

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ**УДК 597–153:591.524.11(265.51)****А.Ф. Волков***

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

**ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ТРОФОЛОГИЯ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ
В БЕРИНГОВОМ МОРЕ. ВИДОВЫЕ И РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОТЛИЧИЯ.
ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ
УСЛОВИЯХ СРЕДЫ**

Заключительная работа из серии публикаций автора по исследованиям трофологии тихоокеанских лососей Берингова моря, проведенным гидробиологами ТИНРО-центра по программе NPAFC в 2000–2015 гг. На этот отрезок времени выпали два четко выраженных периода — теплый (2000–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.), отразившиеся на структуре планктонного сообщества Берингова моря и трофологии лососей. Основная причина таких радикальных перестроек заключается, скорее всего, не в простом прогреве или охлаждении вод, а в изменении системы циркуляции, одним из вариантов которой может быть предложенная схема. Слой преимущественного обитания лососей является верхняя эпипелагиаль, а основной пик питания приходится на светлое время суток. При этом в летне-осенний период биомасса массовых групп и видов крупной фракции зоопланктона, составляющих основу пищи лососей, в верхней эпипелагиали заметно выше, чем в нижней. При нехватке пищи лососи могут занывать и в более глубокие слои. По материалам трофологической базы ТИНРО-центра «Лососи Берингова моря» (8 тыс. проб и 45 тыс. желудков) выделены доминирующие в пище лососей виды зоопланктона и нектона, на которые рекомендуется обращать главное внимание при оценке состояния их кормовой базы. Изменения в структуре планктонного сообщества в связи с окончанием в 2013 г. холодного и наступлением очередного теплого периода не отразились отрицательно на общем состоянии кормовой базы лососей, однако в течение переходного 2014 и теплого 2015 г. состав их пищи изменялся довольно значительно. При этом, хотя доминировали различные виды и группы, все они были из списка предпочитаемых. Показатели интенсивности питания горбуши, кеты и нерки в разных районах и в различные периоды были близкими по значению и соответствовали среднемноголетним, что свидетельствует об отсутствии дефицита пищи в 2014–2015 гг. Особенности состава пищи разноразмерных лососей в ландшафтных и батиметрических зонах Берингова моря в теплый и холодный периоды показаны в серии графиков и таблиц, которые отражают трофологическую пластичность лососей в соответствии с количественной и качественной структурой планктонных сообществ. У лососей старших возрастов в нектонной части пищи преобладают более крупные рыбы и кальмары, время полного переваривания которых существенно увеличивается. Учитывая это, при расчетах суточных пищевых рационов рекомендуется применять понижающие коэффициенты. Приведенные значения пищевых потребностей, рассчитанные для единиц запаса всех лососей в летне-осенний период, предлагаются как ориентировочные при определении размеров нагрузок на кормовую базу и обеспе-

* Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник,
e-mail: volkov413@yandex.ru.

Volkov Anatoly F., D.Sc., leading researcher, e-mail: volkov413@yandex.ru.

ченности лососей пищей в заданных временных отрезках и региональных ландшафтах. Во всех районах в холодный период потребление тихоокеанскими лососями планктона значительно возросло, а nekтона соответственно снизилось, хотя общее количество потребляемой пищи изменилось не столь существенно.

Ключевые слова: Берингово море, лососи, трофология, обеспеченность пищей, планктон, КФ (крупная фракция), nekтон, теплый и холодный периоды.

Volkov A.F. Elementary trophic ecology of pacific salmon in the Bering Sea. Species and regional differences. Provision with food in different environments // *Izv. TINRO*. — 2016. — Vol. 187. — P. 162–186.

The final issue in the series of studies on trophic ecology of pacific salmon in the Bering Sea conducted by planktonologists of Pacific Fish. Res. Center (TINRO) for NPAFC. Salmon dwell in the upper epipelagic layer and feed mainly in the daytime by large-sized zooplankton that is more abundant in the upper pelagic layer as compared with the lower pelagic layer in summer-fall season. The zooplankton and nekton species dominant in the salmon diet are determined on the base of 8,000 plankton samples and 45,000 samples of salmon stomachs. Two periods with different environments are revealed in the Bering Sea in the early 21 century: the relatively warm period of 2000–2006 and the relatively cold period of 2007–2012. The regime shift between them affected the plankton community and trophic ecology of salmon, though not by means of water cooling directly but presumably because of the water circulation change. Food composition is determined for each size group of salmon in both periods, by biostatistical areas and bathymetric ranges. Zooplankton grazing by salmon increased significantly in all areas during the cold period, whereas the nekton grazing decreased, but their total consumption did not change much. Transition to the next warm period since 2013 does not affect negatively to the salmon food base; their diet changes significantly but within the list of preferable species. Feeding intensity of pink, chum, and sockeye salmon was similar in any period, as well as in the 2014–2015, food deficit was never observed. The salmon show a great plasticity in feeding: in general, their diet corresponds to the structure of plankton community, though the portion of nekton increases with the age. Large-sized salmon consume a large-sized prey and need more time for its complete digestion, so there is necessary to apply reduction coefficients in calculation of their daily food rations. Nutritional needs of all salmon stocks are estimated for summer-fall season and offered as a guideline for evaluation their load on the food base and their food security for certain spatial and temporal circumstances.

Key words: Bering Sea, salmon, trophic ecology, food supply, plankton, large-sized fraction, nekton, warm period, cold period.

Введение

За более чем 10-летний период работы экспедиций BASIS-1 и BASIS-2, проводивших в Беринговом море комплексные исследования тихоокеанских лососей по международной программе NPAFC, были существенно расширены познания по их биологии и экологии, в частности по трофологии и обеспеченности пищей как в западной, так и в восточной частях моря. Результаты этих исследований изложены в большой серии статей, опубликованных в Известиях ТИНРО (тома 139–185), Лососевом бюллетене (№ 1–10), кандидатских и докторских диссертациях, докладах на отчетных сессиях ТИНРО-центра, в Бюллетенях NPAFC, монографиях В.П. Шунтова и О.С. Темных (2008, 2011), В.И. Чучукало (2006) и др., простое перечисление всех публикаций займет неоправданно большую часть настоящей статьи.

В связи с прекращением участия специалистов ТИНРО-центра в экспедициях США после 2012 г. вследствие санкционных мероприятий исчезла возможность получения материалов по планктону и питанию лососей из восточной части Берингова моря. Свою часть исследований по программе NPAFC в российских водах ТИНРО-центр продолжает выполнять, хотя и в меньшем объеме, чем прежде.

Основная тема, на которой акцентируется внимание в настоящей статье: качественные и количественные показатели питания лососей и состояние их кормовой базы в зависимости от климато-океанологических условий в западных и восточных районах Берингова моря.

Основные результаты гидробиологических исследований по вышеупомянутой программе представлены в виде итоговых графиков и таблиц с комментариями, при этом основное внимание уделено западной части Берингова моря — зоне российских интересов.

Материалы и методы

Наряду с материалами, полученными в экспедициях по программам BASIS-1 и 2 (2000–2013 гг.), в качестве сравнительных приведены результаты исследований за более ранние периоды начиная с 1986 г.

Все приводимые ниже данные по питанию тихоокеанских лососей и количественным характеристикам их кормовой базы относятся к западной и восточной акваториям моря, а именно к биостатистическим районам, указанным на рис. 1. Данные по питанию лососей и состоянию планктонных сообществ базы взяты из баз ТИНРО-центра: «Трофология (Лососи Берингова моря)» за 2000–2015 гг. (проб по питанию — более 8 тыс., желудков — около 45 тыс.), и «Зоопланктон» за 1986–2015 гг. (более 5,5 тыс. проб планктона по биомассе и численности из Берингова моря). При расчетах биомассы и запасов массовых групп и видов зоопланктона крупной фракции (КФ) с широкими амплитудами вертикальных миграций (эвфаузииды, гиперииды, некоторые виды копепод) использовались только ночные сборы. Материалы по зоопланктону и питанию лососей собраны и обработаны в соответствии с принятыми в ТИНРО-центре методиками (Волков, 2008). При составлении таблиц и графиков основное внимание уделялось видам и группам, имеющим сколько-нибудь заметное значение в питании лососей. Не во всех районах лососи были в равной степени обеспечены материалами: в северных районах проб и желудков было намного меньше, чем в других районах, а кижуч вообще был представлен единичными особями (табл. 1).

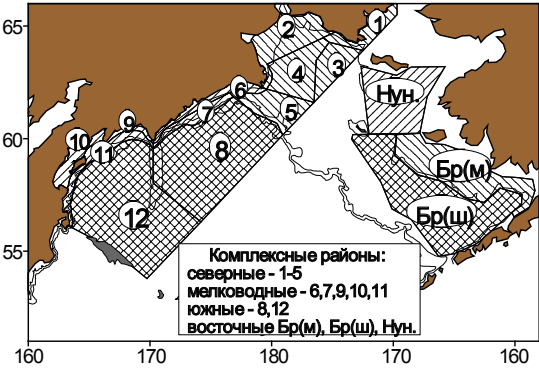


Рис. 1. Биостатистические и комплексные районы осреднения информации
Fig. 1. Scheme of biostatistical areas for the data average

Осреднение данных по планктону проводилось по комплексным биостатистическим районам, объединенным в группы: «северные», «мелководные», «южные» и «восточные» (рис. 1); по питанию лососей небольшие по объему данные из мелководных районов были присоединены к глубоководным и названы «южными».

