной продукции группы. Эти оценки близки заключению Е.П. Дулеповой [2002] о том, что хищный зоопланктон потребляет в Охотском море до 62% продукции нехищного зоопланктона, сам по себе представляя «объёмный трофический тупик» с широкими возможностями авторегулирования обилия в зависимости от плотности распределения.

Минтай по объёмам потребления корма (181,9 млн т/год) доминирует среди остальных представителей высших трофических уровней. Фуражные рыбы выедают 104,3 млн т кормовых организмов, головоногие моллю-

ски — 37,3, сельдь — 31,1, креветки — 15,7 млн т. Группа «бельдюговые рыбы» потребляет 6,4 млн т корма; макрурусы — 5,6; тихоокеанские лососи — 4,8; шельфовые крабы, а также треска и навага суммарно — около 3,0 млн т. Остальные функциональные группы, занимающие трофические уровни выше 3,0, съедают менее 2,6 млн т корма в год.

Как и ожидалось, отношение продукции к потреблению корма характеризуется крайне низкими показателями у теплокровных животных — морских млекопитающих и птиц, у которых значительно выше траты на обмен. У большинства функциональных групп, съедаемых рыбами, P/C варьируется в пределах 0,05–0,15, бентосом и нектобентосом — 0,1–0,25, раковым зоопланктоном — 0,18–0,36, а у головоногих моллюсков превышает 0,3.

Всеми функциональными группами в экосистеме Охотского моря в течение года потребляется 16,95 млрд т вещества, или 11,15 тыс. т/км². Сумма продукции (без учёта воспроизводства детрита) составляет 19,09 млрд т. Понятно, что эти величины нельзя сравнивать «напрямую», так как первичная продукция на каждом новом трофическом уровне трансформируется в продукцию новой функциональной группы, расходуется на дыхание, поступает в детрит или РОВ. При сравнительной характеристике берингоморских моделей [Aydin et al., 2002] анализировалась потребность организмов высших трофических уровней в первичной продукции с уровня потока I (фитопланктон и детрит) по отношению к единице

площади. Общая биомасса в экосистеме Охотского моря (без учёта детрита) оказалась в 2,5 раза выше, чем на шельфе восточной части Берингова моря, но в целом близкой показателям западно-берингоморских моделей (табл. 3).

Годовая потребность в первичной продукции для обеспечения гетеротрофов на единицу их биомассы без учёта детрита (PPR/B) также оказалась более значительной в охотоморской модели, в то время как на шельфе восточной и западной частей Берингова моря (ЗБМ-1) соотношение оказалось примерно равным. В. Кристенсен [Christensen, 1995] усматривает сходство данного параметра экосистемы с понятием «эмергии», или «воплощённой энергии», введённым Г. Одумом [Odum, 1988], за исключением того, что в последнем случае мерой величины служила солнечная энергия, а в модели «Экопас» — энергия продукции первого трофического уровня. Г. Одум предложил при анализе трофических цепей различать виды энергии в новом качестве, например накопленную энергию разных трофических уровней. Он ввёл понятие *transformity* как коэффициента превращения энергии для масштабирования при дальнейших построениях иерархической модели Вселенной [Odum, 1988]. Величина изначальной энергии, или «эмергии» в новой парадигме, количественно отражает энергетические потребности создания единицы биомассы на разных трофических уровнях [Зилов, 2010]. В то же время более высокие значения «эмергии» при сравнениях по отношению к элементам одного иерар-

Таблица 3. Общая биомасса и потребность биоты в первичной продукции («новая» продукция фитопланктона + рециклинг детрита) в моделях Охотского моря, западной и восточной частей Берингова моря [Trites et al., 1999; Aydin et al., 2002]

	Восточная часть Берингова моря	ЗБМ-1	ЗБМ-2	Охотское море
Общая биомасса (без детрита), т/км ²	240	568,5	402,8	618,5
Потребление:				
Фитопланктон, т/км ²	1468 (57,2%)	2591 (43,0%)	2194 (33,3%)	3868 (44,1%)
Пелагический детрит, т/км ²	474 (18,5%)	1225 (20,3%)	4400 (66,7%)	4906 (55,9%)
Бентический детрит, т/км ²	624 (24,3%)	2214 (36,7%)		
Общая потребляемая продукция уровня потока I, т/км ² в год	2566	6031	6594	8774
PPR/B , в год	10,7	10,6	16,4	14,2

хического уровня отражают более высокий потенциал открытой системы генерировать собственные специфические формы энергии и вещества, как правило, базирующийся на более сложной внутренней структуре. По-видимому, таким образом следует трактовать и более высокое значение индекса PPR/B в модели Охотоморской экосистемы по сравнению с берингоморскими.

Для оценки различий в эффективности транспорта в сравниваемых экосистемах программными средствами вычисляется статистическая величина потребности каждой из функциональных групп в объёме первичной продукции, включая детрит, — PPR_b (primary production required) [Christensen et al., 2005]. Этот показатель характеризует степень рассеивания энергии, или эффективность транспорта вещества от продуцентов к отдельным функциональным группам гетеротрофов, занимающим разные трофические уровни. Для функциональных групп, занимающих близкие трофические уровни, PPR_b фактически является количественной оценкой значимости в трофической структуре экосистемы. Показатель рассчитывается для каждого из сегментов трофической цепи, т.е. каждой пары непосредственно связанных элементов, а затем полученные величины суммируются с учётом трансформации вещества и потерь энергии при передаче, независимо от различий в природе её рассеивания, на метаболизм или на счёт «прочей» смертности. Для каждой функциональной группы, занимающей трофические уровни выше 2,0, величина PPR_b — это количество источника вещества, поступающего с первого трофического уровня, необходимое для поддержания её средней биомассы через поддержание биомассы её кормовых организмов. При этом трофические связи, особенно на нижних уровнях, учитываются в многократной повторности. Например, связь от фитопланктона к копеподам включается во все цепи, ведущие от эвфаузиид к их потребителям, поскольку копеподы потребляются эвфаузидами и т.п. Затем общее количество связей ещё удваивается за счёт существования у копепод внутригруппового каннибализма. Длина (в количестве связей) итоговых пищевых цепей незначительно отличается для 15 функциональных групп, зани-

мающих трофические уровни от 3,79 и выше, в рационах которых присутствуют замыкающие на себя большинство трофических цепей взрослый и неполовозрелый минтай, креветки и головоногие моллюски, она составляет около 2,89 млн единиц (табл. 4). А вот в отсутствие одного из таких компонентов, если он не замещён группой из числа упомянутых выше пятнадцати (а вернее трёх из них: бычки и окуни, бельдюговые и макрурусы), количество связей заметно снижается — до 192,4–413,9 тыс. у морских птиц, взрослого минтая и лососей (трофические уровни 3,50–3,92). На противоположной стороне ряда одиннадцать функциональных групп (семь — представители бентоса, три — зоопланктона и простейшие), которые имеют от 1 до 6 связей и занимают трофические уровни от 2,0 до 2,76. Функциональные группы, пищевые рационы которых замкнуты только на зоопланктон или только на зообентос, характеризуются средним положением: имеют 18,7–56,3 тыс. связей и занимают трофические уровни от 3,04 до 3,79. На этом фоне несколько выделяются желтопёрая камбала и смешанная группа «прочие камбалы», первая из которых совершает нагульные миграции в пелагиаль [Радченко и др., 1998], а у второй в рационе присутствует молодь минтая — 87,7–98,2 тыс. связей. У двух групп, представленных ракообразными (креветки и прочие декаподы), занимающих трофические уровни 2,54–2,78, имеется по 14,2–14,5 тыс. связей.

Может показаться, что разработка более детальной модели трофической структуры экосистемы завышает оценку потребности в первичной продукции хищников, расположенных выше по трофической цепи за счёт более полного учёта потребления энергии кормовыми организмами. Но неожиданно оказалось, что рассчитанная величина PPR_b имеет слабую отрицательную корреляционную связь как с количеством трофических связей функциональной группы ($R = -0,34$), так и с её трофическим уровнем ($R = -0,32$). Значимая положительная связь ($R = 0,76$; $p < 0,01$) обнаружена с объёмом потребления корма C (т/км²). Подобные по знаку и силе связи между индексами выявлены и для модели ЗБМ-2. При этом масса первичной продукции, явля-

Таблица 4. Потребность функциональных групп в первичной продукции («новая» продукция фитопланктона + детрит, т/км²) и её отношение к валовой первичной продукции в модели «Экопас» экосистемы Охотского моря

Функциональные группы	Кол-во связей, ед.	Троф. уровень	PPR_b (PP)	PPR_b (детрит)	PPR_b , сумма	PPR_b/PP общая, %
Усатые киты	2893173	3,84	59,50	66,41	125,90	0,69
Зубатые киты	2893173	4,66	59,50	66,41	125,90	0,69
Кашалот	2894282	4,87	2,65	3,09	5,74	0,03
Тюлени	2893720	4,16	50,43	56,27	106,69	0,59
Сивуч	2893720	4,59	1,47	1,64	3,11	0,02
Птицы	413903	3,89	21,89	24,61	46,49	0,26
Минтай взр.	192458	3,50	1106,52	1239,70	2346,22	12,91
Минтай юв.	43790	3,27	284,67	302,25	586,92	3,23
Треска и навага	2892951	3,89	91,00	101,09	192,08	1,06
Палтус белокорый	2893173	4,31	2,70	3,01	5,71	0,03
Палтус чёрный	2894282	4,46	173,94	202,41	376,34	2,07
Палтус стрелозубый	2893720	4,35	1,98	2,21	4,20	0,02
Камбала палтусовидная	2893441	3,41	6,47	7,35	13,82	0,08
Камбала желтопёрая	87733	3,27	13,54	57,34	70,88	0,39
Камбала сахалинская	2893633	3,36	0,50	0,57	1,06	0,01
Камбала четырёхбугорчатая	54415	3,10	1,35	12,26	13,61	0,07
Камбалы прочие	98208	3,20	2,37	9,18	11,55	0,06
Сельдь	55916	3,31	144,58	152,35	296,93	1,63
Лососи	211273	3,92	69,69	85,34	155,03	0,85
Сардина-иваси	28785	3,02	8,60	8,47	17,07	0,09
Фуражные рыбы	18742	3,54	722,68	844,71	1567,39	8,63
Скаты	2894182	3,99	22,08	24,24	46,33	0,25
Бычки и окуни	2893690	3,79	1,95	2,25	4,20	0,02
Макрурысы	2893282	4,59	55,91	62,22	118,13	0,65
Бельдюговые	2893943	4,03	68,16	78,54	146,70	0,81
Головоногие	23014	3,79	430,11	503,87	933,98	5,14
Крабы глубоководные	30473	3,04	4,84	22,98	27,81	0,15
Крабы шельфа	33318	3,10	9,55	64,44	73,99	0,41
Крабониды	56285	3,25	10,91	95,79	106,71	0,59
Креветки	14498	2,78	63,02	91,43	154,45	0,85
Двустворчатые моллюски	1	2,00	0	396,00	396,00	2,18
Полихеты	1	2,00	0	181,20	181,20	1,00
Прочие черви	1	2,00	0	80,40	80,40	0,44
Прочие декаподы	14243	2,54	27,89	108,68	136,56	0,75
Брюхоногие	2	2,56	0	278,43	278,43	1,53
Офиуры	4	2,17	30,58	193,08	223,66	1,23
Морские звёзды	4	2,76	0	100,83	100,83	0,55
Прочий бентос	3	2,16	84,50	366,70	451,20	2,48
Медузы	22336	3,22	86,72	111,38	198,10	1,09
Амфиподы	6914	2,98	1154,10	1341,98	2496,08	13,74

Функциональные группы	Кол-во связей, ед.	Троф. уровень	PPR_b (PP)	PPR_b (детрит)	PPR_b , сумма	PPR_b/PP общая, %
Прочий зоопланктон	3119	2,88	628,79	717,58	1346,37	7,41
Эвфаузииды	6	2,21	1706,05	1794,42	3500,47	19,27
Копеподы	3	2,08	2442,89	1282,16	3725,05	20,50
Мизиды	3	2,10	15,58	17,12	32,70	0,18
Сагитты	4115	3,05	2273,47	2518,86	4792,33	26,38
Простейшие	1	2,00	0	2599	2599,00	14,31
Всего	44 817 932				28223,32	

ющаяся эквивалентом массы потребляемого морскими млекопитающими в Охотском море корма, вычисленная через соотношение PPR_b/C , превышает последний в 76,8–215,7 раз. Абсолютные значения индекса PPR_b/C малоинформативны, поскольку из-за дублированного учёта связей суммарная величина PPR_b превышает не только суммарный объём потребления, но и валовую величину первичной продукции экосистемы. Но вот их сравнение между отдельными функциональными группами может дать веские основания для разработки мер управления ресурсами рыболовства (через регулирование промысла). Так, для корма, потреблённого в экосистеме Охотского моря стрелозубым палтусом, требуется в 311 раз большая масса первичной продукции (в экосистеме западной части Берингова моря — в 325 раз). Это больше, чем у других видов палтусов и других промысловых донных рыб. С этой точки зрения, имело бы смысл увеличение промыслового пресса на стрелозубого палтуса для снижения его биомассы через преференции промыслу в районах, где возможен специализированный лов, в частности в Южно-Курильском районе. Стрелозубый палтус представляет определённый интерес для промысла, но в настоящее время его запасы в значительной мере недоиспользуются, несмотря на то что численность в прикурильских водах существенно возросла [Орлов, 2003; Орлов, Ульченко, 2009]. По данным ежегодных летних траловых съёмок СахНИРО, в Южно-Курильском районе в 2000-е гг. уровень численности стрелозубого палтуса сохранялся [Ким Сен Ток, Бирюков, 2009].