Таблица 1

Объем материалов по трофологии берингоморских лососей

Table 1

Data volume for feeding of pacific salmon in the Bering Sea

Районы	Кета		Горбуша		Нерка		Кижуч		Чавыча	
	Проб	Желудков	Проб	Желудков	Проб	Желудков	Проб	Желудков	Проб	Желудков
2000–2006 гг.										
Восточные	523	2455	240	1278	298	1798	153	554	253	738
Северные	244	1628	31	138	71	329	2	2	55	127
Южные	904	6850	314	3085	699	4154	106	457	299	1008
2007–2012 гг.										
Восточные	361	1443	149	872	200	1014	60	194	146	271
Северные	193	992	34	164	31	68	2	3	24	34
Южные	1024	6025	464	3480	684	2831	101	253	247	673

Примечание. В восточных районах гидробиологические работы были начаты в 2003 г.

Результаты и их обсуждение

Условия обитания: температура, ледовитость, циркуляция вод. Одним из индикаторов температурных условий Берингова моря и их суровости, определяющих тип лет («теплый» или «холодный»), может служить ледовитость, степень суровости которой отражается также на качественных и количественных показателях планктонных сообществ и, соответственно, трофологии лососей. В большей степени это проявляется в относительно мелководных районах, где долгопериодные изменения захватывают всю толщу воды до дна. На примере Бристольского залива (рис. 2) видно, что межгодовая динамика ледового индекса в деталях совпадает с колебаниями температуры как поверхностной весной, так и придонной летом. Межгодовые колебания площади ледового покрытия в западной части моря (рис. 2) большей частью совпадают с колебаниями в восточной, различия могут заключаться в их амплитуде или сдвиге во времени. Границы ледовой кромки, приведенные на рис. 3, сгруппированы по периодам. В восточной части моря они всегда расположены более компактно и проходят южнее, чем в западной, в которой их положение далеко не всегда соответствует теплоте или холодному периоду. По уровню ледовитости 2014 г. следует считать началом очередного теплого периода. Неизвестно, как долго он продлится, но два последующих года (2015 и 2016) выглядят типично теплыми (рис. 3).

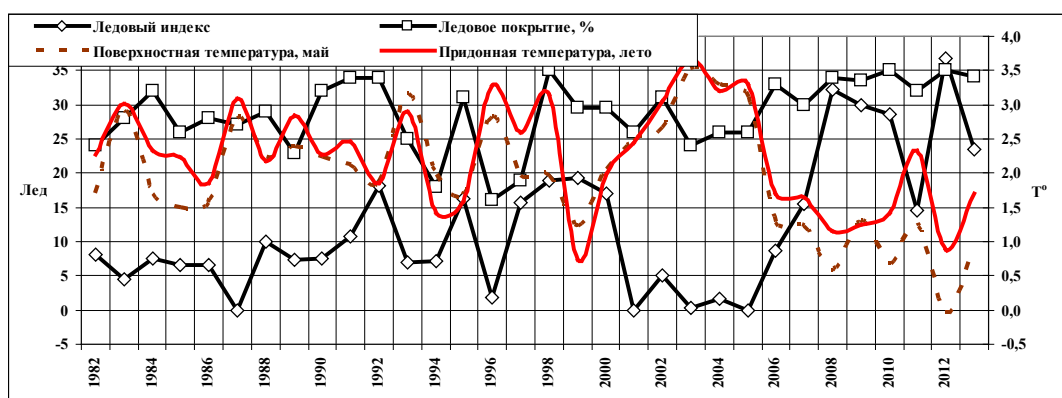


Рис. 2. Многолетняя динамика ледового покрытия, поверхностной и придонной температур в восточной части Берингова моря (по: <http://www.beringclimate.noaa.gov>); ледовое покрытие в западной части по Г.В. Хену с соавторами (2009)

Fig. 2. Long-term dynamics of the ice cover and water temperature at the sea surface and bottom in the eastern Bering Sea (from <http://www.beringclimate.noaa.gov>) and in the western Bering Sea (from: Хен и др., 2009)

На этом фоне аномальным выглядит 2011 г.: на востоке положение ледовой кромки соответствовало холодному периоду, на западе же она оказалась отодвинутой далеко на север, как в наиболее теплый период.

Происходящие при этом и отмеченные ранее радикальные изменения в планктонных сообществах (Волков, 2012а–в, 2014; Volkov, 2012a, b; Волков, Кузнецова, 2013) нельзя объяснить только изменившимися термическими условиями (прогрев или выхолаживание). Складывается впечатление, что происходят серьезные изменения и в системе циркуляции, что подтверждается как схемами полей температуры (Волков и др., 2009), так и полной сменой типа планктонного сообщества, соответствующего термическому периоду: в теплый период оно типично надшельфово-прибрежное, в холодный — надшельфово-океаническое. Неизвестно, какие данные и по каким периодам были использованы при построении схем циркуляции поверхностных вод Берингова моря (рис. 4), но в восточной части они, скорее всего, соответствуют теплым. Если же эти схемы были составлены по интегральным данным без разделения на периоды, тогда они представляют собой некоторое промежуточное и реально не существующее состояние и поэтому никак не объясняют появление надшельфово-океанических видов в холодный период, ставших

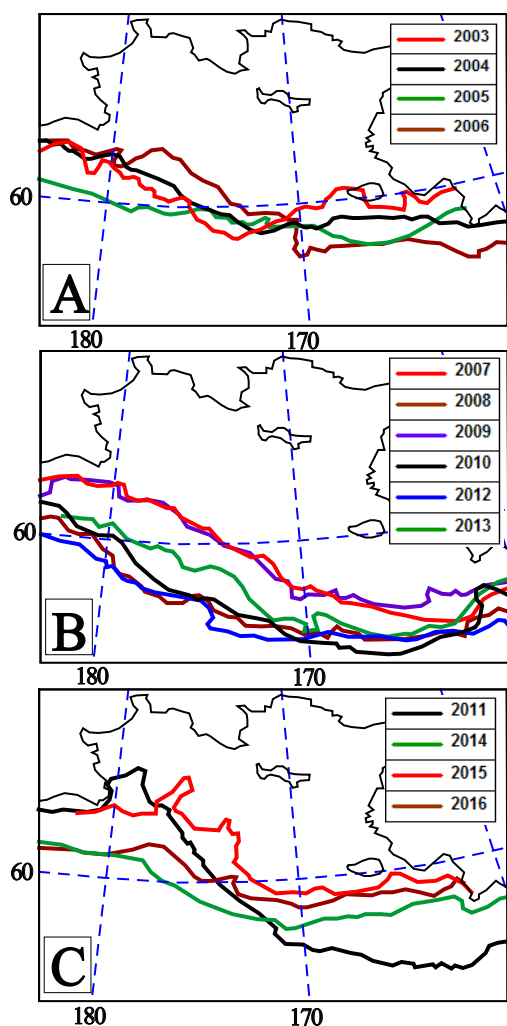


Рис. 3. Положение ледовой кромки (максимальная ледовитость в первую декаду марта): **А** — теплый период 2003–2006 гг.; **В** — холодный период 2007–2012 гг., исключая 2011 г.; **С** — очередное потепление, включая 2011 г. (границы проведены по картам ледовитости Берингова моря U.S. National Center, <http://www.natice.noaa.gov>)

Fig. 3. The maximum ice extent in early March in the warm period of 2003–2006 (**A**); in the cold period of 2007–2012, excluding 2011 (**B**); in the 2011 and 2014–2015 (**C**) (from the charts of the US National Center, <http://www.natice.noaa.gov>)

доминирующими по биомассе и численности. Особенно наглядными индикаторами здесь являются холодноводная гипериида *Themisto libellula*, типичная для полярного бассейна, а также ставшие массовыми копеподы *Calanus glacialis* + *marshallae* (надшельфовые виды), *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus* + *flemingeri* (океанические виды) и надшельфово-сваловые виды эвфаузиид *Thysanoessa raschii* и *Th. inermis* (Волков, 2014). Следует заметить, что существование в Беринговом море двух пар самостоятельных видов *Calanus glacialis* Jaschnov, 1955 — *C. marshallae* Frost, 1974 и *Neocalanus (Calanus) plumchrus* Marukawa, 1921 — *N. flemingeri* Miller, 1988, разделение которых произошло значительно позднее описания базовых видов, представляется сомнительным. Морфологические различия между ними довольно незначительны и в лучшем случае «тянут» на подвид или морфу. Здесь уместно согласиться с мнением К.В. Беклемишева (1969) и объяснить их существование полиморфностью или даже цикломорфностью как следствием влияния обитания в трансформирующихся водных массах и адаптации к измененным условиям. В последнем случае при постепенном дрейфе вместе с водами возможно возвращение к исходной форме, что, учитывая систему циркуляции Берингова моря, представляется вполне возможным. Описанные без учета этих факторов и на основании одних малосущественных морфологических признаков новые виды могут оказаться просто синонимами базовых видов. Однако для окончательного вывода требуются дополнительные исследования, включая экспериментальные с привлечением генетических методов, поэтому на практике можно рекомендовать написание этих видов так, как сделано в настоящей статье и многих более ранних публикациях, т.е. *C. glacialis* + *marshallae* и *N. plumchrus* + *flemingeri*.

Схема циркуляции, способствовавшая появлению перечисленных видов в холодный период 2007–2012 гг. и правдоподобно объясняющая эти изменения в планктонном сообществе, могла бы выглядеть так, как показано на рис. 4. При этом сообщество теплого периода, по-видимому, оказывается оттесненным в наиболее мелководную прибрежную часть залива, располагавшуюся за пределами выполнявшихся съемок.

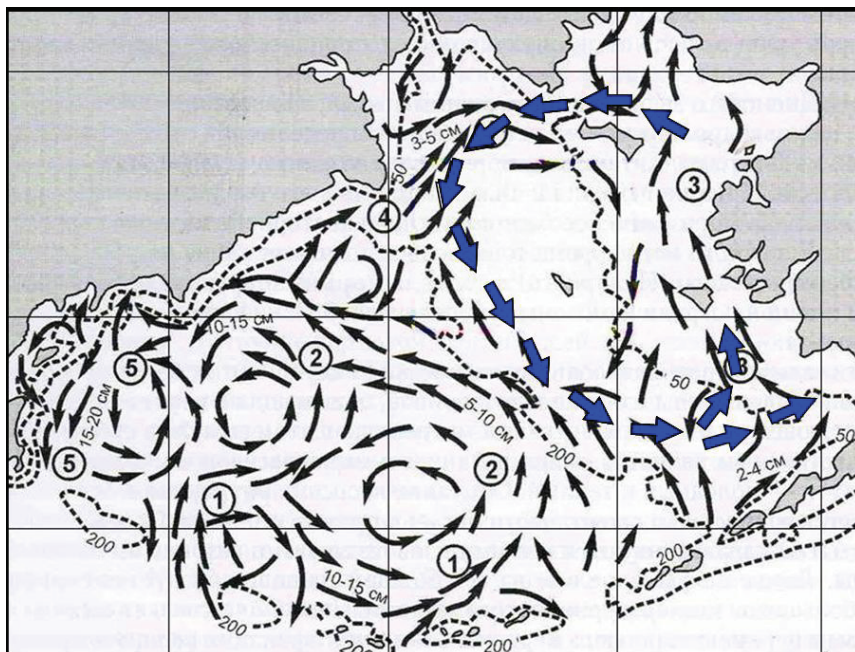


Рис. 4. Схема течений Берингова моря (Хен, 1988, по: Шунтов, Темных, 2008). Течения: 1 — Атту; 2 — Центрально-Беринговоморское; 3 — Западно-Аляскинское; 4 — Наваринское; 5 — Камчатское. Большие стрелки — гипотетическая циркуляция в холодный период 2007–2012 гг.

Fig. 4. Scheme of the surface water circulation in the Bering Sea (Хен, 1988, by: Шунтов, Темных, 2008). Currents: 1 — Attu; 2 — Central Bering Sea; 3 — West Alaska; 4 — Navarin; 5 — Kamchatka. Big arrows — hypothetical circulation in the cold period of 2007–2012

Кормовая база лососей в Беринговом море. В восточных районах Берингова моря из-за мелководности при смене типов лет (теплый или холодный и наоборот) происходят наиболее заметные изменения в структуре планктонного сообщества, питании лососей и других рыб. В регулярных исследованиях было показано, что восточная часть Берингова моря является весьма специфичной акваторией, в которой климатические флюктуации высвечиваются особенно четко. Планктонное сообщество восточной части Берингова моря отреагировало на смену теплого периода холодным перестройкой с мелководного типа на океанический, соответственно этому радикально изменилось и питание лососей. И хотя более поздних материалов по этой части моря (2013–2016 гг.) мы не имеем, с большой долей вероятности можно предполагать, что в наступившем очередном потеплении развитие планктонного сообщества должно пойти по типу 2000–2006 гг. В западных районах моря с узкой шельфовой зоной и резким перепадом глубин изменения в планктонных сообществах и трофологии менее заметны, но все же происходят.

При выстраивании рядов общих и частных показателей зоопланктона по ежегодному принципу и по отдельности для каждого из биостатистических районов, принятых в ТИНРО-центре в качестве стандартных с 1986 г., общие тенденции оказываются замаскированными краткочастотной и мелкомасштабной изменчивостью, поэтому в таких случаях оправдано обобщение данных по более длинным временным промежуткам и более крупным акваториям, тем более что съемки далеко не всегда выполняются по единой схеме, в один и тот же временной период, в каждом районе

и с повторяющейся сеткой станций. С учетом этого в приводимых ниже таблицах и рисунках данные по зоопланктону сгруппированы по разным критериям, позволяющим получать адекватное представление о временной и региональной изменчивости в планктонных сообществах.

В табл. 2 приведены среднееголетние данные за весь макропериод 1986–2013 гг. В состав массовых видов крупной фракции включены преимущественно виды, имеющие в питании лососей существенное значение. Периоды 2001–2006 и 2007–2012 гг. — это четко выраженные «теплый» и «холодный» периоды, а 1983–1990 и 1991–2000 гг. — без четкой термической характеристики.

Таблица 2

Фракционный запас зоопланктона, биомасса групп КФ и доля массовых видов КФ в эпипелагиали западной части Берингова моря по периодам лет в батиметрических зонах (летне-осенний сезон)

Table 2

Zooplankton stock, by size fractions (10^6 t), biomass of the large-sized groups, and percentage of mass large-sized species in the epipelagic layer of the western Bering Sea in summer-fall of the warm and cold periods, by bathymetric ranges

Состав зоопланктона	Северные р-ны (1–5)					Мелководные р-ны (6, 7, 9–11)					Южные р-ны (8, 12)				
	1986–1990	1991–2000	2001–2006	2007–2012	1986–2012	1986–1990	1991–2000	2001–2006	2007–2012	1986–2012	1986–1990	1991–2000	2001–2006	2007–2012	1986–2012
Запас зоопланктона, млн т															
МФ	2,1	0,8	1,4	1,6	1,3	1,7	1,2	0,7	0,8	0,9	5,2	9,4	7,8	5,5	6,5
СФ	3,9	2,0	2,7	2,0	2,6	0,9	1,5	1,5	1,1	1,3	5,6	6,9	11,2	5,2	7,1
КФ	16,0	16,0	13,9	13,5	14,6	5,6	6,7	5,5	4,1	5,4	55,0	74,7	92,3	66,3	72,4
Биомасса групп КФ, мг/м ³															
Copepoda	296	291	344	253	293	220	409	391	223	311	253	277	466	219	298
Euphaus. + Mysid.	389	341	184	240	278	128	141	94	55	101	70	68	105	87	83
Amphipoda	62	58	40	72	59	80	42	62	33	65	26	46	23	30	32
Decapoda	5,1	0,4	3,7	2,7	3,0	0,1	2,5	1,3	0,3	1,1	0,3	0,7	1,6	0,6	0,8
Pteropoda	1,9	1,1	5,7	1,9	3,0	4,2	1,2	2,8	1,0	2,1	1,4	3,4	2,4	2,1	2,4
Chaetognatha	258	324	247	285	278	202	248	140	199	199	243	400	370	347	347
Coelenterata	4,0	9,0	4,2	3,9	5,0	10,0	13,4	13,0	7,1	10,8	9,0	24,0	43,3	32,2	28,1
Tunicata	11,6	1,9	3,3	4,5	5,0	0,5	8,3	9,9	4,0	5,8	0,1	3,7	3,0	8,9	4,4
Прочие	0,2	0,4	0,2	0,3	19,0	1,7	0,7	0,5	0,5	0,8	3,3	2,2	2,5	3,0	2,7
Доля массовых видов КФ, %															
<i>Neocalanus cristatus</i>	3,4	7,0	2,6	4,2	4,3	5,3	10,9	4,7	5,4	7,0	15,4	13,0	14,5	9,2	12,7
<i>N. plumchrus</i>	6,8	5,6	7,2	5,0	6,1	3,9	20,2	23,0	10,6	15,4	5,6	11,2	20,5	6,9	11,9
<i>Eucalanus bungii</i>	12,6	5,4	16,7	8,6	10,7	19,6	14,3	22,5	22,4	19,2	18,2	6,2	8,7	9,7	9,7
<i>Metridia pacifica</i>	1,9	1,1	0,5	0,4	0,9	1,3	0,8	2,4	3,0	1,8	1,9	2,3	1,5	1,5	1,8
<i>Thysanoessa raschii</i>	12,8	11,7	4,4	11,7	10,2	2,9	2,9	2,1	4,5	3,1	0,7	0	0,2	2,6	0,9
<i>Th. inermis</i>	24,0	15,7	11,2	9,2	14,5	12,2	4,1	7,3	3,1	6,2	2,4	2,9	0,8	1,1	1,7
<i>Th. longipes</i>	0,6	1,1	1,3	3,7	1,8	2,4	2,2	1,5	2,6	2,1	7,8	4,4	8,0	7,4	6,8
<i>Euphausia pacifica</i>	0	3,0	0	0	0,7	0,1	0	0	0,1	0	0,3	0,5	0,6	0,6	0,5
<i>Themisto pacifica</i>	1,0	3,4	0,5	0,5	1,3	21,1	3,5	2,2	2,8	6,5	4,0	5,3	2,1	3,3	3,6
<i>T. libellula</i>	2,7	1,2	0,2	7,0	3,1	0,1	0	0	1,1	0,3	0,2	0	0	0,4	0,1
<i>Clione limacina</i>	0,1	0,1	0,2	0,2	0,1	0,2	0,1	0,2	0	0,1	0,1	0,3	0,1	0,1	0,2
<i>Limacina helicina</i>	0,1	0	0,4	0,1	0,2	0,4	0,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1
<i>Sagitta elegans</i>	25,1	31,6	27,6	32,9	29,6	28,0	28,7	19,6	38,0	28,6	40,1	48,5	36,3	47,5	43,4
<i>Aglantha digitale</i>	0,4	0,8	0,4	0,4	0,5	1,4	1,5	1,7	1,3	1,5	1,5	2,7	4,1	4,4	3,4
<i>Oikopleura</i> sp.	1,1	0,2	0,4	0,5	0,5	0,1	1,0	1,4	0,8	0,8	0	0,4	0,3	1,2	0,6
Доля от КФ, %	92,6	87,9	73,6	84,4	84,5	99,0	90,3	88,8	95,8	92,8	98,3	97,8	97,8	96,1	97,4
Кол-во станций	98	96	89	190	473	141	213	53	72	479	221	133	241	571	1166