Распределение величин PPR_b по функциональным группам (в т/км²/год) в моделях «Экопас» экосистем Охотского и западной части Берингова морей, согласно убыванию, приведено на рис. 3. Если сравнивать распределение функциональных групп в модели экосистемы Охотского моря по объёму потребления вещества C и потребности в первичной продукции для поддержания биомассы PPR_b , изменения в последовательности их расположения в рядах в целом невелики. На первое место выдвинулись сагитты с потребностью в 4,79 тыс. т/км² (в 4,4 раза выше объёма фактического потребления органического вещества). Копеподы, эвфаузииды и простейшие сохранили места со второго по четвёртое: потребность 3,73; 3,5 и 2,6 тыс. т/км², разница с объёмом фактического потребления у копепод — 1,07, у эвфаузиид — 1,66. На пятое место выдвинулись амфиподы (2,50 тыс. т/км², $PPR_b/C = 9,3$).

В целом продвинулись вперед группы, пищевые рационы которых в значительной степени слагают группы из первой пятёрки потребителей первичной продукции и их последующие (по пищевой цепи) потребители. На рекордное количество мест (18) продвинулся чёрный палтус, а также зубатые киты (14), треска и навага (9), крабиды (8), головоногие моллюски (на 7 мест). Вниз сместились группы, пищевые рационы которых в основном представлены собственно первопищей или потребляемыми их организмами следующего трофического уровня: прочие черви (—20 мест), мизиды (—18), бычки и окуни (—11), полихеты (—10), сахалинская камбала и сардина-иваси (—9), двусторчатые моллюски (—7).

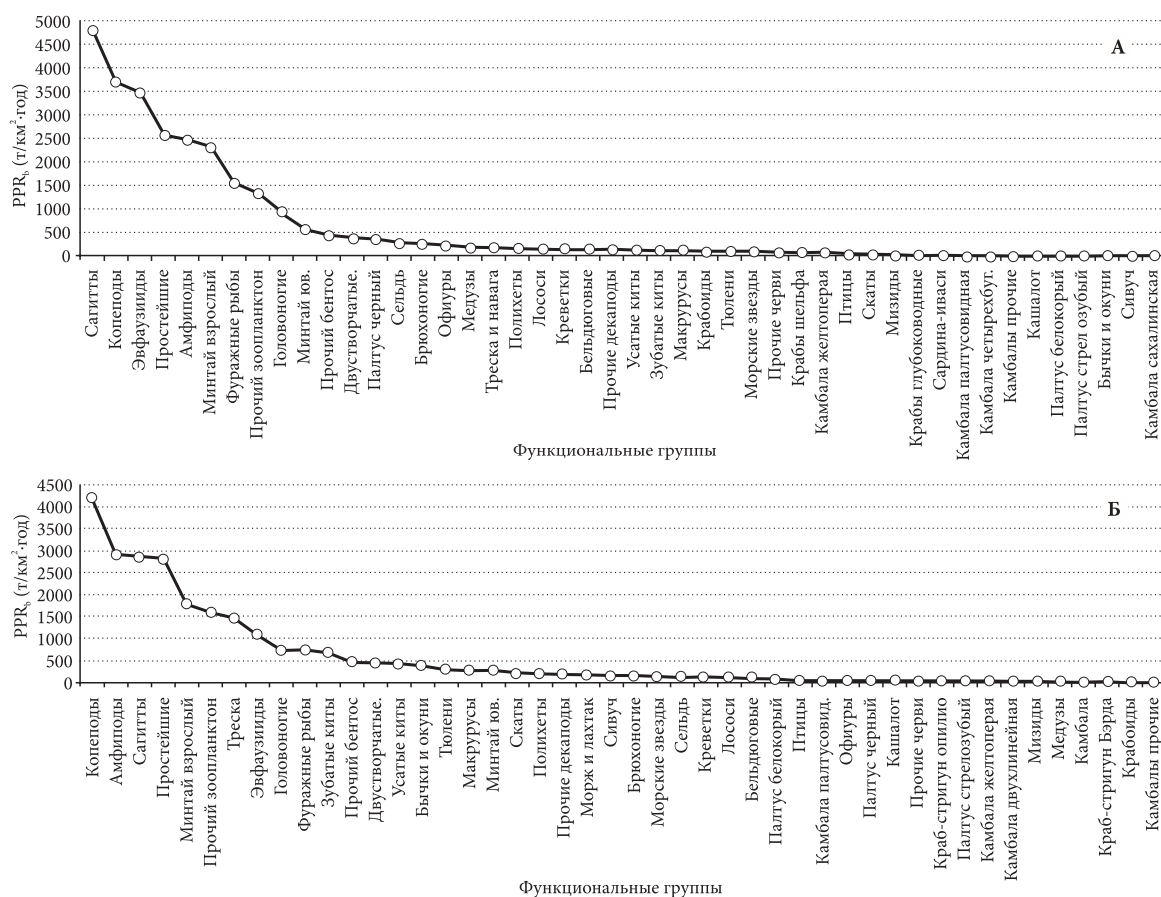


Рис. 3. Распределение величины потребности в первичной продукции PPR_b (т/км² * год) по функциональным группам в моделях «Экопас» экосистем Охотского и западной части Берингова морей (ЗБМ-2)

Показатель PPR_b более точно характеризует значимость функциональной группы в трофической структуре экосистемы, чем общий объём потребления C , поскольку учитывает интенсивность потока вещества, переносимого с первого трофического уровня к разным группировкам гетеротрофов.

Также на модели рассчитывается потребность в первичной продукции для обеспечения вылова — PPR_c (табл. 5). Отношение рассчитанной величины к валовой первичной продукции и к общему вылову используется для характеристики интенсивности эксплуатации водных биоресурсов экосистемы. Существующий в северо-западной части Берингова моря промысел серого кита, моржа и более объёмная добыча тюленей значительно превышает индекс PPR_c экосистемы по сравнению с Охотским морем. Без учёта функциональных групп морских млекопитающих значения практически выравниваются: 783,59 и 609,26

соответственно. Наглядно видно, что промысел в Охотском море практически «одновидовой»: 72,3% первичной продукции, идущей на поддержку изымаемой биомассы, обеспечивает вылов минтая. В западной части Берингова моря промысел минтая требует только 19,9% первопищи, или 34,7% без учёта морских млекопитающих. Следует отметить, что как в Охотском море, так и в западной части Берингова моря многие ресурсы осваиваются не полностью: не достигает разрешённого уровня вылов трески [Чучукало и др., 1999], палтусов, камбал (кроме желтопёрой и двухлинейной), морских окуней, макрурусов, ликоидов, мойвы, прочих видов рыб. В Охотском море фактически отсутствует добыча морских млекопитающих, кукумарии, водорослей, двустворчатых моллюсков. Поэтому на обеспечение вылова расходуется только 2,2% от объёма, необходимого для поддержания биомассы всех функциональных групп (табл. 5).

Таблица 5. Потребность в первичной продукции («новая» продукция фитопланктона + детрит, т/км²) для обеспечения вылова в экосистемах Охотского и Берингова морей

Функциональные группы	PPR_C (РР)	PPR_C (детрит)	PPR_C , сумма	Вылов
<i>Охотское море</i>				
Тюлени	11,37	12,69	24,06	0,001
Минтай взр.	215,81	241,78	457,6	0,756
Минтай юв.	2,8	2,98	5,78	>0,001
Треска и навага	7,45	8,28	15,73	0,024
Палтус белокорый	1,2	1,34	2,54	0,001
Палтус чёрный	11,63	13,53	25,16	0,005
Камбалы	4,31	18,59	22,89	0,028
Сельдь	13,01	13,71	26,72	0,106
Лососи	18,73	22,93	41,66	0,083
Сардина-иваси	0,58	0,57	1,15	0,006
Фуражные рыбы	0,66	0,77	1,43	0,015
Бычки и окуни	0,01	0,02	0,03	0,001
Крабы глубоководные	0,14	0,65	0,78	0,002
Крабы шельфа	0,32	2,18	2,5	0,010
Крабоиды	0,55	4,85	5,4	0,010
Креветки	0,03	0,04	0,07	0,001
Всего	288,56	344,76	633,32	1,180
<i>Западная часть Берингова моря (ЗБМ-2)</i>				
Усатые киты	143,64	246,49	390,13	0,005
Морж и лахтак	13,37	50,18	63,56	0,002
Тюлени	46,85	80,21	127,06	0,001
Минтай взр.	108,33	163,38	271,71	0,634
Треска	73,08	130,61	203,69	0,091
Палтус белокорый	14,34	24,58	38,92	0,005
Палтус чёрный	14,48	24,66	39,14	0,005
Камбалы	7,97	25,11	33,08	0,015
Сельдь	5,24	10,2	15,44	0,025
Лососи	3,4	6,06	9,46	0,043
Фуражные рыбы	0,07	0,1	0,16	0,001
Скаты	35,87	59,15	95,03	0,021
Бычки и окуни	19,79	39,26	59,05	0,02
Макрурусы	2,82	12,99	15,82	0,009
Головоногие	0,08	0,13	0,21	0,002
Краб-стригун Бэрда	0,08	1,42	1,49	0,003
Краб-стригун опилио	0,03	0,47	0,50	0,001
Трубачи	0	0,22	0,22	0,002
Всего	489,36	874,98	1364,34	0,888

В работах, посвящённых экосистемному моделированию, также используется показатель отношения новой первичной продукции к общей биомассе системы без учёта детрита — TRP/B , который трактуется как показатель зрелости экосистемы [Christensen et al., 2005]. Биологический смысл этой зависимости заключается в аккумуляции биомассы по мере функционирования экосистемы, в которой, как считается, при низкой степени зрелости объёмы продуцирования заметно превышают расходы вещества на метаболизм. В частности, арктические экосистемы Чукотского и Баренцева морей характеризуются как наиболее зрелые с TRP/B , равным 6,21 и 9,26 соответственно [Whitehouse, 2011]. Такая трактовка выглядит применимой лишь к однотипным по части физической сферы экосистемам (близким по размерам, рельефу дна, отдельно прибрежным или шельфовым и т.п.). К тому же Ю. Одум [Odum, 1969] предлагал в качестве показателя зрелости системы отношение к биомассе её суммарной, а не первичной продукции. В экосистеме восточной части Чукотского моря первичная продукция составляет около двух третей (67,9%) от общей продукции системы, в то время как в ЗБМ-2 — менее половины (49,8%), а в модели Охотского моря — три четверти (75,3%). Конечно, «зрелость как универсальная характеристика экосистемы может быть измерена различными путями», в том числе и через отношение первичной продукции к биомассе [Margalef, 1963. С. 364]. Ниже мы ещё вернёмся к анализу зрелости анализируемых морских экосистем и прикладному значению этого показателя.

В модели Охотского моря соотношение TRP/B равно 15,3, в ранних версиях моделей ЗБМ-1 и ЗБМ-2 [Lapko et al., 2001] — 10,3 и 17,1, в окончательных — 6,17 и 6,39, восточного шельфа — 9,1 [Trites et al., 1999; Aydin et al., 2002]. В детализированной модели экосистемы восточного беринговоморского шельфа TRP/B оценён в 13,3, залива Аляска — 20,8 [Whitehouse, 2011]. При включении в модели глубоководной части акваторий величина индекса TRP/B , как правило, возрастает, при этом не за счёт увеличения оценки общей продукции экосистемы при включении акваторий котловин, а за счёт

снижения средней биомассы, которая за пределами шельфа распределена менее плотно. Наглядный пример получен на усреднённых для 32 средиземноморских экосистем значениях индекса TRP/B в ряду «лагунные — прибрежные — шельфовые — шельф и свал глубин» [Coll, Libralato, 2012]. При средних объёмах первичной продукции в представленном ряду 34613,7–3703,2–1146,0–1567,5 т/км² соответственно, показатель распределения биомассы изменялся следующим образом: 1542,0–1749,2–94,1–56,6 т/км², а значения индекса: 22,4–2,1–12,2–27,7. В ранних версиях моделей ЗБМ-1 и ЗБМ-2 эта закономерность также сохранялась, поскольку в первой из них общая биомасса составила 568,5 т/км², а во второй — 402,8 т/км² (табл. 3). Позднее, при уточнении величин биомассы фитопланктона, введённых в модели (15 и 11 г/м² соответственно), значения индекса TRP/B существенно снизились и фактически сравнялись. Соответственно, выводы о степени зрелости рассматриваемых экосистем также должны измениться. Данный пример рассмотрен подробно, чтобы проиллюстрировать пределы допустимых изменений вводимых в модели характеристик.