Горизонтом преимущественного обитания лососей является верхняя эпипелагиаль, т.е. поверхностная водная масса, ограниченная снизу слоем скачка, хотя в поисках пищи они могут заныривать и глубже, о чем свидетельствует максимальная глубина погружения, зарегистрированная метками, записывающими глубину в течение длительного времени (табл. 3). А поскольку лососи питаются преимущественно в дневное время (Волков, Косенок, 2005, 2006), то и основу их кормовой базы составляют дневной зоопланктон и нектон верхней эпипелагиали. Поэтому определять количественные показатели их кормовой базы логичнее по дневным обловам зоопланктона, тем более что в период съемок (лето — начало осени) ночь длится всего несколько часов и дневных станций всегда намного больше, чем ночных, соответственно дневные показатели оказываются обеспеченными большим количеством данных. Исходя из этого и применительно к лососям, в глубоководной зоне Берингова моря, помимо облова всей эпипелагиали, проводились дополнительные обловы планктона в верхней эпипелагиали, т.е. в слое 0–50 м (табл. 4, 5). Эти обловы показывают, что как в дневное, так и в ночное время все основные составляющие летне-осеннего зоопланктона верхней эпипелагиали в Беринговом море (0–50 м) неизменно оказывались заметно богаче, чем нижней (50–200 м). Это правило не изменилось и осенью 2015 г., при этом зоопланктеры из группы Pteropoda, являющиеся важной составной частью пищи лососей, глубже 50 м практически отсутствовали; по биомассе всех остальных групп нижняя эпипелагиаль также уступала верхней (рис. 5). Среднегодовое значение биомассы и численности зоопланктона в дневное и ночное время в верхней эпипелагиали приведены в табл. 4, дневные биомассы только в верхней эпипелагиали — в табл. 5, во всей эпипелагиали в ночное время — в табл. 6.

Таблица 3

Глубины обитания лососей по данным мечения (по: Walker et al., 2007)

Table 3

Depth of salmons habitat, by tagging (from: Walker et al., 2007)

Рыба	N	Средняя глубина	Средне-суточная миним.	Средняя ночная	Средняя дневная	Разность день–ночь	Средне-ночная макс.	Средне-дневная макс.	Средне-суточная макс.	Максимальная глубина
Нерка	12	3	0	3	4	1	9	18	19	83
Горбуша	3	10	1	4	13	9	19	36	37	74
Кижуч	10	11	0	8	12	4	29	42	46	97
Кета	11	16	1	8	20	12	33	56	58	253
Чавыча	2	42	17	40	43	3	84	125	130	344

Таблица 4

Биомасса и численность зоопланктона по осредненным многолетним данным в верхней (Вэп — 0–50 м), нижней (Нэп — 50–200 м) и всей эпипелагиали (Эп — 0–200 м)

Table 4

Mean biomass and abundance of zooplankton in the upper epipelagic layer (Вэп — 0–50 m), lower epipelagic layer (Нэп — 50–200 m), and the whole epipelagic layer (Эп — 0–200 m)

Состав зоопланктона	Биомасса, мг/м³						Численность, экз./м³					
	День			Ночь			День			Ночь		
	Вэп	Нэп	Эп	Вэп	Нэп	Эп	Вэп	Нэп	Эп	Вэп	Нэп	Эп
МФ	157	12	49	130	19	47	9297	629	2823	7271	1135	2671
СФ	112	17	42	121	23	47	268	47	103	267	57	109
КФ, в том числе:	791	473	554	1123	349	542	135	51	72	189	42	78
Copepoda	389	154	213	408	113	185	92	31	47	127	22	48
Euphausiacea	40,0	16,0	23,0	90,0	55,0	63,0	3,7	0,5	1,5	5,1	1,5	2,4
Amphipoda	12,0	5,0	7,0	37,0	10,0	17,0	3,7	1,1	1,7	10,5	1,4	3,7
Chaetognatha	322,0	255,0	272,0	509,0	149,0	240,0	33,2	14,4	19,0	40,7	13,8	20,7
Pteropoda	2,8	0,7	1,2	4,0	1,0	1,8	0,4	0,1	0,2	0,5	0,1	0,2

Таблица 5

Дневные биомассы и запас планктона в слое 0–50 м в западной части Берингова моря

Table 5

Daytime plankton biomass and stock in the layer of 0–50 m in the western Bering Sea

Фракция, группа	Северные р-ны			Мелководные р-ны			Южные р-ны		
	Тепл.	Хол.	2014 г.	Тепл.	Хол.	2014 г.	Тепл.	Хол.	2014 г.
<i>Биомасса, мг/м³</i>									
МФ	79	153	58	111	122	118	131	90	110
СФ	120	166	51	225	86	68	172	61	58
КФ, в том числе:	480	463	493	908	407	393	756	711	610
Copepoda	306	305	191	316	188	63	475	302	107
Euphausiacea	16	18	31	50	10	2	30	21	14
Amphipoda	29	51	74	2	2	15	17	9	48
Pteropoda	14	2	3	2	1	0	3	3	2
Chaetognatha	68	66	170	370	98	265	220	348	322
Coelenterata	5	2	18	8	7	1	9	19	91
Прочие	42	19	6	160	101	47	2	8	26
<i>Запас, тыс. т</i>									
МФ	697	1350	512	480	528	510	2974	2043	2494
СФ	1059	1465	450	973	372	294	3902	1392	1315
КФ, в том числе:	4236	4086	4351	3928	1761	1700	17145	16111	13829
Copepoda	2701	2692	1686	1367	813	273	10770	6857	2426
Euphaus. + Mys.	141	159	274	216	43	9	686	477	317
Amphipoda	256	450	653	9	9	65	386	213	1088
Pteropoda	124	18	26	9	4	0	62	60	45
Chaetognatha	600	583	1500	1601	424	1146	4997	7888	7300
Coelenterata	44	18	159	35	30	4	200	434	2063
Прочие	371	168	53	692	437	203	43	182	589

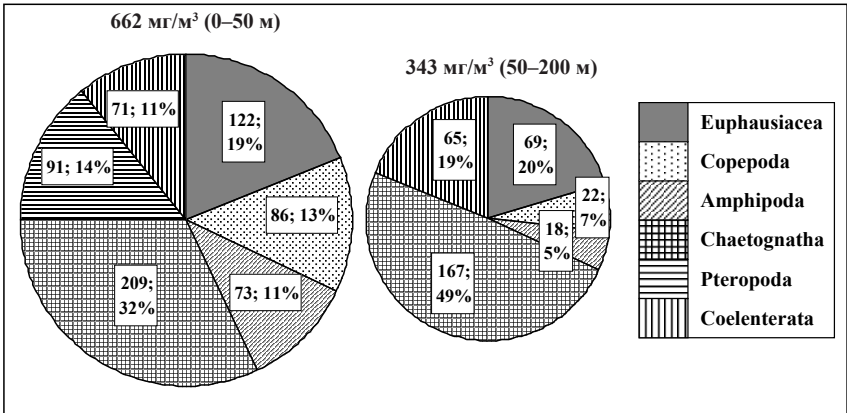


Рис. 5. Состав зоопланктона КФ в глубоководной зоне западной части Берингова моря в верхней (0–50 м) и нижней (50–200 м) эпипелагиали, сентябрь 2015 г.

Fig. 5. Species composition of the large-sized fraction of zooplankton in the layers of 0–50 m and 50–200 m in the deep-water part of the western Bering Sea in September 2015

В переходном 2014 г. зоопланктона мелкой (МФ) и средней (СФ) фракций в северных районах стало значительно меньше, а биомасса КФ хотя не уменьшилась, но внутри неё произошли изменения, при этом несколько меньше стало копепод, почти настолько же возросла биомасса сагитт. В мелководных районах по сравнению с холодным периодом фракционные биомассы изменились незначительно, но в КФ биомасса копепод снизилась втрое, у эвфаузиид — еще больше, у сагитт же возросла чуть ли не втрое, т.е. в этой части моря условия для питания лососей несколько ухудшились. В глубоководных районах у всех представителей планктона, за исключением амфипод и кишечнополостных, изменения также произошли для лососей не со знаком «плюс». Но уже осенью 2015 г. (репрезентативные сборы в верхней эпипелагиали в дневное время были немногочис-

Таблица 6

Биомасса планктона в эпипелагиали западной части Берингова моря в теплый и холодный периоды (лето-осень, 2015 г. — лето) ночью

Table 6

Nighttime biomass of zooplankton in the epipelagic layer of the western Bering Sea in the warm and cold periods (summer-autumn for all years except 2015, summer only for 2015)

Состав планктона	Северные (р-ны 2–5)			Мелководные (р-ны 6, 7, 9)			Южные (р-ны 8, 12)		
	Тепл.	Хол.	2015 г.	Тепл.	Хол.	2015 г.	Тепл.	Хол.	2015 г.
МФ	76	108	69	93	87	31	45	32	23
СФ	88	123	100	182	122	87	60	30	67
КФ, в том числе:	682	837	540	629	576	296	543	520	564
Copepoda	313	278	243	231	302	114	224	170	136
Euphausiacea	112	211	51	107	71	36	65	54	91
Mysidacea	0	33	10	10	1	10	0	0	0
Amphipoda	21	77	8	39	32	6	10	11	6
Decapoda	6	3	0	1	1	0	1	0	0
Chaetognatha	209	208	175	214	156	108	209	249	253
Pteropoda	4	1	3	3	1	2	2	1	3
Coelenterata	13	6	5	10	8	1	28	27	0
Прочие	4	19	44	14	4	19	5	8	75

ленными и только в глубоководной зоне, но тем не менее дали общее представление о сложившейся ситуации) наблюдалось явное улучшение состояния лососевой кормовой базы по главным кормовым группам — эвфаузидам, амфиподам и птероподам. Биомасса щетинкочелюстных уменьшилась до минимальной, что, по-видимому, ослабило общую нагрузку на крупных копепод, служащих им основной пищей, вследствие чего в последующие годы можно рассчитывать на увеличение их биомассы.

Циклограммы на рис. 6 показывают среднемноголетнюю структуру планктона крупной фракции во всей эпипелагиали трех ландшафтных зон западной части Берингова моря и порядок цифр как некий вероятностный уровень.

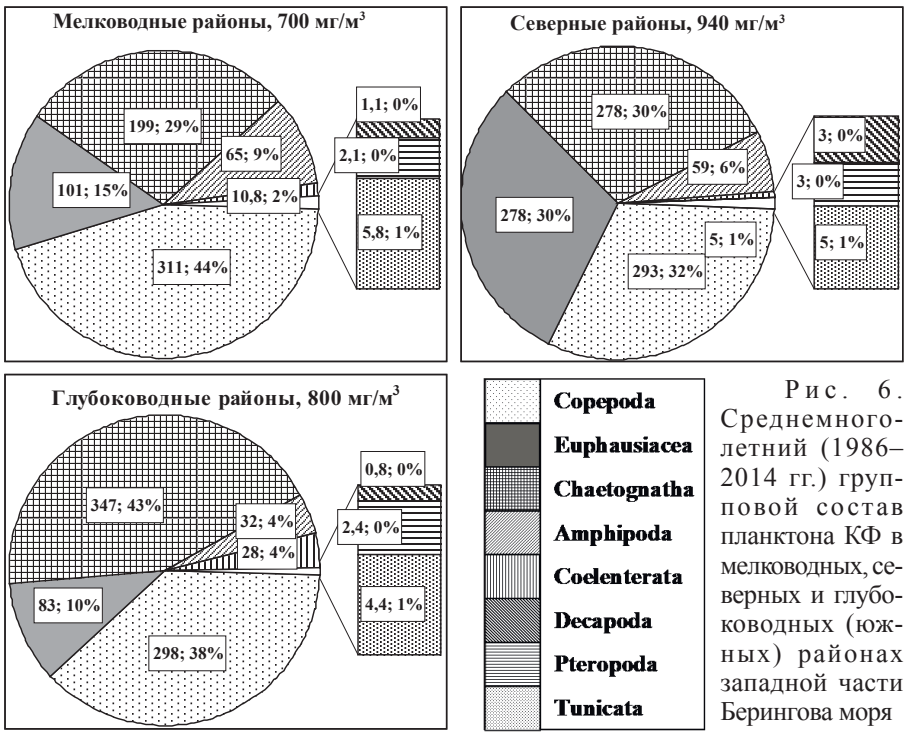


Рис. 6.

Среднемного-
летний (1986–
2014 гг.) груп-
повой состав
планктона КФ в
мелководных, се-
верных и глубо-
ководных (юж-
ных) районах
западной части
Берингова моря

Fig. 6. Mean for 1986–2014 group composition of the large-sized fraction of zooplankton in 3 areas of the western Bering Sea

Трофология. За время проведения интенсивных исследований тихоокеанских лососей в комплексных экспедициях ТИНРО-центра, начатых в 1986 г. в западной части Берингова моря, были получены большие массивы данных, которые позволили существенно расширить сведения по их трофологии, включая видовые и региональные характеристики.

Как и многие представители нектона, в плане трофологии лососи обладают большой пластичностью, позволяющей им легко переходить с одного типа кормов на другие. Несмотря на кажущееся сходство в составе пищи у горбуши, нерки и кеты, что позволяет в некоторых случаях рассматривать их в комплексе (Волков, 2013), в питании имеются и определенные видоспецифические особенности, проявляющиеся в разной степени в различных регионах и разновозрастных группах, поэтому ниже рассматриваются их трофологические характеристики с учетом видовых и возрастных особенностей, которые касаются преимущественно доминирующих в пище групп и видов зоопланктона КФ.

При составлении графиков (рис. 7–11) материалы по питанию были рассортированы по видам лососей, по двум периодам (теплый-холодный), по батиметрическим зонам (мелководье — от поверхности до 50 м, верхний шельф — от 50 до 100 м, нижний шельф — от 100 до 100–200 м, глубоководная зона — более 200 м) и по размерным группам (1-я гр. — < 20 см, 2-я гр. — 20–30 см, 3-я гр. — 30–50 см, 4-я гр. — > 50 см; две последние группы у горбуши были более мелкими, чем у кеты, нерки, кижуча и чавычи: 3-я гр. — 30–40 см, 4-я гр. — > 40 см). В пище лососей группу «Рыбы» составляли личинки, мальки и сеголетки минтая, молодь мойвы, песчанки, личинки камбал, окуни и мелкие и неполовозрелые рыбы; «Кальмары» — личинки, мелкие и неполовозрелые кальмары; «Decapoda» — пелагические личинки и молодь десятиногих ракообразных: крабов, креветок, раков-отшельников; «Euph. + Mys.» — объединены группы «Euphausiacea» (преимущественно это были *Thysanoessa raschii*, *Th. inermis*, *Th. longipes*) и «Mysidacea», но последние всегда составляли небольшую часть; «Coelenterata» — преимущественно *Aglantha digitale* и другие мелкие гидроидные медузы, некрупные экземпляры *Beroe cucumis* и мелкие сифонофоры *Dimophyes arctica* и др.); «Copepoda» — *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus* + *flemingeri*, *Eucalanus bungii*, *Calanus glacialis* + *marshallae*; «Amphipoda» — *Themisto pacifica* и *T. libellula*; «Pteropoda» — *Clione limacina* и *Limacina helicina*. В серии представленных ниже графиков отражены интегральные ландшафтные особенности качественных и количественных характеристик питания лососей.

Известно, что по мере увеличения размеров рыб относительное количество потребляемой ими пищи, выражаемое в ИНЖ, уменьшается, что можно проследить только имея достаточно большой массив данных, в котором можно выделить преобладающие максимальные и средние показатели (табл. 7).

Видов зоопланктона и нектона, доминировавших в пище лососей, было немного (табл. 8–10). У горбуши, кеты и нерки более чем в 50 % проб основу пищи составляли всего 1–2 вида, а в отдельных желудках эта доля еще выше, и чаще всего пища одинакового уровня переваренности состоит из животных одного вида и размера. В группе «Рыбы» из нектонной фракции основная нагрузка приходилась на личинок, сеголеток и молодь минтая, песчанки и мойвы. В пище чавычи заметной была доля молоди сельди. Существенную часть нектонной пищи составляли мелкие кальмары и молодь более крупных. Более детальные данные по биомассе и численности многих видов нектона (с подразделением на несколько размерных классов) в стандартных биостатистических районах западной части Берингова моря за различные периоды лет в эпипелагиали и мезопелагиали приведены в двух монографических сборниках таблиц (Нектон..., 2006; Макрофауна..., 2012).