Анализ распределения значений индекса TRP/B среди 37 опубликованных моделей «Экопас» различных экосистем Мирового океана не выявил значимых региональных трендов, зависимости от размеров или географического положения рассматриваемых экосистем (рис. 4). В первой десятке оказались как семь экосистем с исключительно высокими оценками первичной продукции — более 8 тыс. т/км², так и экосистемы с крайне низкими оценками общей биомассы: у двух — зал. Ла-Пас и Восточно-Китайское море — на уровне 50,1–53,7 т/км² [Arreguín-Sánchez et al., 2007; Hong et al., 2008].

Наибольшей оценкой валовой первичной продукции характеризуется арктическая экосистема прол. Ланкастер [Mohammed, 2001] — 88,05 тыс. т/км². Эта величина основывается на весьма высокой оценке биомассы фитопланктона — 560 т/км² ($P/B = 150/\text{год}$) с учётом дополнительного вклада ледовых форм флоры и бурых водорослей-макрофитов — 50 и 11 т/км² ($P/B = 70$ и $50/\text{год}$). Представленная

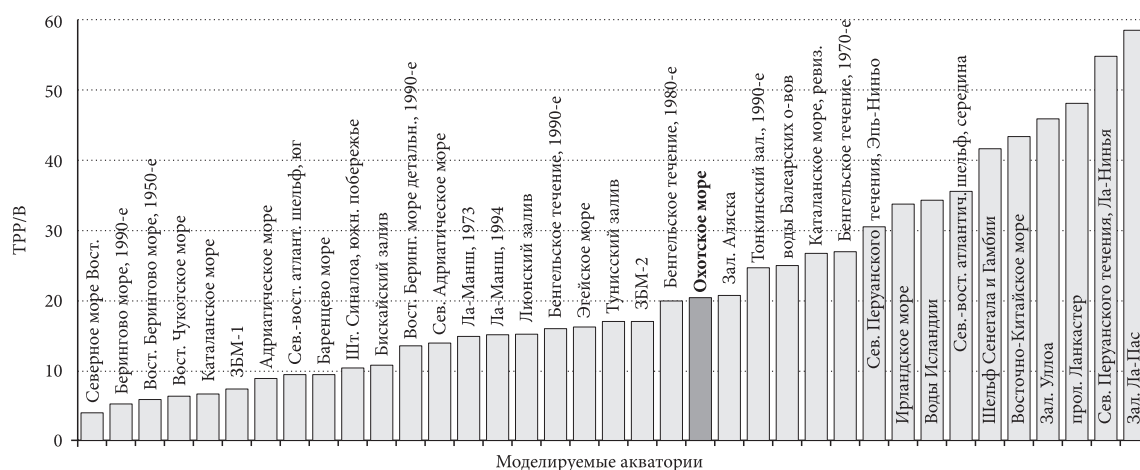


Рис. 4. Отношение новой первичной продукции к общей биомассе системы (индекс TPP/B) для 37 моделей «Экопас» экосистем Мирового океана

модель «Экопас» прол. Ланкастер использует данные ранней блоковой модели потоков вещества [Welch et al., 1992]. К сожалению, в данном случае, как и для модели зал. Уллоа [del Monte-Luna et al., 2007], приходится констатировать, что за оценку биомассы фитопланктона принята оценка его годовой продукции, оценённая в серии наблюдений скляночным методом в 47–104, а в среднем 55 г С/м² [Welch et al., 1992. С. 348], с коэффициентом пересчёта граммов углерода к сырой массе 1:10 [Link et al., 2006]. Такая же путаница допущена и в отношении ледовых форм водорослей и макрофитов. По-видимому, подобную ошибку в части оценки потоков новой первичной продукции в моделях «Экопас», построенных на основе компиляции данных, следует считать хронической. Использование P/B -коэффициента 150 для фитопланктона даёт оценку его средней биомассы 3,73 т/км², что сходно с предварительной оценкой для географически близкой модели восточной части Чукотского моря — 2,963 т/км², увеличенной в ходе балансировки модели на порядок [Whitehouse, 2011. С. 14 и 141]. Соответственно, значение индекса TPP/B в экосистеме прол. Ланкастер снизится с 48,0 до 4,45.

Остальные оценки валовой первичной продукции в рассматриваемых экосистемах не превышают 16,7 тыс. т/км² — уровня, рассчитанного для экосистемы северной части зоны Перуанского течения в условиях явления Ла-Нинья [Tam et al., 2008]. В годы Эль-

Ниньо годовая оценка первичной продукции снижается почти вдвое — до 6,7 тыс. т/км², но и общая биомасса (без учёта детрита) уменьшается в полтора раза — с 302 до 222 т/км², в том числе на 50 т/км² за счёт уменьшения биомассы перуанского анчоуса *Engraulis ringens* [Tam et al., 2008. С. 361]. Оценки первичной продукции в зоне Перуанского апвеллинга, имеющиеся в отечественной литературе, относятся в основном к масштабным экспедициям судов Академии наук 1970-х — начала 1980-х гг. и в целом на порядок меньше приведённых — 1,5 тыс. т/км² [Лисицын, 1973].

Интересно, что четыре модели, разработанные в 1990-е гг. [Christensen, 1995; Trites et al., 1999], даже включая «Экопас» исландских вод Атлантического океана с необъяснимо завышенной оценкой биомассы фитопланктона [Mendy, 1998], имеют среднее значение индекса $TPP/B = 12,2$, в то время как модели 2000-х гг. — почти в два раза более высокое (23,1). Это в целом подтверждает ранее высказанное мнение В.П. Шунтова [Шунтов, 2001; Шунтов и др., 1997] о том, что оценки первичной продукции в морских экосистемах возрастают и ещё будут возрастать по мере совершенствования методик её определения. Весьма показательна в этом плане модель «Экопас» центральной части Северной Пацифики: в конце 1990-х гг. объём первичной продукции здесь оценивали в 410,8 т/км² [Kitchell et al., 1999], а в начале текущего столетия, в ревизованной версии модели — в 5166,8 т/км²

[Cox et al., 2002]. При этом детальный анализ моделей, характеризующихся высокими значениями индекса TPP/B , показал, что в большинстве случаев высокие оценки годовой первичной продукции оказываются завышенными вследствие технических ошибок или приблизительных экспертных заключений.

Возвращаясь к распределению потребности в первичной продукции по функциональным группам, отметим, что для Охотского и Берингова морей в первой пятёрке потребителей фигурируют почти одни и те же, за исключением эвфаузиид, группировки гетеротрофов. Эвфаузииды в экосистеме западной части Берингова моря занимают лишь восьмое место, что соответствует их меньшей значимости в трофической структуре данного водоёма [Шунтов, 2001]. В модели восточной части Берингова моря лидирует группа «крупный зоопланктон», объединяющая массовые таксономические группы макропланктона за исключением

занимающих второе место копепод. На третьем месте — взрослый минтай, затем головоногие моллюски и сборные группы «фуражные рыбы» и «инфауна» [Aydin et al., 2002]. Это подчёркивает сходство трофической структуры экосистем двух дальневосточных морей. Сходными оказались и основные параметры разрабатываемых моделей (табл. 6).

Как видно из таблицы, «расширение» моделей Охотского и западной части Берингова морей с 36 до 48 функциональных групп незначительно сказалось на значениях рассчитанных параметров. При этом следует учитывать, что версии модели Охотского моря относятся к одной и той же площади акватории, в то время как ЗБМ-2 включает район, охватываемый ЗБМ-1, и ещё вдвое большие по площади глубоководные Командорскую и западную часть Алеутской котловины. Поэтому плотность распределения биомассы в ЗБМ-2 в 1,4 раза ниже, чем в ЗБМ-1.

Таблица 6. Основные параметры экосистем Охотского и западной части Берингова морей, полученные после ввода данных и симуляций модели «Экопас» [Aydin et al., 2002; Радченко, 2011]

Основные параметры	Охотское море		Западная часть Берингова моря	
	2011 г.	2013 г.	ЗБМ-1	ЗБМ-2
Сумма потребления*	8441,40	11148,68	7640,03	8318,64
Сумма экспорта вещества*	3869,88	3804,63	28,11	80,46
Сумма расходов на метаболизм*	3919,64	5654,25	3482,43	3893,54
Сумма потоков в детрит*	8495,42	8708,96	3465,95	4479,67
Пропускная способность*	24726,33	29316,52	14616,52	16772,31
Суммарная продукция*	12193,10	12556,68	5682,31	5164,01
Средний трофический уровень вылова	3,53	3,493	3,58	3,58
Общая эффективность (отношение вылова к первичной продукции)	0,000114	0,000124	0,000473	0,000345
Расчётная общая первичная продукция*	9593,40	9458,75	3510,00	2574,00
Отношение общей первичной продукции к общим расходам на метаболизм	2,45	1,673	1,01	0,66
Чистая продукция системы*	5673,76	3804,499	27,57	-1319,54
Отношение общей первичной продукции к общей биомассе	16,25	15,294	6,17	6,39
Отношение общей биомассы к пропускной способности	0,023874	0,021096	0,038893	0,024019
Биомасса (без детрита)*	590,30	618,455	568,48	402,85
Общий вылов*	1,096	1,175	1,659	0,889

Примечания. * — в т/км² в год, остальные показатели безразмерные; 2011 г. — ранняя версия модели экосистемы Охотского моря, включающая 36 функциональных групп; 2013 г. — итоговая модель, 48 функциональных групп.

Заметно ниже и средний вылов с единицы площади, который в западной части Берингова моря в основном приурочен к шельфу и верхней части материкового склона. Интересно отрицательное значение чистой продукции в ЗБМ-2, которое характерно для экосистем, функционирование которых зависит от импорта вещества. Согласно ЗБМ-1, экосистема шельфа и материкового склона западной части Берингова моря способна функционировать «самодостаточно», а вот если включить в анализ глубоководную котловину, величина потребления продукции с уровня потока I превышает возможности первичного продуцирования и оборота детрита (трофическая эффективность детрита $>1,0$).

В модели восточной части Берингова моря для 1990-х гг. [Trites et al., 1999] оценка объёма первичной продукции, по нашему мнению, занижена в 4 раза, то есть она должна составлять вместо 1,92 около 8 тыс. т/км². Поток вещества в детрит оценивается в 1073,4 т/км² [Trites et al., 1999], что вдвое ниже, чем в модели ЗБМ-2. Вполне реалистично предположить, что только за счёт недоиспользуемой первичной продукции на шельфе и склоне восточной части Берингова моря детритный пул пополняется здесь не менее чем на 7 тыс. т/км²

в год, из которых около 1,4 тыс. т/км² (недостающая для балансировки ЗБМ-2 часть первопищи) с преобладающими течениями переносится в западную часть моря и здесь потребляется зоопланктоном. Интенсивность первичного продуцирования в зоне «зелёного пояса» Берингова моря превышает таковую в прилежащих океанских водах в 3,7 раза, или на 270% [Springer et al., 1996. С. 205], при этом в открытых водах северной части Тихого океана годовой валовой объём первичной продукции оценивается в 5166,8 т/км² [Cox et al., 2002]. К тому же, модель Э. Трайтеса с соавторами охватывает лишь треть восточной части Берингова моря, которая, в свою очередь, более чем вдвое превышает площадь российских вод, охватываемых ЗБМ-2. То есть в абсолютных единицах массы недоучёт первичной продукции и потока вещества в детрит ещё более значителен. По итогам симуляции более детальной модели восточного берингоморского шельфа сделан вывод о том, что потребление детрита в составе первопищи превышает здесь по объёму потребление фитопланктона в связи с исключительной развитостью детритной трофической цепи и большим объёмом детритного потока [Aydin et al., 2007. С. 38]. Стремление авторов данной модели достичь полного ба-

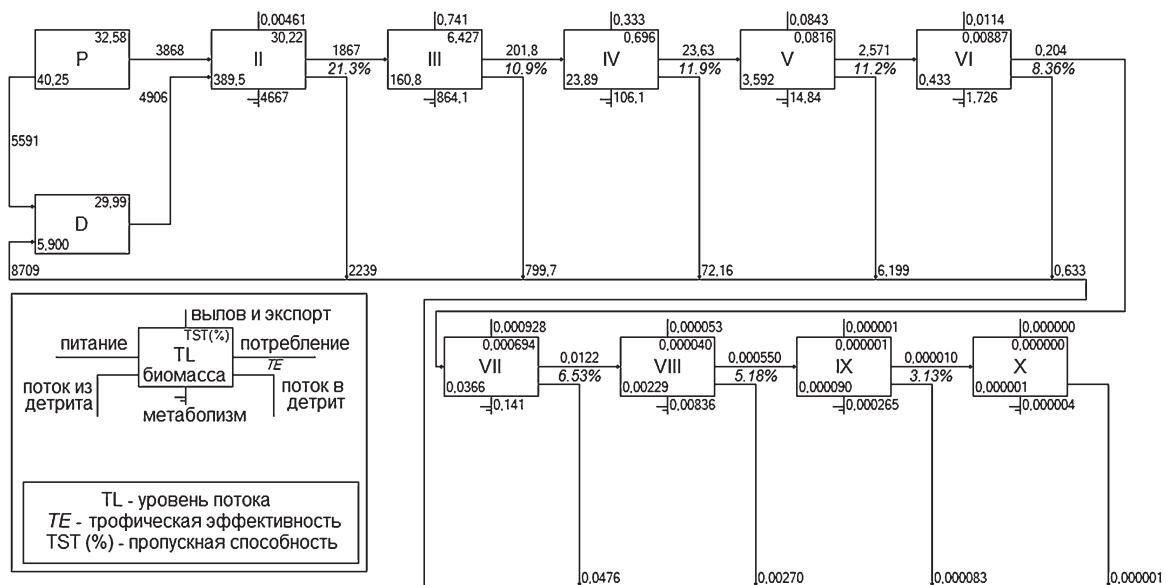


Рис. 5. Схема Линдемана модели «Экопас» Охотского моря, характеризующая потоки вещества в экосистеме (т/км² в год). В левом нижнем углу приведена схема расположения потоков, уровни потока VII–X смещены в нижнюю часть рисунка для удобства представления

ланса внутри рассматриваемых экосистем заставило их отказаться от имеющихся полевых данных о биомассе фитопланктона и рассчитать её, исходя из предположения о 80%-ом потреблении первичной продукции в экосистеме (трофическая эффективность фитопланктона равна 0,8 против, например, 0,41 в модели Охотского моря). Соответственно, при вполне реалистичной оценке биомассы фитопланктона ($42,8 \text{ т/км}^2$) P/B -коэффициент принят равным 101,8–110,9, что меньше принятого в ЗБМ-1 и 2 более чем в два раза.