Кета (рис. 7). Из всех лососей только кета приспособилась (помимо других компонентов из зоопланктона и мелкого нектона) успешно питаться желтелыми — мелкими медузами, гребневиками, крылоногими моллюсками (*Clione limacina*) и аппеникуляриями, т.е. низкокалорийной пищей, зато она может потреблять их в большом объеме, имея желудок в разы больший, чем у других планктонофагов, таких как горбуша, нерка, минтай, сельдь, скумбрия, кальмары и т.п., существенно расширяя свою кормовую базу. При этом следует учитывать, что доля медуз и гребневиков в пище кеты обычно

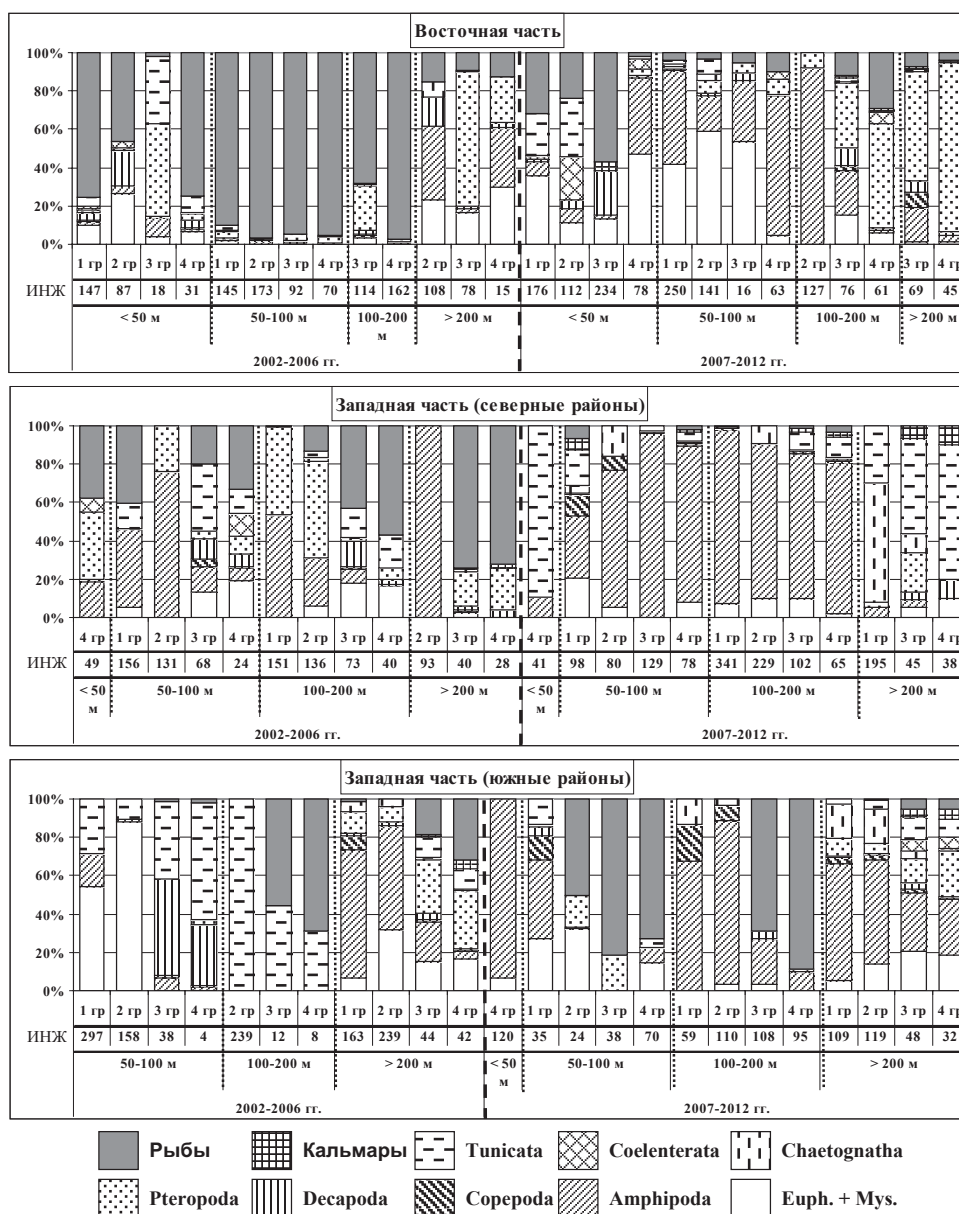


Рис. 7. Питание разноразмерной кеты в батиметрических зонах Берингова моря в теплый (2002–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.) периоды

Fig. 7. Feeding of chum salmon in the Bering Sea in the warm (2002–2006) and cold (2007–2012) periods, by bathymetric ranges

оказывается сильно заниженной, поскольку они очень быстро превращаются в жидкую фракцию и плохо идентифицируемые фрагменты.

При исследовании восточной части Берингова моря было показано изменение качественных и количественных характеристик питания лососей в связи с изменениями в планктонном сообществе (Волков и др., 2007; Волков, 2014). Эти изменения стали особенно заметными, поскольку изменился и сам тип планктонного сообщества — от прибрежно-надшельфового до надшельфово-глубоководного. При смене условий среды не только в восточной части моря, но и в западной изменился и характер питания кеты, что проявилось в пище составом доминирующих групп зоопланктона и нектона и их значимостью у размерных групп кеты в разных батиметрических зонах (рис. 7). Изменения в планктонных сообществах также были не столь радикальными, как в вос-

Таблица 7

Наполнение желудков лососей Берингова моря в летне-осенний период, %

Table 7

Stomachs fullness of salmons in the Bering Sea in summer-autumn, %										
Рыба	> 700	500–700	400–500	300–400	200–300	100–200	50–100	10–50	0–10	Кол-во проб
< 20 см										
Горбуша	1	3	6	9	17	26	13	15	9	454
Кета	2	2	2	8	12	22	20	19	14	384
Нерка	1	0	3	7	19	26	15	19	10	239
Кижуч	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н	Н
Чавыча	0	2	6	12	18	26	9	11	16	85
Ср.	1	2	4	9	16	25	14	16	12	1162
20–30 см										
Горбуша	0	1	3	7	17	23	18	23	6	290
Кета	0	2	2	5	14	24	17	27	9	263
Нерка	1	1	2	2	9	26	21	27	12	374
Кижуч	0	4	4	7	12	17	17	20	20	228
Чавыча	1	1	3	6	13	20	15	21	20	317
Ср.	0	2	3	5	13	22	18	24	14	1472
30–50 см*										
Горбуша	0	0	0	3	4	24	31	38	23	71
Кета	0	0	0	1	3	13	31	40	11	1242
Нерка	0	0	0	0	0	7	18	41	34	1028
Кижуч	0	1	4	7	17	23	13	12	24	142
Чавыча	0	0	2	3	6	14	20	21	34	391
Ср.	0	0	1	3	6	16	23	30	25	2874
> 50 см*										
Горбуша	0	0	1	2	5	24	24	35	9	422
Кета	0	0	1	1	4	16	23	34	22	1503
Нерка	0	0	0	0	1	6	16	44	34	391
Кижуч	0	2	2	6	12	15	15	8	40	52
Чавыча	0	0	0	2	7	15	17	26	33	254
Ср.	0	0	1	2	6	15	19	29	28	2622

Примечания. * Кроме горбуши, для нее — 30–40 и > 40 см. Н — нет данных.

Таблица 8

Количество видов зоопланктона в пище лососей

Table 8

Number of zooplankton species in the diet of salmons							
Кол-во видов	Горбуша		Кета		Нерка		
	Проб	%	Проб	%	Проб	%	
1	56	18,9	52	23,0	44	32,4	
2	98	33,0	67	29,6	47	34,6	
3	78	26,2	57	25,3	29	21,2	
4	33	11,1	36	15,9	14	10,3	
5	22	7,4	12	5,3	2	1,5	
6	8	2,7	2	0,9	0	0	
7	2	0,7	0	0	0	0	
Всего	297	100	226	100	136	100	

точной части, за исключением резких колебаний биомассы и численности гиперииды *T. libellula* (Волков, 2012a; Volkov, 2012a).

Таким образом, в восточной части наибольшие изменения в питании кеты произошли в надшельфовой зоне, где рыб заменили эвфаузииды и гиперииды. Мелководной и глубоководной зон изменения коснулись в меньшей степени. В западной части моря в северных районах из пищи почти полностью исчезли рыбы, в надшельфовых зонах стали доминировать гиперииды, а в мелководной и глубоководной — аппеникулярии.