Детализация модели Охотского моря, а главное, введение в её структуру функциональной группы «простейшие и бактериопланктон» существенно (на 2707,3 и 1734,9 тыс. т/км^2 соответственно) увеличили сумму потребления корма и расходов на метаболизм (табл. 6). Заметим, что потребление детрита простейшими и бактериопланктоном как раз и оценивается в 2599 т/км^2 . Для визуализации потоков вещества в моделируемой экосистеме программными средствами «Экопас» возможно построить схему Линдемана (рис. 5), названную в честь известного американского эколога. На данной схеме потоки вещества в моделируемой экосистеме распределены между отдельными блоками, соответствующими уровням потока.

Первичная продукция в экосистеме Охотского моря обеспечивает основную часть — 64,2% органического вещества, поступающего в детрит. Гетеротрофами первого уровня потока потребляется 3868 т/км^2 , или чуть более 40%, первичной продукции. Остаток новой продукции включается в цикл оборота вещества уже через микробную цепь. С учётом того, что около 50% первичной продукции в охотоморской эпипелагиали образуется в период массового цветения планктонных водорослей весной и в начале лета [Dulepova, Radchenko, 2004], прямое потребление первичной продукции вряд ли может быть более объёмным. Согласно схемам В.П. Шунтова и Е.П. Дулеповой [1995, 1997] в детрит попадает лишь около 30% новой продукции ($1963 \text{ из } 6615 \text{ ккал/м}^2$). Однако здесь различие скорее понятийное — считать ли, что простейшими и бактериями потребляется фитопланктон (как на схемах) или что фитопланктон вначале отмирает, а затем утилизируется гетеротрофами уже как детрит. Если добавить к потоку в детрит ветвь «фитопланктон — простейшие» [Дулепова, 2002. С. 208], наши оценки практически совпадут — $4169 \text{ из } 6615 \text{ ккал/м}^2$, или 63,0%.

В западной части Берингова моря в детрит попадает только 12,3% автохтонной первич-

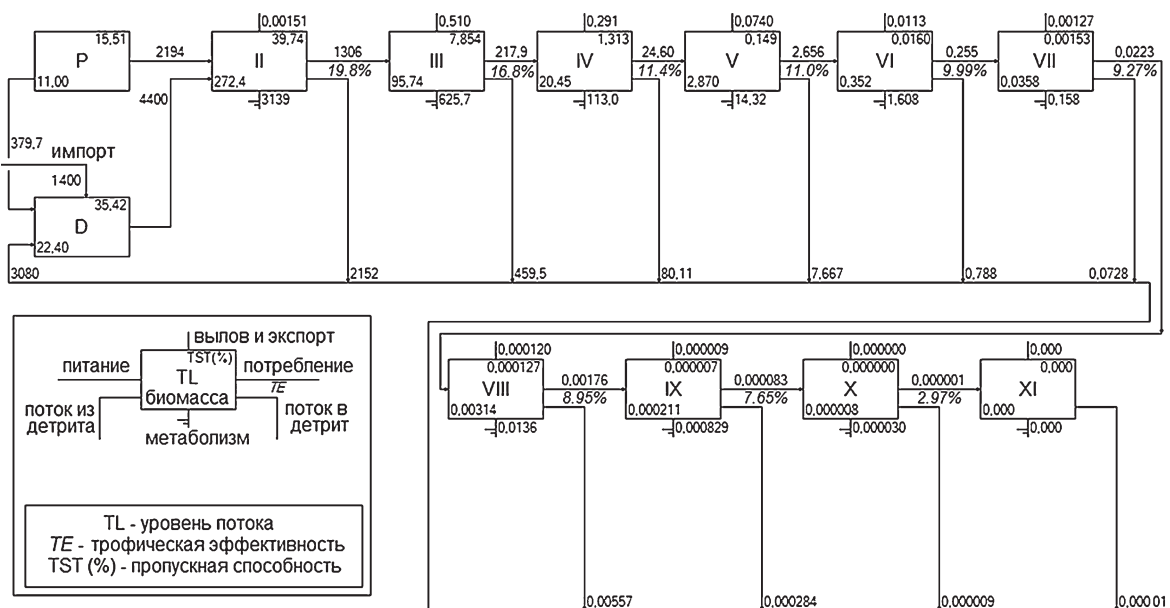


Рис. 6. Схема Линдемана модели «Экопас» западной части Берингова моря (ЗБМ-2), характеризующая потоки вещества в экосистеме (т/км^2 в год). В левом нижнем углу приведена схема расположения потоков, уровни потока VIII–X смещены в нижнюю часть рисунка для удобства представления

ной продукции (рис. 6). Величина импорта детрита из восточной части Берингова моря обозначена в левой части рисунка. Интересно, что в обеих экосистемах, начиная со II уровня потока, величина трофической эффективности блоков плавно снижается. При этом в экосистеме Охотского моря поток более интенсивен и трофическая эффективность выше на нижних уровнях, а в западной части Берингова моря — на верхних (табл. 7). Это укладывается в представления о более эффективной «работе» экосистемы западной части Берингова моря в формировании продукции верхних трофических уровней [Шунтов, Дулепова, 1995, 1996, 1997].

Поток в детрит по функциональным группам в основном также демонстрирует сходство обеих рассматриваемых экосистем дальневосточных морей (рис. 7). За исключением функциональных групп «морж и лахтак» и «сардина-иваси», существенные различия в обеспечении собственной продукцией детритного пула наблюдаются: с преобладанием для Охотского моря — у фитопланктона, эвфаузиид, медуз, брюхоногих моллюсков, всех трёх групп крабов, бельдюговых, сельди, палтусовидной камбалы и чёрного палтуса; с преобладанием для западной части Берингова моря — у кашалота, сивуча, трески, белокорого и стрелозубого палтусов. В этом списке поименованы практически все функциональные группы, уровни численности которых в двух

экосистемах различаются значительно [Радченко, 2011]. Большая часть их складывается организмами верхних трофических уровней.

Кроме брюхоногих моллюсков, практически все группы инфауны и эпифауны характеризуются близкой величиной «вклада» в детрит. Интересно, что поток в детрит из группы тихоокеанских лососей в экосистеме западной части Берингова моря выше, хотя их средняя биомасса ниже в 1,4 раза. По-видимому, это связано с тем, что в глубоководной части Берингова моря нагуливается большое количество неполовозрелых лососей всех массовых видов из разных районов происхождения [Шунтов, Темных, 2008]. Их продукция частично представляет собой импорт из экосистемы, который, к сожалению, на данной стадии разработки модели не учитывается.

Сумма основных потоков вещества, суммарные оценки которых приведены в первых четырёх строках табл. 6 — потребления, экспорта, расходов на метаболизм и поступления в детрит, определяют её пропускную способность *TST* (total system throughput), или «размер экосистемы в единицах потока вещества» [Ulanowicz, 1986, цит. по: Christensen et al., 2005]. На наш взгляд, этот показатель в первую очередь характеризует интенсивность функционирования экосистемы на низших трофических уровнях, где формируются и перераспределяются основные потоки вещества и энергии. Отношение суммарной накоплен-

Таблица 7. Трофическая эффективность (ТЕ) функциональных групп, составляющих блоки биомассы и продукции на различных уровнях потока вещества в экосистемах Охотского и западной части Берингова морей (ЗБМ-2)

Уровни потока	Охотское море		ЗБМ-2	
	т/км ²	ТЕ	т/км ²	ТЕ
II	1867	0,213	1306	0,198
III	201,8	0,109	217,9	0,168
IV	23,63	0,119	24,6	0,114
V	2,571	0,112	2,656	0,110
VI	0,204	0,084	0,255	0,100
VII	0,0122	0,065	0,0223	0,093
VIII	0,00055	0,052	0,00176	0,090
IX	0,000010	0,031	0,000083	0,077
X	—	—	0,000001	0,030

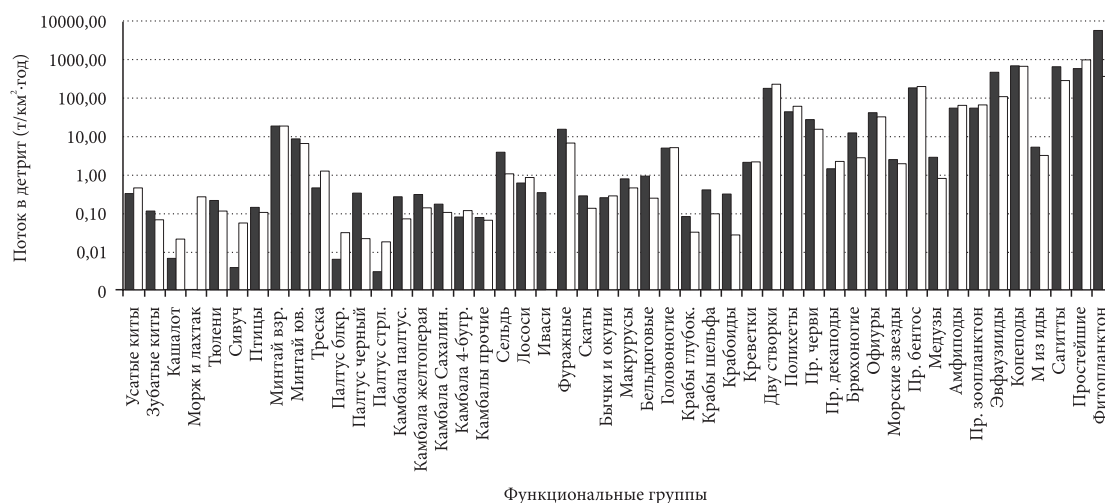


Рис. 7. Объём потока органического вещества в детрит (t/km^2 , шкала ординат логарифмическая) в экосистемах Охотского (тёмные столбцы) и западной части Берингова (светлые столбцы, по ЗБМ-2) морей

ной в экосистеме биомассы (без учёта детрита) к её пропускной способности обычно используют для характеристики зрелости экосистемы [Christensen et al., 2005]. Считается, что чем выше биомасса системы, поддерживаемая неким стандартным объёмом потока, тем выше её зрелость. По мере «созревания» экосистемы, происходит замедление всех процессов развития и увеличивается поток энергии, направленный на поддержание структуры. Система стремится аккумулировать максимальную биомассу при снижении уровня биологической продуктивности [Одум, 1975; Реймерс, 1994]. Подобное соотношение предложено Ю. Одумом, в нём в качестве знаменателя использовалась сумма валовой первичной продукции и расходов на метаболизм [Одум, 1975], тем более что пропускная способность экосистемы в основном определяется уровнем первичной продукции, дающей начало всем остальным потокам вещества.

В ряду анализируемых экосистем наименьшими значениями отношения B/TST — 0,005—0,01, характеризуется экосистема северной части Перуанского течения, режим функционирования которой (в условиях явлений Эль-Ниньо/ Ла-Нинья) может переключаться каждые несколько лет [Tam et al., 2008]. До 0,010 включительно соотношение B/TST составило в экосистемах Тонкинско-го залива [Chen et al., 2006, 2008], шельфа Сенегала и Гамбии [Samb, 2007] и зал. Ла-Пас [Arreguín-Sánchez et al., 2007]. В одном

ряду с ними расположились модели экосистем прол. Ланкастер, Ирландского моря, атлантических вод вокруг Исландии, но, как показано выше, это объясняется существенным завышением авторами объёмов валовой первичной продукции и, соответственно, потока вещества в детрит и показателя пропускной способности. Интересны результаты экспериментов с симулируемым поведением моделируемых океанических экосистем, демонстрирующих динамику пропускной способности экосистем с внедрением в модель нового движущего фактора. Так, после имитации начала работы апвеллинга, начинается фаза роста концентрации биогенных элементов и обеднения состава зоопланктона, затем — роста биомассы фитопланктона, темпов первичного продуцирования и связанного с этим увеличения общей пропускной способности (снижение значений B/TST). В дальнейшем концентрация биогенов и темпы фотосинтеза снижаются, а биомасса организмов-гетеротрофов возрастает. Моделируемая экосистема возвращается в состояние с низкой совокупной пропускной способностью, которое характерно для азот-лимитируемых вод открытого океана [Field et al., 1989, цит. по: Costanza, Mageau, 1999]. Подобные эксперименты могут быть выполнены с использованием возможностей блока «Экосим» программного обеспечения модели «Экопас» [Christensen et al., 2005].