Таблица 9

Доля массовых видов зоопланктона в пище лососей в разных районах Берингова моря
в теплые и холодные периоды, %

Table 9

Portion of mass zooplankton species in the diet of salmon from certain areas in the Bering Sea
in the warm and cold periods, %

Рыба	Вид	Восточные р-ны				Северные р-ны				Южные р-ны			
		Теплый		Холодный		Теплый		Холодный		Теплый		Холодный	
		Длина рыбы, см											
		< 30	> 30	< 30	> 30	< 30	> 30	< 30	> 30	< 30	> 30	< 30	> 30
Кета	ИНЖ, ‰	39	20	118	100	117	26	186	69	219	19	74	37
	<i>T. pacifica</i>	14	4	20	4	39	6	13	0	26	12	63	5
	<i>T. libellula</i>	0	0	20	10	24	0	51	66	0	0	0	17
	<i>Th. raschii</i>	19	2	32	54	0	4	3	3	27	0	2	5
	<i>Oikopleura</i> sp.	6	6	10	0	4	25	8	23	31	31	3	4
	<i>L. helicina</i>	3	49	1	16	21	10	1	2	3	15	5	7
	<i>S. elegans</i>	5	1	1	0	1	0	17	1	2	0	12	1
	Прочие	53	38	16	16	11	55	7	5	11	42	15	61
Горбуша	ИНЖ, ‰	109	21	162	29	192	52	194	53	176	27	144	26
	<i>T. pacifica</i>	8	2	53	1	43	2	20	0	53	6	46	6
	<i>T. libellula</i>	0	0	11	1	52	0	9	91	0	0	0	6
	<i>Th. longipes</i>	0	1	1	3	0	0	0	5	19	64	2	49
	<i>Th. raschii</i>	6	18	13	59	0	36	5	0	0	1	6	0
	<i>Th. inermis</i>	3	47	7	30	0	0	0	0	0	1	3	0
	<i>N. cristatus</i>	1	0	0	0	0	1	26	1	1	5	2	11
	Zoea + Megalopa	11	10	6	2	0	31	1	0	1	4	0	1
	<i>L. helicina</i>	64	16	3	2	5	26	26	0	19	13	15	22
	Прочие	7	6	6	2	0	4	13	3	7	6	26	5
Нерка	ИНЖ, ‰	42	23	111	57	86	24	112	54	103	27	107	31
	<i>T. pacifica</i>	10	7	35	6	11	6	11	0	36	24	58	33
	<i>T. libellula</i>	0	0	2	11	8	0	19	29	0	0	0	1
	<i>Th. longipes</i>	0	24	13	2	0	0	3	44	9	8	1	7
	<i>Th. raschii</i>	20	10	18	58	36	12	24	8	26	20	2	2
	<i>Th. inermis</i>	7	12	14	6	13	45	0	2	0	2	0	2
	Zoea + Megalopa	35	12	1	4	3	18	0	14	1	22	0	2
	<i>L. helicina</i>	10	34	4	10	25	2	26	3	10	21	4	15
	<i>S. elegans</i>	3	0	7	0	0	0	1	0	4	0	26	0
	Прочие	15	1	6	3	4	17	16	0	14	3	9	38
Кижуч	ИНЖ, ‰	11	6	47	17	Н	5	9	Н	11	1	7	4
	<i>T. libellula</i>	0	4	29	57	Н	0	0	Н	0	0	0	0
	<i>Th. raschii</i>	83	19	5	0	Н	81	100	Н	67	63	29	43
	Larvae Pandalidae	0	0	25	0	Н	0	0	Н	17	0	0	0
	<i>L. helicina</i>	17	77	21	14	Н	19	0	Н	16	37	71	57
	Прочие	0	0	40	29	Н	0	0	Н	0	0	0	0
Чавайча	ИНЖ, ‰	5	2	29	11	Н	2	58	19	21	1	9	1
	<i>Th. longipes</i>	0	0	0	3	Н	0	0	75	4	89	0	56
	<i>Th. raschii</i>	6	7	94	52	Н	2	3	0	0	0	0	0
	Larvae Pandalidae	0	0	0	0	Н	0	94	7	11	0	4	0
	Zoea + Megalopa	66	84	3	0	Н	7	0	0	79	1	44	0
	Прочие	28	9	3	45	Н	91	3	18	6	10	52	44

Обратная картина наблюдалась в южных районах: там доля аппеникулярных стала минимальной, но возросла доля рыб. Биомассы аппеникулярных в планктоне и пище рыб чаще всего не коррелируют, чему есть неоднократные подтверждения: так, летом 1988 г. в прикамчатских и присахалинских водах Охотского моря в желудках взрослого минтая они доминировали, достигая 10–11 % от массы тела, при этом в обловах планктона сетями БСД в слое 0–200 м их доля была незначительной (Волков и др., 1990). Возможно, что скопления *Oikopleura* sp.

приурочены к «слою скачка», к которому также приурочены составляющие основу ее пищи плотные концентрации фитопланктона, зоофлагеллят и инфузорий.

Крупные копеподы *N. cristatus*, *N. plumchrus* + *flemingery*, *E. bungii* в пище кеты в теплый период составляли незначительную долю, в холодный же она несколько увеличивалась, особенно в западных районах. То же можно сказать и о щетинкочелюстных. В планктоне эпипелагиали значение этих групп было большим, чем в питании, т.е. они лососями явно недоиспользовались, а большая доля в пище в холодный период может указывать на существенную перестройку в планктонных сообществах и дефицит отдельных компонентов в некоторых участках моря. В принципе, *Sagitta elegans* сама по себе представляет достаточно питательную пищу, особенно в преднерестовый период, когда ее полость заполнена гонадами, а желудок наполнен копеподами.

Горбуша (рис. 8). Спектры питания горбуши и кеты во многом сходны, однако есть и существенные различия. Так, в пище горбуши значительно реже встречаются желетелые (мелкие медузы, гребневики, аппеникулярии, *C. limacina* из крылоногих моллюсков

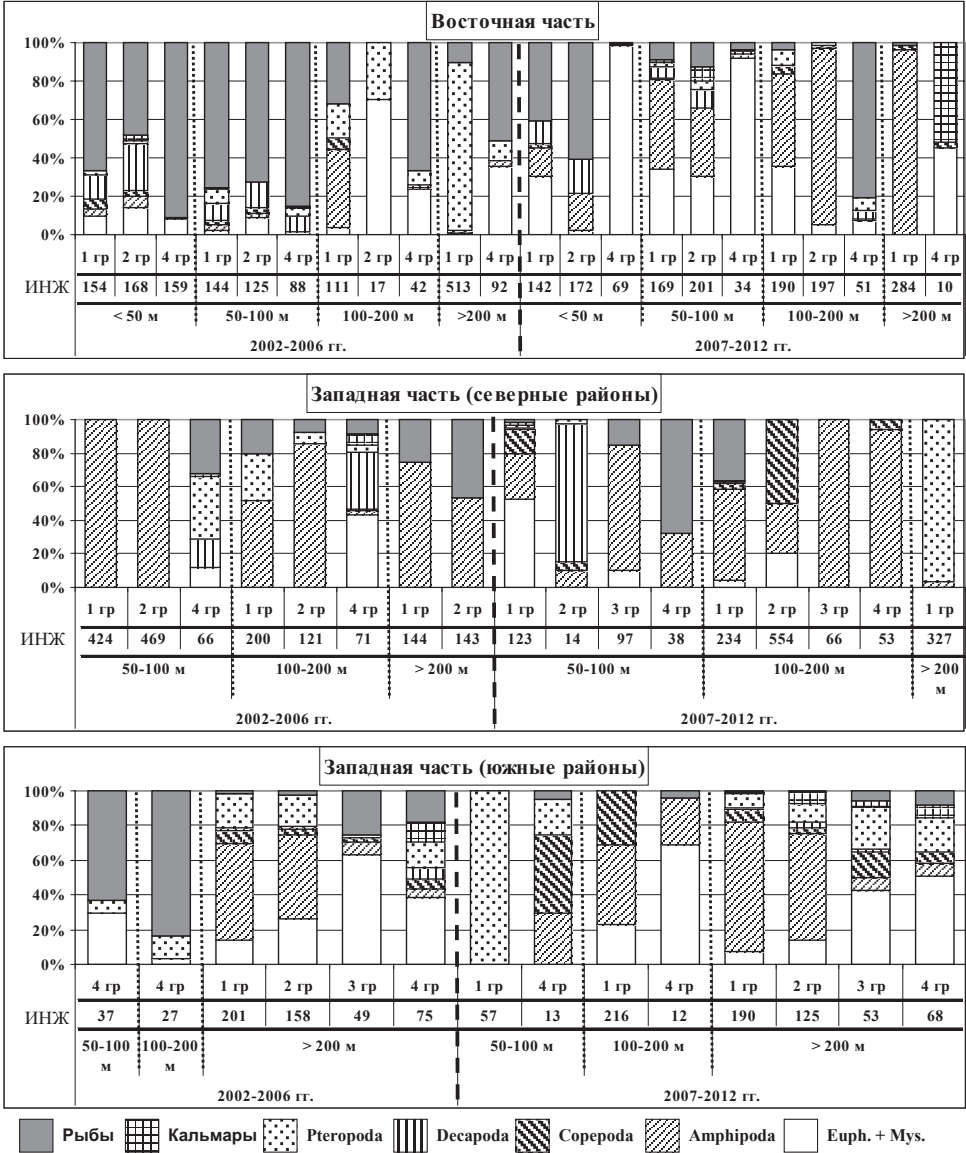


Рис. 8. Питание разноразмерной горбуши в батиметрических зонах Берингова моря в теплый (2002–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.) периоды

Fig. 8. Feeding of pink salmon in the Bering Sea in the warm (2002–2006) and cold (2007–2012) periods, by bathymetric ranges

и сагитты), соответственно ее желудки, предназначенные для более калорийной пищи, не такие вместительные, как у кеты. В восточных районах в теплый период в питании горбуши, как и у кеты, рыбы доминировали в более мелководных батиметрических зонах, с глубиной их доля уменьшалась. Также уменьшалось и значение декапод. В холодный период рыбы и декаподы доминировали в пище горбуши в мелководной зоне до 50 м, что косвенно подтверждает предположение о вытеснении надшельфового сообщества теплого периода в мелководье при наступлении холодного периода. В западной части моря, несмотря на доминирование (или в ряде случаев значительную долю)

Таблица 10

Массовые виды нектона в пище лососей в разных районах Берингова моря
в теплые и холодные периоды, %

Table 10

Mass species of nekton in the diet of salmon from certain areas in the Bering Sea
in the warm and cold periods, %