В ряду рассматриваемых моделей высокими значениями B/TST (от 0,038 и выше)

характеризуются экосистемы северных морей: Чукотского [Whitehouse, 2011], Северного [Christensen, 1995], восточной части Берингова моря в 1950-е и 1990-е гг. [Trites et al., 1999]. Модели пролива Ла-Манш [Araujo et al., 2005], Баренцева моря [Blanchard et al., 2002], южной части шельфа атлантического побережья США [Okey, Pugliese, 2001], северной части района Бенгельского течения в 1990-е гг. [Neumans, Sumaila, 2007] имеют соотношение биомассы к пропускной способности в пределах 0,023–0,032. Среди западно-беринговоморских моделей соотношение B/TST в ЗБМ-1 оказалось равным 0,039, а в ЗБМ-2—0,024. По-видимому, определённое влияние на результат оказало то обстоятельство, что две трети площади, охватываемой ЗБМ-1, составляют Анадырский залив и прилегающий шельф Чукотского п-ова, а в ЗБМ-2 северный шельф составляет менее четверти. В модели Охотского моря соотношение B/TST составило 0,021.

ОБСУЖДЕНИЕ

По-видимому, именно описанные выше обстоятельства (рассмотрение западной и восточной частей Берингова моря как отдельных относительно закрытых экосистем и недоучёт поступления детрита с морскими течениями) объясняют отмеченный ранее феномен более высокой эффективности функционирования экосистемы Берингова моря, по сравнению с Охотским, в отношении формирования продукции высших трофических уровней [Шунтов, Дулепова, 1995, 1996; Дулепова, 2002]. Учёт возможности экспорта органического вещества с адвекцией вод — новый аспект, который требует рассматривать морские экосистемы при моделировании как открытые системы. О значимости аллохтонного органического вещества для функционирования детритной пищевой цепи ранее писала Е.П. Дулепова [2002. С. 207], имея в виду прежде всего использование аккумулированного детрита и РОВ в противовес прямому потреблению первичной продукции. Получение реальных оценок горизонтального переноса между рассматриваемыми морскими экосистемами детрита, равно как планктона и РОВ с учётом темпов их трансформации при различных ус-

ловиях среды, должно стать темой дальнейших исследований и потребует дальнейшего развития гидрохимического мониторинга. Кроме того, методический подход к оценке биомассы и продуктивности планктонных водорослей и животных через заданные уровни их трофической эффективности, по-видимому, себя не оправдывает и должен быть исключён из дальнейшей практики.

Предположение о масштабном переносе детрита между экосистемами в северной части Тихого океана позволяет по-новому взглянуть на снижение биологической продуктивности дальневосточных морей в периоды ослабления адвекции океанских вод и уменьшения переноса вод основными течениями [Шунтов и др., 1997; Радченко и др., 1998; Shuntov, Radchenko, 1999]. Ранее предполагали, что основными факторами, негативно влияющими на биологическую продуктивность экосистем Охотского и Берингова морей в условиях уменьшения адвекции тихоокеанских вод, являются общее снижение температуры воды, уменьшение поступления биогенных элементов [Радченко и др., 1998; Vilhlmsson et al., 2005]. Возможно, уменьшение объёмов аллохтонного органического вещества также играет значимую роль, особенно в западной части Берингова моря, где степень снижения рыбопродуктивности в начале 1990-х гг. была значительно выше, чем в Охотском море [Шунтов и др., 1997].

В экологической литературе обсуждается сформулированная Р. Маргалефом [Margalef, 1963] гипотеза о том, что при возможности обмена веществом и энергией более зрелая экосистема может эксплуатировать ресурсы более молодой [Виноградов, 2007; Loreau et al., 2003]. Так, например, экосистема леса эксплуатирует ресурсы лугов в процессе свободного выпаса на них копытных и т.п. Для морских экосистем это утверждение тем более верно [Margalef, 1963. С. 360]: в более зрелых экосистемах кормовые ресурсы потребляются более полно, общая биомасса животных преобладает над таковой растений, а энергетические потоки на верхние трофические уровни проходят большее количество связей. Относительно недавно была сделана попытка объяснить подобным взаимодействием экосистем

(более зрелой, но менее продуктивной Северо-атлантического субтропического круговорота и менее зрелой, но более продуктивной Лабрадорского течения) феномен сгущения жизни на фронте течения Гольфстрим [Виноградов, 2007]. Меньшую зрелость северных морских экосистем Г. Виноградов [2007] объясняет более выраженными сезонными сукцессиями.

Реально существующие морские макро-экосистемы неоднородны, в них происходят сезонные, межгодовые и многолетние периодические пертурбации, влияющие на функционирование сообществ и их продуктивность. Огромные по площади и объёму водной толщине области, от отдельных крупных заливов и котловин до мезопелагиали и зоны континентального шельфа в целом, имеют вполне чёткие физические границы, что также позволяет рассматривать их как отдельные экосистемы со своими динамическими и функциональными характеристиками. Продолжительность одного цикла между сукцессиями во много раз короче, чем период осреднения данных, использованных для разработки данной модели или сходных с ней. В то же время приведённые в настоящей работе индексы имеют смысл в первую очередь для характеристики Охотского моря как промысловой экосистемы. Для промысловой же экосистемы периодами сукцессий следует считать смену климато-океанологических эпох, или, как они называются в англоязычной литературе, климато-океанологических режимов, которые существенно меняют уровень рыбопродуктивности [Шунтов и др., 1990 а, 1997; Beamish, Mahnken, 1999; Overland et al., 2008; Jiao, 2009]. Сегодня климатические прогностические модели принимаются за основу разработки прогнозов состояния морских экосистем, их устойчивости в условиях изменений физического окружения, стабильности сырьевой базы рыболовства многими специалистами в области морских наук [Hollowed et al., 2013].

По-видимому, высокой степени зрелости промысловая экосистема Охотского моря достигла к концу 1980-х гг., когда суммарная биомасса рыб достигла в нём 35 млн т [Shuntov et al., 1996]. В эту величину включена оценка биомассы мезопелагических рыб в 15 млн т, которая, по нашему мнению, занижена. Тем не

менее, говорить об эксплуатации зрелой охотоморской экосистемой близлежащих акваторий Тихого океана и Японского моря в 1980-е гг. не приходится. Напротив, массовые пелагические виды — сардина-иваси, японский анчоус, тихоокеанский кальмар, сайра — активно мигрировали на акваторию Охотского моря в период нагула, потребляя здесь сотни тысяч тонн вторичной продукции. Их биомасса превышала суммарную биомассу возвращающихся из океана лососей, которая в 1980-е гг., по-видимому, составляла около 250 тыс. т. Постоянным «получателем» экосистема Охотского моря оставалась только в отношении биогенных элементов — фосфатов и нитратов с тихоокеанскими водами и силикатов со стоком р. Амур [Zhang et al., 2006]. В то же время куда более значимым источником биогенов в Охотском море является их вертикальный перенос в зонах стационарных апвеллингов, инициируемых преобладающими течениями, а также высвобождение в процессе рециклинга [Сапожников, 1994; Аржанова, Зубаревич, 1997; Шунтов, 2001; Radchenko, 2007].

В 1990-е гг. на фоне заметного снижения интенсивности адвекции тихоокеанских вод в Охотское море и похолодания деятельного слоя пелагиали [Шунтов и др., 1997; Радченко и др., 1998] произошли перестройки в планктонных и нектонных сообществах, т.е. сукцессии, приведшие к ощутимому снижению биологической и рыбопродуктивности [Шунтов и др., 1997; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002]. Казалось бы, согласно гипотезе Р. Маргалефа, эксплуатация экосистемы Охотского моря экосистемами прилегающих акваторий должна была проявиться ещё более выражено. К некоторым признакам такой «продвинутой эксплуатации» можно отнести более далёкое проникновение на акваторию моря южных и океанских мигрантов, численность которых в 1990-е гг. оставалась высокой, — японского анчоуса [Radchenko, 2001], тихоокеанского кальмара и японского гонатопсиса *Gonatopsis japonicus* [Радченко и др., 1997а, 6], кита Минке, финвала и кашалота [Шунтов, 1994; Radchenko, Melnikov, 2001]. При этом как в биостатистических районах открытого моря (№ 9 и № 12, согласно схеме, предложенной В.П. Шунтовым [2001]), так

и в прибрежных (№ № 10, 13, 14) уровень биомассы мигрантов существенно возрос уже во второй половине 1990-х гг. и сохраняется до последнего времени (табл. 8). Примечательным событием стал выход в открытые воды Охотского и западной части Берингова морей обычно прибрежных в морской период жизни видов гольцов [Волков и др., 1995; Radchenko, 1996]. В 2000-м г. в западной части Берингова моря произошёл столь же существенный «прорыв» на юг скоплений сайки, вплоть до побережья залива Корфа [Гаврилов, Глебов, 2002]. Исследование подобных неожиданных событий с точки зрения зрелости отдельных подсистем и сообществ видится нам перспективным направлением дальнейших исследований. Тем более что в последние годы большинство подобных изменений ареалов видов рыб трактуется с точки зрения их широтного перемещения в условиях климатической изменчивости и особенно в северном направлении вследствие глобального потепления [см. обширный список литературы в табл. 1 обзора Hollowed et al., 2013].

В то же время объёмы продукции охотоморской экосистемы, потребляемые видами-мигрантами, в 1990-е гг. не увеличились. Среднее годовое потребление корма сарди-

ной-иваси в модели составило около 2,5 млн т, т.е. в годы её миграции, охватываемые моделью (до 1992 г.), — примерно 7,5 млн т/год. Тихоокеанский кальмар, чей вклад в общий рацион головоногих моллюсков в Охотском море оценён приблизительно в 1,0%, и анчоус (0,2% от рациона фуражных рыб) потребляют корма в среднем в пять раз меньше, чем сардина. Определённый вклад в общее потребление продукции в Охотском море внёс кит Минке, потреблявший в конце 1990-х гг. до 350 тыс. т охотской сельди в год [Radchenko, Melnikov, 2001]. Сложно учесть динамику миграций в пределы Охотского моря морских птиц и дельфинов. В отношении последних отмечено уменьшение численности в пределах российских вод, связываемое с прекращением массовых миграций сюда сардины-иваси [Шунтов, 1997]. Тихоокеанские лососи, напротив, увеличивали импорт продукции в экосистему: в 1989–2008 гг. только у горбуши биомасса откочевывающих в океанские воды на зимовку сеголетков в среднем составляла 157,1 тыс. т, а возвращалось на следующий год с созревающими особями 401,6 тыс. т [Radchenko, 2012].

Таким образом, в 1990-е гг. экосистема Охотского моря в менее зрелом пост-сукцессионном состоянии, по-видимому, эксплуати-

Таблица 8. Плотность распределения японского анчоуса и тихоокеанского кальмара (кг/км²) в южной части Охотского моря по периодам, 1984–2009 гг., по данным статистического сборника [Макрофауна..., 2012]

Биостатистические районы	Площадь, тыс. км ²	1984–1990	1991–1995	1996–2005	2006–2009
<i>Японский анчоус</i>					
9	352,26	0,003	0,007	0,011	0,012
10	131,31	0	0,094	0,023	0
12	133,08	0	2,495	276,902	280,802
13	75,9	0	0	0,257	0,392
14	22,6	0,018	5,655	1347,895	н/а
Суммарно	715,15	0,002	0,664	94,181	54,040
<i>Тихоокеанский кальмар</i>					
9	352,26	0	0,021	0,017	0,019
10	131,31	0	0	0,131	0
12	133,08	1,073	2,062	0,662	32,254
13	75,9	0	11,588	6,157	0,539
14	22,6	0	129,349	112,678	н/а
Суммарно	715,15	0,200	5,712	4,370	6,267

ровалась мигрирующими животными-потребителями, занимающими верхние трофические уровни, менее интенсивно, чем в 1980-е гг. Ответить на этот вопрос более точно позволила бы разработка отдельных моделей для рассматриваемых периодов. На наш взгляд, задача по конкретизации вводимых данных применительно к периодам лет и сравнительный анализ версий на основе представленной модели, вполне может стать основой для последующих исследований. Кажущееся противоречие с гипотезой Р. Маргалефа объясняется тем, что наблюдавшаяся в 1989 г. смена климато-океанологических эпох оказалась масштабным событием, охватившим всю северную часть Тихого океана [Overland et al., 2008]. В связи с этим крупные морские экосистемы в регионе оказались близки между собой по степени зрелости. К тому же Р. Маргалеф [Margalef, 1963. С. 365] в отношении крупных экосистем не даёт категоричных рекомендаций в части сравнения систем в целом. Напротив, он рекомендует производить подобный анализ по частям, «выявить точки с одинаковой степенью зрелости» сообществ и по ним прочертить границу между подсистемами, одна из которых будет существовать, по крайней мере частично, за счёт другой.

Продолжение исследований экосистемы Охотского моря, в соответствии с данной рекомендацией, потребует более подробного рассмотрения особенностей распределения организмов, слагающих наиболее значимые функциональные группы, определяющие функционирование исследуемой экосистемы, а также выделения в пространственной структуре подсистем с различной степенью зрелости, чьи свойства и конфигурации определяют функционирование экосистемы в целом.

Трофический уровень вылова в обеих экосистемах отличается несущественно, что определяется сходным составом части биоты, эксплуатируемой рыболовством. Так, средний трофический уровень вылова в Охотском море составляет 3,49, а в западной части Берингова — 3,58, по данным обеих моделей. Это соответствует расчётным трофическим уровням, занимаемым массовыми промысловыми видами: минтаем — 3,50 (3,40–3,50 в Беринговом море), сельдью — 3,31 (3,34–3,47), тихоокеанскими лососями — 3,61 (3,68–3,84).

Результаты оценки попарного сравнения степени смешанного трофического воздействия функциональных групп друг на друга (mixing trophic impact), а также промысла на них представлены на рис. 8. Представленная матрица характеризует влияние воздействующих групп, перечисленных в колонке слева, на группы, находящиеся под их влиянием (перечислены в верхней части рисунка). Математически оценка прямого трофического воздействия функциональной группы i на группу j представляет собой разность (%) между долей j -й жертвы в рационе хищника i и долей потребителя i в общем потреблении продукции группы j [Christensen et al., 2005]: $q_{ij} = g_{ij} - f_{ij}$. Промысел в этой матрице также рассматривается в качестве «хищника», использующего ресурсы эксплуатируемых групп в соответствии с составом вылова.

К примеру, доля усатых китов в рационе зубатых китов в среднем составила 0,1%, в то же время продукцию этой группы потребляют только зубатые киты (100%). Соответственно, трофическое воздействие зубатых китов на группу усатых равняется $-0,999$, т.е. составляет максимально возможную отрицательную величину. Приведённый пример наиболее прост, поскольку в рассматриваемой паре отсутствуют не прямые взаимодействия через другие функциональные группы (больше ни одна из них не потребляет продукцию усатых китов). Непрямое воздействие оценивается через парные связи в трофической цепи, связывающей взаимодействующие группы. К примеру, промысел, изымая ресурсы взрослого минтая и белокорого палтуса и оказывая на эти группы отрицательное воздействие, одновременно положительно влияет на ресурсы фуражных рыб и молоди минтая, потребляемых видами, доминирующими в вылове. Подобное воздействие называется каскадным эффектом [Christensen et al., 2005]. Любая трофическая цепь, содержащая нечётное количество пар с отрицательным воздействием хищника на жертву, будет угнетать конечную группу, в то время как чётное количество будет стимулировать её рост [Ulanowicz, Ruccia, 1990].

Примером того, что не прямое взаимодействие между функциональными группами бывает весьма значимым, может служить от-

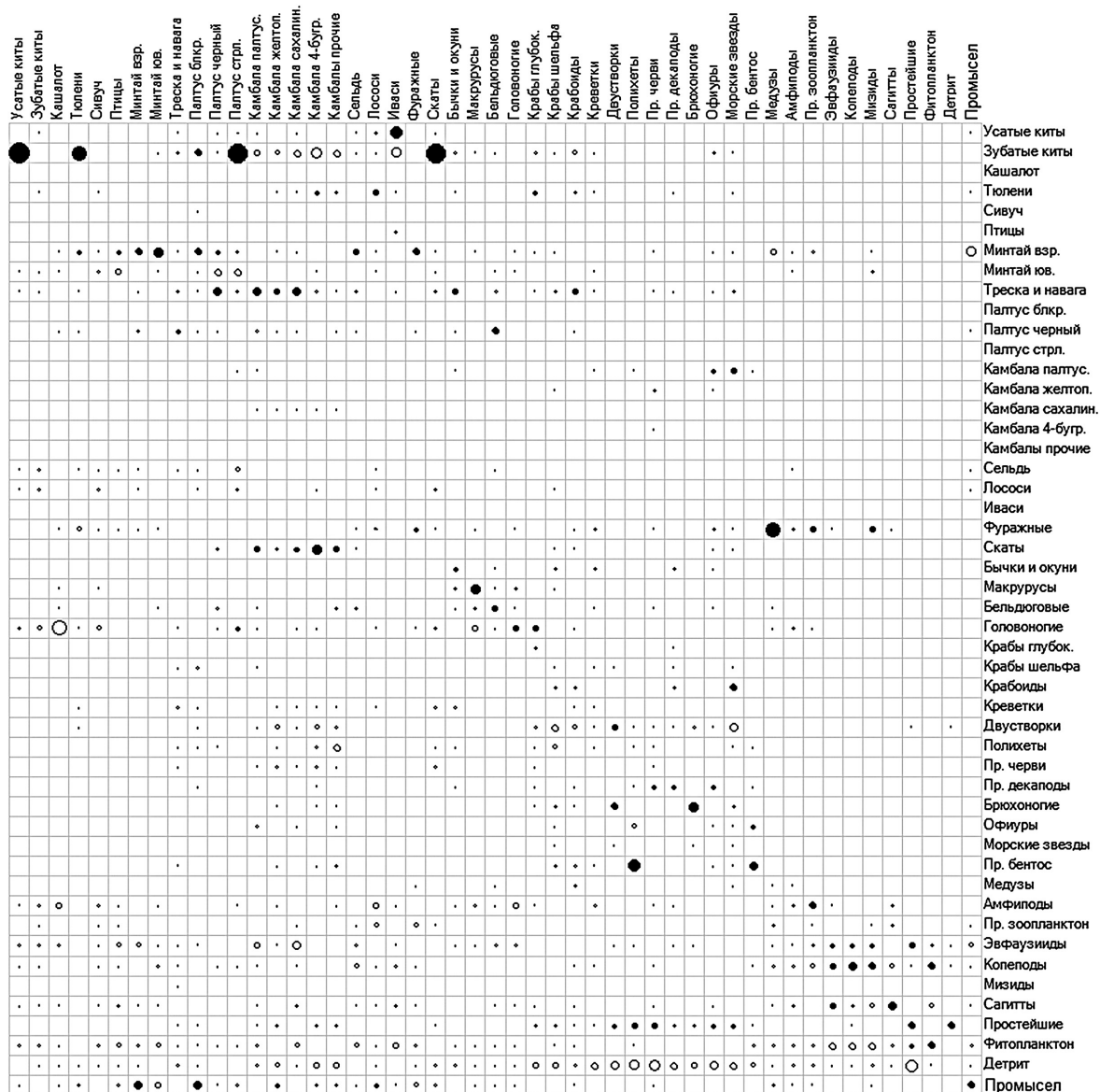


Рис. 8. Матрица трофических связей и параметров оказываемого / ощущаемого воздействия для 48 функциональных групп и фактора промысла в Охотском море

рицательное воздействие группы «треска и навага» на чёрного палтуса ($-0,375$), массовые виды камбал (от $-0,242$ до $-0,377$), бычков и окуней ($-0,253$). При этом расчёт прямого воздействия через долю в рационе функциональной группы даёт существенно меньшие значения для чёрного палтуса ($-0,192$) и большие (от $-44,3$ до $-49,2$) для палтусовидной, желтопёрой и сахалинской камбал, а также для бычков и окуней ($-0,34$). Таким образом, не прямое воздействие трески на чёрного палтуса в экосистеме Охотского моря

в основном реализуется через пищевую конкуренцию, а на камбал, бычков и окуней — через потребление их трофических конкурентов, также питающихся зоопланктоном. Аналогичную природу имеет воздействие группы «зубатые киты» на камбал и сардину-иваси.

Светлые кружки на матрице указывают на преобладание положительного воздействия, когда повышение обилия воздействующих функциональных групп приводит к росту численности организмов «под воздействием». Тёмные кружки указывают на преобладание

отрицательного влияния, т.е. при росте обилия воздействующей группы наблюдается обратный эффект (рис. 8). Сила воздействия условно пропорциональна площади кружка. Наибольшие из них указывают на эффект воздействия, равный $+/-1,0$, тире означает наименьшие эффекты (близкие к нулю). Диагональная линия на матрице из левого верхнего в правый нижний угол, состоящая из тёмных кругов, демонстрирует эффект зависящего от плотности популяции самоограничения каждой из групп. Положительным воздействие группы на саму себя может быть в случае выраженного внутргруппового каннибализма. Но поскольку в нашей модели неполовозрелый и взрослый минтай разделены (степень воздействия второй группы на первую равна $-0,431$), подобных связей не отмечено.

Выше этой диагонали в строках групп, занимающих более высокие трофические уровни, размещается большее количество тёмных кругов, демонстрирующих основные пути осуществления в экосистеме Охотского моря контроля сверху. Промысел оказывает заметный отрицательный эффект на несколько функциональных групп — взрослого минтая, чёрного и белокорого палтусов, лососей. В то же время наблюдается положительное воздействие промысла на неполовозрелого минтая и группу фуражных рыб через уменьшение количества рыбоядных хищников. Ниже диагональной линии светлыми кружками отмечено взаимодействие групп кормовых организмов с их потребителями. Наибольшее количество светлых кружков расположено в линии детрита, обеспечивающего полностью или частично рационы двадцати функциональных групп.

С помощью программных средств модели «Экопас» можно вычислить сумму абсолютных значений каждого воздействия по отношению к функциональным группам, разделённую на количество групп в системе [Aydin et al., 2002]. Это позволяет оценить, насколько сильно группа воздействует на все другие группы и насколько все другие группы воздействуют на неё (рис. 9).

Суммируя эти относительные величины, можно выявить наиболее «влиятельные» функциональные группы для Охотского моря. Наиболее влиятельными группами оказались

(в порядке убывания) зубатые киты, детрит, фитопланктон, взрослый минтай, эвфаузииды, копеподы, треска и навага, головоногие моллюски, фуражные рыбы, простейшие. Такое расположение групп свидетельствует о сбалансированном сочетании в экосистеме Охотского моря механизмов контроля сверху, снизу и на средних трофических уровнях.

Функциональные группы, замкнутые на донную пищевую цепь, испытывают несколько большее влияние со стороны других групп. Впрочем, этот результат может в изрядной мере считаться артефактом, вызванным учётом положительного влияния на них запасов детрита. Высказываются предложения не учитывать детрит при расчёте воздействий в экосистеме, поскольку характер питания собирателей-детритофагов значительно отличается от питания хищников и детрит не оказывает влияния на группы-доноры в отличие от прямых потребителей, соответственно, $f_{dt,j}$ должно равняться 0 [Ulanowicz, Ruscia, 1990]. В представленную модель такие поправки не вносились в связи с отсутствием технической возможности доработать программное обеспечение расчётов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Краткий анализ характеристик экосистемы Охотского моря, полученных на модели «Экопас», подтвердил высокий уровень её биологической продуктивности [Шунтов, 2001]. Трофическая структура экосистемы устойчива и характеризуется большим количеством связей, значительно превышающим таковое в моделях восточной и западной частей Берингова моря. Оборот детрита превышает потребление новой первичной продукции [Шунтов, Дулепова, 1995, 1997; Дулепова, 2002]. Его импорт из системы со стоковыми течениями необходимо учитывать при дальнейших исследованиях, в том числе и при изучении феномена повышенной продуктивности южной части прикурильских вод Тихого океана. Аналогично, функционирование экосистемы западной части Берингова моря поддерживается экспортом детрита из зоны восточного беринговоморского шельфа и свала глубин [«зелёного пояса» по: Springer et al., 1996].

По-видимому, такое взаимодействие зоны внешнего шельфа и материкового скло-

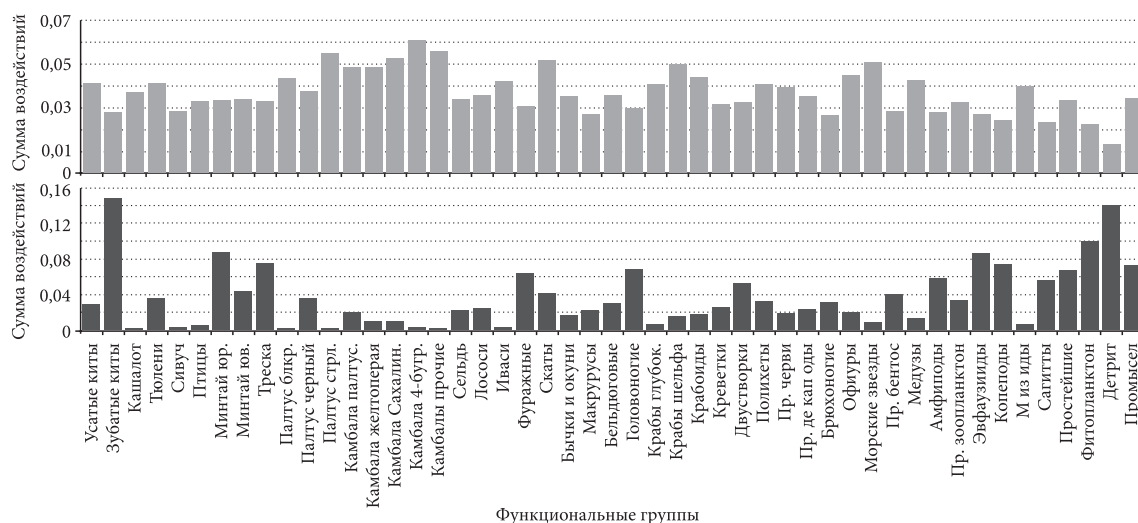


Рис. 9. Сумма абсолютных значений воздействия на каждую функциональную группу (светлые столбцы) и воздействия, оказываемого каждой функциональной группой (тёмные столбцы), в экосистеме Охотского моря, приведенные к количеству групп в модели

на с глубоководными экосистемами является своеобразным продолжением разработанной В.В. Сапожниковым схемы влияния в дальневосточных морях цепочки присклоновых антициклонических круговоротов на топографию пикноклина, вертикальный транспорт биогенов и перенос нового органического вещества, а соответственно, и на общую биологическую продуктивность [Radchenko et al., 1991; Сапожников, 1993; Шунтов, 2001]. В.В. Сапожников [персональное сообщение] отмечал, что новое органическое вещество складывается в холодный промежуточный слой, как в погреб, чтобы затем расходоваться, поступая с вертикальными потоками в циклонических вихрях в верхние слои пелагиали. Теперь становится очевидным, что накопленное вещество экспортируется «вниз по течению», в том числе включаясь в процессы сопредельных экосистем.

Промысел в экосистеме Охотского моря не оказывает разрушительного воздействия на водные биоресурсы. Напротив, промысловая экосистема располагает весомыми резервами, что делает актуальным продолжение экосистемных исследований с целью разработки рекомендаций по управлению промыслом. На данном этапе основной целью управления промыслом и ресурсами Охотского моря следует считать увеличение полезного выхода рыбной продукции. Для достижения этой цели по

отношению к пользователям ресурсов (рыбодобывающим компаниям) необходимо использовать как организационные, так и экономические стимулирующие механизмы [Радченко, 2007]. Хорошим примером удачного применения имеющегося организационного инструментария стало выведение гижигинско-камчатской сельди из перечня видов, для которых устанавливаются общие допустимые уловы. Это позволило повысить в разы ежегодный вылов прежде практически не осваиваемого ресурса.

Понятие зрелости экосистемы, её отдельных подсистем и сообществ при всей своей относительности открывает интересные перспективы исследований причины и динамики значимых неперiodических событий в дальневосточных морях. Эта тема тесно перекликается с вопросами периодических сукцессий в экосистемах дальневосточных морей в ходе смены климато-океанологических эпох, теории альтернативных видов, разнокачественности видов и даже отдельных популяций в шкалах динамики численности, жизнестойкости, потенциала к расселению [Шунтов, Темных, 2011].

ЛИТЕРАТУРА

- Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л. 1997. Химическая основа биопродуктивности Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 86–92.

- Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа Дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Владивосток: ТИНРО-Центр. 217 с.
- Виноградов Г.М. 2007. Фронт, на котором погиб «Титаник» // Что нового в науке и технике. № 5 (50). С. 64–69.
- Волвенко И.В. 2003. Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоэкологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем Востоке // Известия ТИНРО. Т. 132. С. 27–42.
- Волвенко И.В. 2015 (в печати). Информационное обеспечение комплексных исследований водных биоресурсов Северо-Западной Пацифики. Часть 2 // Труды ВНИРО.
- Волков А.Ф., Чучукало В.И., Радченко В.И., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. 1995. Питание мальмы в Беринговом море в летний период // Океанология. Т. 35. Вып. 6. С. 909–915.
- Гаврилов Г.М., Глебов И.И. 2002. Состав и структура нектонного сообщества и макропланктона в западной части Берингова моря в осенний период // Известия ТИНРО. Т. 130 (3). С. 1015–1026.
- Дудник Ю.И., Долганов В.Н. 1992. Распределение и запасы рыб на материковом склоне Охотского моря и Курильских островов летом 1989 г. // Вопросы ихтиологии. Т. 32. Вып. 4. С. 83–98.
- Дулепова Е.П. 2002. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 273 с.
- Дулепова Е.П., Борец Л.А. 1990. Состав, трофическая структура и продуктивность донных сообществ на шельфе Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 111. С. 39–48.
- Дулепова Е.П., Надточий В.А., Будникова Л.А. 2008. Динамика продукционных показателей макрозообентоса на шельфе дальневосточных морей в 2000-х гг. // Известия ТИНРО. Т. 154. С. 90–102.
- Зилов Е.А. 2010. Эксергия и её использование в водной экологии // Проблемы экологии. Чтения памяти проф. М.М. Кожова. Тез. докл. междунар. науч. конф. и междунар. шк. для мол. учёных. 20–25 сентября 2010 г. Иркутск: Изд-во ИГУ. С. 19–22.
- Ильинский Е.Н. 1998. Состав и структура нектонного сообщества мезопелагиали Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 124. Ч. I. С. 55–107.
- Ильинский Е.Н. 2007. Динамика состава и структуры донного ихтиоценоза западно-камчатского шельфа // Известия ТИНРО. Т. 150. С. 48–55.
- Ким Сен Ток, Бирюков И.А. 2009. Биология и промысловые ресурсы донных и придонных видов рыб в шельфовых водах южных Курильских островов. Южно-Сахалинск: СахНИРО. 124 с.
- Кобликов В.Н., Павлючков В.А., Надточий В.А. 1990. Бентос континентального шельфа Охотского моря: состав, распределение, запасы // Известия ТИНРО. Т. 111. С. 27–38.
- Лапко В.В. 1996. Состав, структура и динамика нектона эпипелагиали Охотского моря. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
- Лисицын А.П. 1973. Комплексные исследования в юго-восточной части Тихого океана // Вестник АН СССР. № 9. С. 61–71.
- Макрофауна пелагиали Охотского моря. Таблицы встречаемости, численности и биомассы, 1984–2009 гг. 2012 / Ред. В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров. Владивосток: ТИНРО-Центр. 800 с.
- Надточий В.А., Будникова Л.А., Безруков Р.Г. 2007. Некоторые результаты бонитировки бентоса в российских водах дальневосточных морей: состав и количественное распределение (Берингово море) // Известия ТИНРО. Т. 153. С. 264–282.
- Нектон Охотского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов. 2003. / Ред. В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров. Владивосток: ТИНРО-Центр. 643 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Орлов А.М. 2003. Ихтиоцены нижнего шельфа и верхней батииали тихоокеанских вод северных Курильских островов и юго-восточного побережья Камчатки. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва: ВНИРО. 47 с.
- Орлов А.М., Ульяченко В.А. 2009. Многолетние изменения донной температуры воды в Северной Пацифике у Северных Курильских островов и Южной Камчатки и относительная численность донных видов рыб // Вопр. пром. океанологии. Вып. 6. № 1. С. 189–209.
- Радченко В.И. 2007. Перспективы дальнейшего развития рыбохозяйственных исследований в Сахалино-Курильском регионе // Труды СахНИРО. Т. 9. С. 3–15.
- Радченко В.И. 2011. Модель «Экопас» — перспективный инструмент для сравнительного исследования функционирования экосистем Охотского и Берингова морей // Перспективные методы оценки изменений геофизических явлений, экосистем и технологических процессов при изучении и освоении природных ресурсов субарктического Охотоморья. Мат-лы Первой откр. междунар. конф. (Южно-Сахалинск, Россия, 5–6 апреля 2011 г.) / Ред. Г.А. Кантаков. Южно-Сахалинск. С. 70–81.
- Радченко В.И., Мельников И.В., Волков А.Ф., Семенченко А.Ю., Глебов И.И., Михеев А.А. 1997 а. Условия среды, состав планктона и нектона эпи-

- пелагиали южной части Охотского моря и сопредельных океанских вод летом // Биология моря. Т. 23. Вып. 1. С. 15–25.
- Радченко В.И., Мельников И.В., Волков А.Ф., Семенченко А.Ю., Глебов И.И., Михеев А.А., Черкашин С.А., Старовойтов А.Н. 1997 б. Состав планктонных и нектонных сообществ в эпипелагиали северной части Охотского моря осенью 1994 г. // Биология моря. Т. 23. Вып. 3. С. 143–150.
- Радченко В.И., Чучукало В.И., Волвенко И.В., Слабинский А.М., Самко Е.В., Старовойтов А.Н. 1998. Планктон и нектон верхней эпипелагиали западно-камчатского района летом 1996 г. в свете гипотезы о переходном состоянии сообществ // Успехи современной биологии. Т. 118. Вып. 5. С. 551–563.
- Реймерс Н.Ф. 1994. Экология (теории, законы, правила принципы и гипотезы). М.: Россия молодая. 367 с.
- Сапожников В.В. 1993. Влияние мезомасштабных антициклонических вихрей на формирование гидрохимической структуры Берингова моря // Океанология. Т. 33. № 3. С. 347–353.
- Сапожников В.В. 1994. Комплексные экологические исследования экосистем Берингова и Охотского морей // Океанология. Т. 34. № 2. С. 309–312.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: ТИНРО-Центр. 484 с.
- Чучукало В.И., Радченко В.И., Надточий В.А., Кобликов В.Н., Слабинский А.М., Терентьев Д.А. 1999. Питание и некоторые черты экологии тресковых рыб западно-камчатского шельфа летом 1996 г. // Вопросы ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 362–374.
- Шунтов В.П. 1985. Биологические ресурсы Охотского моря. Москва: Агропромиздат. 224 с.
- Шунтов В.П. 1994. Новые данные о распределении китов и дельфинов в северо-западной части Тихого океана // Биология моря. Т. 20. № 6. С. 436–442.
- Шунтов В.П. 1995. Летнее население морских птиц и его межгодовая динамика в Охотском море // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 2. С. 93–103.
- Шунтов В.П. 1997. Данные по межгодовой изменчивости в распределении китов и дельфинов в дальневосточных морях и северо-западной части Тихого океана // Зоологический журнал. Т. 76. Вып. 5. С. 590–597.
- Шунтов В.П. 2001. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-Центр. 580 с.
- Шунтов В.П. 2005. Опыт создания новой базы данных биологических ресурсов дальневосточных морей // Вопросы рыболовства. Т. 6. № 2 (22). С. 172–190.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П. 1995. Современное состояние, био- и рыбопродуктивность экосистемы Берингова моря // Экология морей России. Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 358–387.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П. 1996. Современный статус и межгодовая динамика донных и пелагических сообществ экосистемы Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 119. С. 3–32.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В. 2005. Атласы количественного распределения нектона в дальневосточных морях // Дальневосточный регион — рыбное хозяйство. № 3. С. 19–42.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П. 1997. Современный статус, био- и рыбопродуктивность экосистемы Охотского моря // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: Изд-во ВНИРО. С. 248–261.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-Центр. 482 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: ТИНРО-Центр. 473 с.
- Шунтов В.П., Борец Л.А., Дулепова Е.П. 1990 а. Некоторые результаты экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей // Известия ТИНРО. Т. 111. С. 3–26.
- Шунтов В.П., Борец Л.А., Дулепова Е.П. 1990 б. Экосистемы дальневосточных морей, состояние и проблемы изучения. Пленарные доклады 8-й Всесоюз. конф. по пром. океанол. М.: Изд-во ВНИРО. С. 66–78.
- Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С. 1997. Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Известия ТИНРО. Т. 122. С. 3–15.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С., Волков А.Ф., Найдено С.В., Чучукало В.И., Волвенко И.В. 2007. Глава 2. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в экономической зоне дальневосточных морей России // Динамика экосистем и современные проблемы сохранения биоресурсного потенциала морей России. Владивосток: Дальнаука. С. 75–176.
- Araújo J.N., Mackinson S., Ellis J.R., Hart P.J.B. 2005. An Ecopath Model of the Western English Channel Ecosystem with an Exploration of its Dynamic

- Properties. Sci. Ser. Tech. Rep. CEFAS. Lowestoft. 125. 45 p.
- Arreguín-Sánchez F., del Monte-Luna P., Díaz-Uribe J.G., Gorostieta M., Chávez E.A., Ronzón-Rodríguez R. 2007. Trophic Model for the Ecosystem of La Paz Bay, Southern Baja California Peninsula, Mexico // INCOFISH Ecosystem models: Transiting from Ecopath to Ecospace. Fisheries Centre Research Reports / Eds. W.J.F. Le Quesne, F. Arreguín-Sánchez, S.J.J. Heymans. V. 15. № 6. P. 134–160.
- Aydin K.Y., Lapko V.V., Radchenko V.I., Livingston P.A. 2002. A Comparison of the Eastern and Western Bering Sea Shelf and Slope Ecosystems through the Use of Mass-Balance Food Web Models. NOAA Technical Memorandum. NMFS-AFSC-130. 78 p.
- Aydin K., Gaichas S., Ortiz I., Kinzey D., Friday N. 2007. A Comparison of the Bering Sea, Gulf of Alaska, and Aleutian Islands Large Marine Ecosystems through Food Web Modeling. U.S. Dep. Commer., NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-178. 298 p.
- Beamish R.J., Mahnken C. 1999. Taking the Next Step in Fisheries Management. Ecosystem Approaches for Fisheries Management. Alaska Sea Grant College Program. AKSG-99–01. P. 1–21.
- Blanchard J.L., Pinnegar J.K., Mackinson S. 2002. Exploring Marine Mammal-Fishery Interactions Using 'Ecopath with Ecosim': Modelling the Barents Sea Ecosystem. Sci. Ser. Tech Rep., CEFAS, Lowestoft. 117. 52 p.
- Chen Z., Qiu Y., J. X. 2006. Quantitative Model of Trophic Interactions in Beibu Gulf Ecosystem in the Northern South China Sea // Acta Oceanologica Sinica. 25 (3). P. 116–124.
- Chen Z., Qiu Y., J. X., S. Xu. 2008. Using an Ecosystem Modeling Approach to Explore Possible Ecosystem Impacts of Fishing in the Beibu Gulf, Northern South China Sea // Ecosystems. 11 (8). P. 1318–1334.
- Christensen V. 1995. Ecosystem Maturity — Towards Quantification // Ecological Modelling. 77 (1). P. 3–32.
- Christensen V., Pauly D. 1992. Ecopath II — A Software for Balancing Steady-State Ecosystem Models and Calculating Network Characteristics // Ecological Modelling. 61. P. 169–185.
- Christensen V., Walters C.J., Pauly D. 2005. Ecopath with Ecosim: A User's Guide. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. November edition. 154 p. (www.ecopath.org)
- Coll M., Libralato S. 2012. Contributions of Food Web Modelling to the Ecosystem Approach to Marine Resource Management in the Mediterranean Sea // Fish and Fisheries. 13 (1). P. 60–88.
- Costanza R., Mageau M. 1999. What Is a Healthy Ecosystem? // Aquatic Ecology. 33. P. 105–115.
- Cox S.P., Essington T.E., Kitchell J.F., Martell S.J.D., Walters C.J., Boggs C., Kaplan I. 2002. Reconstructing Ecosystem Dynamics in the Central Pacific Ocean, 1952–1998. II. A Preliminary Assessment of the Trophic Impacts of Fishing and Effects on Tuna Dynamics // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59. P. 1736–1747.
- del Monte-Luna P., Arreguín-Sánchez F., Lluch-Belda D. 2007. Marine Ecosystem Analyses in the Gulf of Ulloa, Mexico: BAC Meets Ecopath // INCOFISH Ecosystem models: Transiting from Ecopath to Ecospace. Fisheries Centre Research Reports / Eds. W.J.F. Le Quesne, F. Arreguín-Sánchez, S.J.J. Heymans. V. 15. № 6. P. 114–133.
- Dulepova E.P., Radchenko V.I. 2004. Sea of Okhotsk // Marine Ecosystems of the North Pacific. Special Publication of the North Pacific Marine Science Organization (PICES). North Saanich, BC, Canada. V. 1. P. 95–111.
- Heymans S.J.J., Sumaila U.R. 2007. Update Ecosystem Model for the Northern Benguela Ecosystem, Namibia // INCOFISH Ecosystem models: Transiting from Ecopath to Ecospace. Fisheries Centre Research Reports / Eds. W.J.F. Le Quesne, F. Arreguín-Sánchez, S.J.J. Heymans. V. 15. № 6. P. 25–70.
- Hollowed A.B., Barange M., Beamish R., Brander K., Cochrane K., Drinkwater K., Foreman M., Ito S. — I., Hare J., Holt J., Kim S., King J., Loeng H., MacKenzie B., Muter F., Okey T., Peck M.A., Radchenko V., Rice J., Schirripa M., Yatsu A., Yamanaka Y. 2013. Projected Impacts of Climate Change on Marine Fish and Fisheries // ICES Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 70 (5). P. 1023–1037.
- Hong J.H., He-Qin C., Hai-Gen X., Arreguin-Sanchez F., Zetina-Rejon M.J., del Monte-Luna P., Le Quesne W.J.F. 2008. Trophic Controls of Jellyfish Blooms and Links with Fisheries in the East China Sea // Ecological Modelling. 212. P. 492–503.
- Jiao Y. 2009. Regime Shift in Marine Ecosystems and Implications for Fisheries Management: A Review // Reviews in Fish Biology and Fisheries. 19 (2). P. 177–191.
- Kitchell J.F., Boggs C., He X., Walters C.J. 1999. Keystone Predators in the Central North Pacific. Proceedings of the Wakefield Symposium on Ecosystem Considerations in Fisheries Management. University of Alaska Sea Grant. P. 665–683.
- Lapko V.V., Aydin K.Y., Radchenko V.I., Livingston P.A. 2000. A Comparison of the Eastern and Western Bering Seas as Seen through Predation-

- Based Food Web Modeling. ICES Council Meeting, (Q:05). 10 p.
- Lapko V.V., Dulepova E.P., Radchenko V.I. 2001. Modeling the Western Bering Sea Ecosystem with Help of Ecopath software // PICES Sci. Rep. № 17. P. 3–5.
- Link J.S., Griswold C.A., Methratta E.T., Gunnard J. (eds.). 2006. Documentation for the Energy Modeling and Analysis eXercise (EMAX). US Dep. Commer., Northeast Fish. Sci. Cent. Ref. Doc. 06–15. 166 p.
- Loreau M., Mouquet N., Holt R.D. 2003. Meta-Ecosystems: A Theoretical Framework for a Spatial Ecosystem Ecology // Ecol. Lett. 6. P. 673–679.
- Margalef R. 1963. On Certain Unifying Principles in Ecology // Amer. Naturalist. 97. P. 357–374.
- Mendy A.N. 1998. Trophic Modelling as a Tool to Evaluate and Manage Iceland's Multispecies Fisheries. Fisheries Training Programme. United Nations University, Reykjavik. 26 p.
- Mohammed E. 2001. A Preliminary Model for the Lancaster Sound Region in the 1980s // Fisheries Impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and Analyses. Fisheries Centre Research Reports / Eds. S. Guénette, V. Christensen, D. Pauly. V. 9. № 4. P. 99–110.
- Odum H.T. 1988. Self-Organization, Transformity, and Information // Science. 242 (4882). P. 1132–1139.
- Odum E.P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development // Science. 164. P. 262–270.
- Okey T.A., Pugliese R. 2001. A Preliminary Ecopath Model of the Atlantic Continental Shelf Adjacent to the Southeastern United States // Fisheries Impacts on North Atlantic Ecosystems: Models and Analyses. Fisheries Centre Research Reports / Eds. S. Guénette, V. Christensen, D. Pauly. V. 9. № 4. P. 167–181.
- Overland J., Rodionov S., Minobe S., Bond N. 2008. North Pacific Regime Shifts: Definition, Issues and Recent Transition // Prog. in Oceanogr. 77. P. 92–102.
- Pauly D., Christensen V., Walters C. 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as Tools for Evaluating Ecosystem Impact of Fisheries // ICES Journal of Marine Science. 57. P. 697–706.
- Polovina J.J. 1985. An Approach to Estimating an Ecosystem Box Model // U.S. Fisheries Bulletin. 83 (3). P. 457–460.
- Radchenko V.I. 1996. Interannual variability of Dolly Varden *Salvelinus malma* (Walbaum) Distribution in the Deep-Water Zone of the Bering Sea in Relation with Oceanological Conditions // Abst. of Fifth PICES Annual Meeting. October 11–20, 1996. Nanaimo, B.C., Canada. P. 50–51.
- Radchenko V.I. 2001. Tangible Outline of the Whole Elephant (Results of Ecosystem Studies of Biological Resources in the Far-Eastern Seas in 1990s) // PICES Press. V. 9. № 1. P. 20–24.
- Radchenko V.I. 2007. Mesopelagic Fish Community Supplies «Biological Pump» // The Raffles Bulletin of Zoology. Suppl. № 14. P. 247–253.
- Radchenko V.I. 2012. Abundance Dynamics of Pink Salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, as a Structured Process Determined by Many Factors // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. № 8. P. 14–18.
- Radchenko V.I., Melnikov I.V. 2001. Present State of the Okhotsk Herring Population after Large-Scale Fishery Resumption // Proceedings of Symposium «Herring 2000: Expectations for a New Millennium». Alaska Sea Grant College Program. AK-SG-01–04. P. 689–701.
- Radchenko V.I., Dulepova E.P., Figurkin A.L., Katugin O.N., Ohshima K., Nishioka J., McKinnell S.M., Tsoy A.T. 2010. Sea of Okhotsk // Marine Ecosystems of the North Pacific Ocean, 2003–2008 / Eds. S.M. McKinnell and M.J. Dagg. PICES Special Publication. 4. P. 269–299.
- Samb B. 2007. Spatial Modeling of the Senegambian Ecosystem // INCOFISH Ecosystem Models: Transiting from Ecopath to Ecospace. Fisheries Centre Research Reports / Eds. W.J.F. Le Quesne, F. Arreguín-Sánchez, S.J.J. Heymans. V. 15. № 6. P. 161–169.
- Shuntov V.P., Radchenko V.I. 1999. Summary of TINRO Ecosystem Investigations in the Bering Sea // Dynamics of the Bering Sea / Eds. T.R. Loughlin, K. Otani. Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program. P. 771–776.
- Shuntov V.P., Dulepova E.P., Radchenko V.I., Lapko V.V. 1996. New Data about Communities of Plankton and Nekton of the Far-Eastern Seas in Connection with Climate-Oceanological Reorganization // Fish. Oceanogr. 5 (1). P. 38–44.
- Springer A.M., McRoy P., Flint M.V. 1996. The Bering Sea Green Belt: Shelf-Edge Processes and Ecosystem Production // Fish. Oceanogr. 5. P. 205–223.
- Tam J., Taylor M.H., Blaskovic V., Espinoza P., Ballón R.M., Díaz E., Wosnitza-Mendo C., Argüelles J., Purca S., Ayón P., Quipuzcoa L., Gutiérrez D., Goya E., Ochoa N., Wolff M. 2008. Trophic Modeling of the Northern Humboldt Current Ecosystem. Part I: Comparing Trophic Linkages under La Niña and El Niño Conditions // Prog. in Oceanogr. 79. P. 352–365.
- Trites A.W., Livingston P.A., Vasconcellos M.C., Mackinson S., Springer A.M., Pauly D. 1999. Ecosystem Change and the Decline of Marine Mammals in the Eastern Bering Sea: Testing the Ecosystem Shift and Commercial Whaling Hypotheses. Fisheries Centre Research Reports. V. 7 (1). 106 p.

- Ulanowicz R.E., Puccia C.J. 1990. Mixed Trophic Impacts in Ecosystems // *Coenoses*. 5. P. 7–16.
- Vilhjálmsón H., Hoel A.H., Agnarsson S., Arnason R., Carscadden J.E., Eide A., Fluharty D., Hønneland G., Hvingel C., Jakobsson J., Lilly G., Nakken O., Radchenko V., Ramstad S., Schrank W., Vestergaard N., Wilderbuer T. 2005. Chapter 13. «Fisheries and Aquaculture» // *Arctic Climate Impact Assessment: Scientific Report* / Eds. C. Symon, L. Aris, B. Heal. Cambridge University Press. P. 691–780.
- Welch H.E., Bergmann M.A., Siferd T.D., Martin K.A., Curtis M.F., Crawford R.E., Conover R.J., Hop H. 1992. Energy Flow through the Marine Ecosystem of the Lancaster Sound Region, Arctic Canada // *Arctic*. 45. P. 343–357.
- Whitehouse A. 2011. Modeling the Eastern Chukchi Sea Food Web with a Mass-Balance Approach. Master's thesis. School of Aquatic and Fishery Sciences, Univ. of Washington, Seattle, Washington. 159 p. (http://fish.washington.edu/research/publications/ms_phd/Whitehouse_G_MS_Au11.pdf)
- Zhang Ch. — I., Radchenko V.I., Sugimoto T., Hyun S.M. 2006. Chapter 16. Interdisciplinary Physical and Biological Processes of the Sea of Okhotsk and the Japan/East Sea // Volume 14A. *The Global Coastal Ocean: Interdisciplinary Regional Studies and Syntheses, Pan-regional Syntheses and the Coasts of North and South America and Asia* / Eds. A.R. Robinson, K.H. Brink. Harvard University Press. P. 549–636.

Поступила в редакцию 01.07.15 г.
Принята после рецензии 21.07.15 г.

Characterization of the Sea of Okhotsk Ecosystem Based on Ecosystem Modelling

V.I. Radchenko

North Pacific Anadromous Fisheries Commission (NPAFC, Vancouver)

We consider the integral characteristics of the Okhotsk Sea ecosystem based on the ecosystem model «Ecopath» that was developed for the time of integrated marine ecosystem research during the past more than 30 years. The model includes 530 quantify assessed trophic links between the 48 functional groups, including detritus and phytoplankton. The average biomass, production, food consumption are estimated for each group. In a year, all functional groups in the Okhotsk Sea ecosystem consumed 16.95 billion tons of organic matters, or 11.15 tons/km². The amount of new production (excluding reproduction of detritus) totaled 19.09 billion tons. Basic parameters of ecosystem functioning (net exports and metabolism, flows to detritus, etc.) and ratios (total catch to primary production, primary production to net metabolism, primary production to the total biomass, etc.) were estimated, they characterize the biological productivity of the Okhotsk Sea ecosystem. Comparative analysis with similar indices for the Bering Sea ecosystem and other 34 World Ocean ecosystems, according to the literary sources, was performed. We discuss the phenomenon of high biological productivity of the Sea of Okhotsk and the western Bering Sea ecosystems, the role of matter transport with water advection from the adjacent water areas, climate variability, as well as the applicability of the definition of «maturity» of marine ecosystems and their individual components for the analysis of the causes and dynamics of the significant non-recurrent events in the far-eastern seas.

Key words: Ecopath, Sea of Okhotsk, trophic web, biological productivity, ecosystem maturity.