Вид	Восточные р-ны				Северные р-ны				Южные р-ны			
	Теплый		Холодный		Теплый		Холодный		Теплый		Холодный	
	Длина рыбы, см											
	< 30	> 30	< 30	> 30	< 30	> 30	< 30	> 30	< 30	> 30	< 30	> 30
Кета												
ИНЖ, ‰	102	51	19	7	15	10	3	2	1	6	0	38
<i>Theragra chalcogramma</i>	59	93		65		57		12		35		62
<i>Ammodytes hexapterus</i>	26		80		70	36	15		75			
<i>Mallotus villosus</i>			7		30							21
<i>Pleurogr. monopter.</i>										39		
Larva pisces	9			10		6	38		20	6	70	
Cephalopoda				11			47	74		10	16	
Горбуша												
ИНЖ, ‰	79	59	28	9	16	14	27	8	3	11	4	3
<i>Theragra chalcogramma</i>	15		21		100	74			81	54	9	8
<i>Ammodytes hexapterus</i>			6	10		26				28	91	57
<i>Mallotus villosus</i>	18	30	35	75								
Pleuronectidae	47	66							16			
<i>Pleurogr. monopter.</i>							38			18		26
Larva pisces	17		33					100				
Нерка												
ИНЖ, ‰	89	29	27	4	7	8	5	2	1	7	1	4
<i>Theragra chalcogramma</i>	87	91		53								
<i>Ammodytes hexapterus</i>	7		48	7	95	10	100					
Larva pisces		5	25	11	5	88			42	5		10
Cephalopoda				18				100	58	80	100	85
Кижуч												
ИНЖ, ‰	150	147	189	86	Н	Н	81	Н	101	73	93	97
<i>Theragra chalcogramma</i>	54	65	20	40	Н	Н		Н	42	72		
<i>Ammodytes hexapterus</i>	35	30	6	22	Н	Н		Н		11		
<i>Mallotus villosus</i>			49	19	Н	Н		Н				
Larva pisces					Н	Н		Н	57	17	8	
Cephalopoda			9		Н	Н	100	Н			83	40
Чавыча												
ИНЖ, ‰	181	84	88	67	Н	77	100	75	69	68	151	60
<i>Theragra chalcogramma</i>	25	5	8		Н	9		46	53			
<i>Ammodytes hexapterus</i>	50	18	30		Н		45			26		
<i>Mallotus villosus</i>	12	14	52	47	Н	14					41	22
<i>Clupea pallasii</i>		41			Н	37		36				11
Larva pisces					Н		55		34			
Cephalopoda		13			Н	12				32	12	19

Примечание. Удалены значения менее 5 %.

рыб, главными компонентами пищи оставались гиперииды, эвфаузииды и крылоногие моллюски *L. helicina*. Неоднократно отмечалось, что в отличие от кеты и нерки в пище горбуши наиболее часто находились крупные гиперииды *Hyperia galba*, *H. medusarum* и *Hyperoche medusarum*, обитающие на крупных медузах родов *Chrysaora* и *Syanea* под защитой их стрекающих щупалец и питающиеся ими же. Кальмары в пище горбуши встречались преимущественно в зонах с глубинами более 200 м. Щетинкочелюстные в пище горбуши встречались в еще меньшем количестве, чем у кеты.

Нерка (рис. 9). По размеру желудка и набору доминирующих компонентов пищи нерка имеет большее сходство с горбушей, чем с кетой, поскольку желетелые также не входят в состав животных, предпочитаемых ею. По сравнению с горбушей в питании нерки большую долю занимают эвфаузииды и декаподы (личинки и молодь креветок, крабов и раков-отшельников).

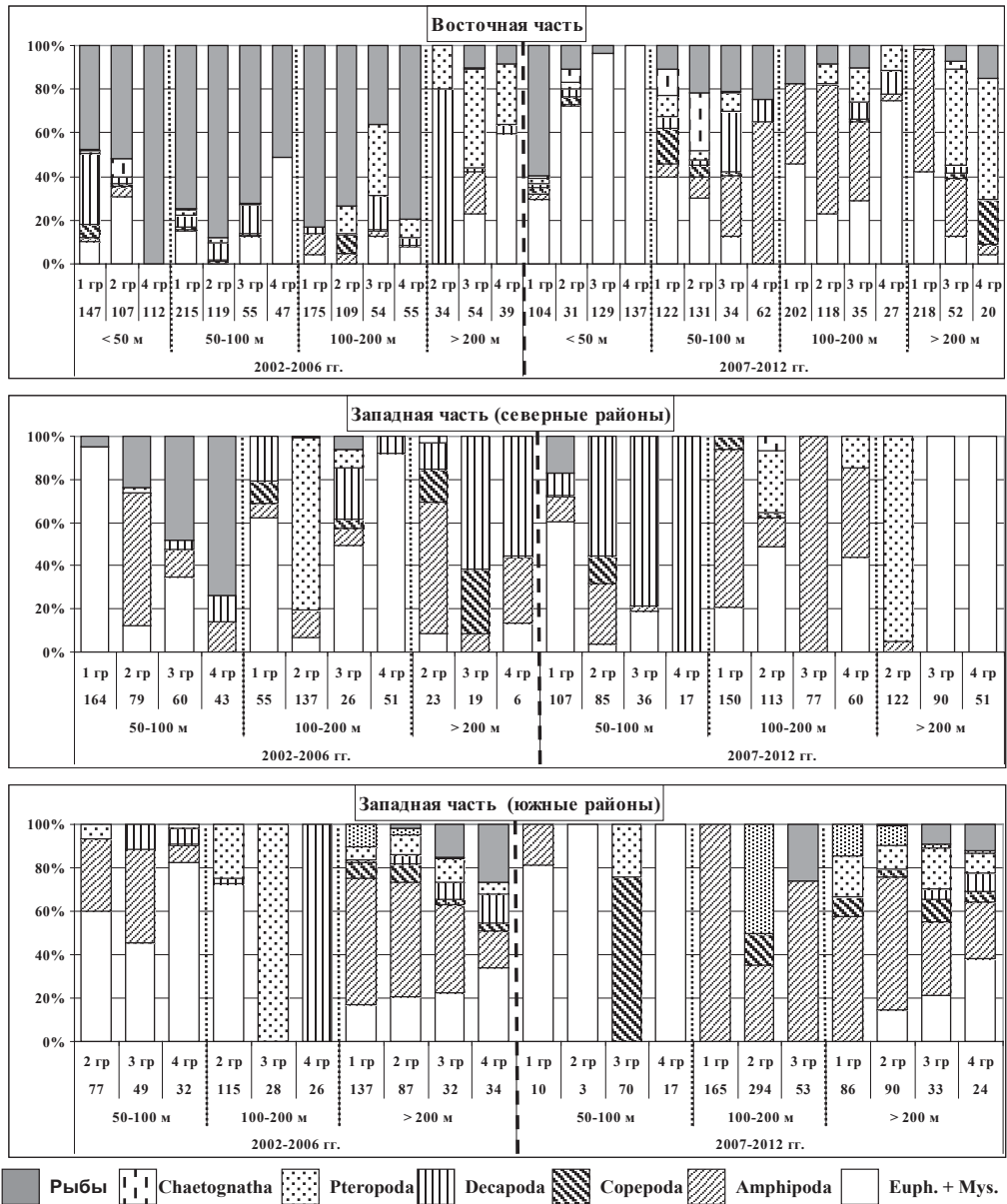


Рис. 9. Питание разноразмерной нерки в батиметрических зонах Берингова моря в теплый (2002–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.) периоды

Fig. 9. Feeding of sockeye salmon in the Bering Sea in the warm (2002–2006) and cold (2007–2012) periods, by bathymetric ranges

Трудно сказать однозначно, питаются ли эти три вида лососей рыбой при нехватке планктона или планктоном при нехватке рыбы, но, скорее всего, для них это равноценные составляющие.

Несмотря на определенное сходство в составе планктонной части пищи у нерки, горбуши и кеты (если не считать предпочтения по отношению к желетелым), на рис. 10–12 нетрудно заметить и различия на количественном уровне. Возможно, что это видоспецифические предпочтения, а возможно, сказываются и различия в обитании по глубине: по отношению к поверхности самый узкий горизонт у нерки, затем идет горбуша, а самый широкий диапазон у кеты (см. табл. 3). Известно, что многие планктонные ракообразные (эвфаузииды, мизиды, личинки декапод, а также и копеподы) образуют одновидовые стайки, особенно плотные в дневное время, а не аморфные скопления из разных видов. В зависимости от их приуроченности к разным горизонтам даже в пределах верхней эпипелагиали они, соответственно, могут быть в разной степени доступны для разных видов лососей.

Кижуч и чавыча (рис. 10 и 11). Объем материалов по питанию чавычи и особенно кижуча был намного меньше, чем у вышерассмотренных видов, а в северных районах кижуч вообще практически отсутствовал (см. табл. 1). В отличие от кеты, горбуши и нерки, основу пищи которых составляют планктон и мелкий нектон (личинки и мальки рыб, мелкие особи и молодь кальмаров, личинки декапод), эти два вида являются преимущественно нектонофагами, в пище которых преобладают сеголетки рыб, молодь кальмаров, молодь и взрослые креветки. Уже на стадии сеголеток и молоди 15–25 см

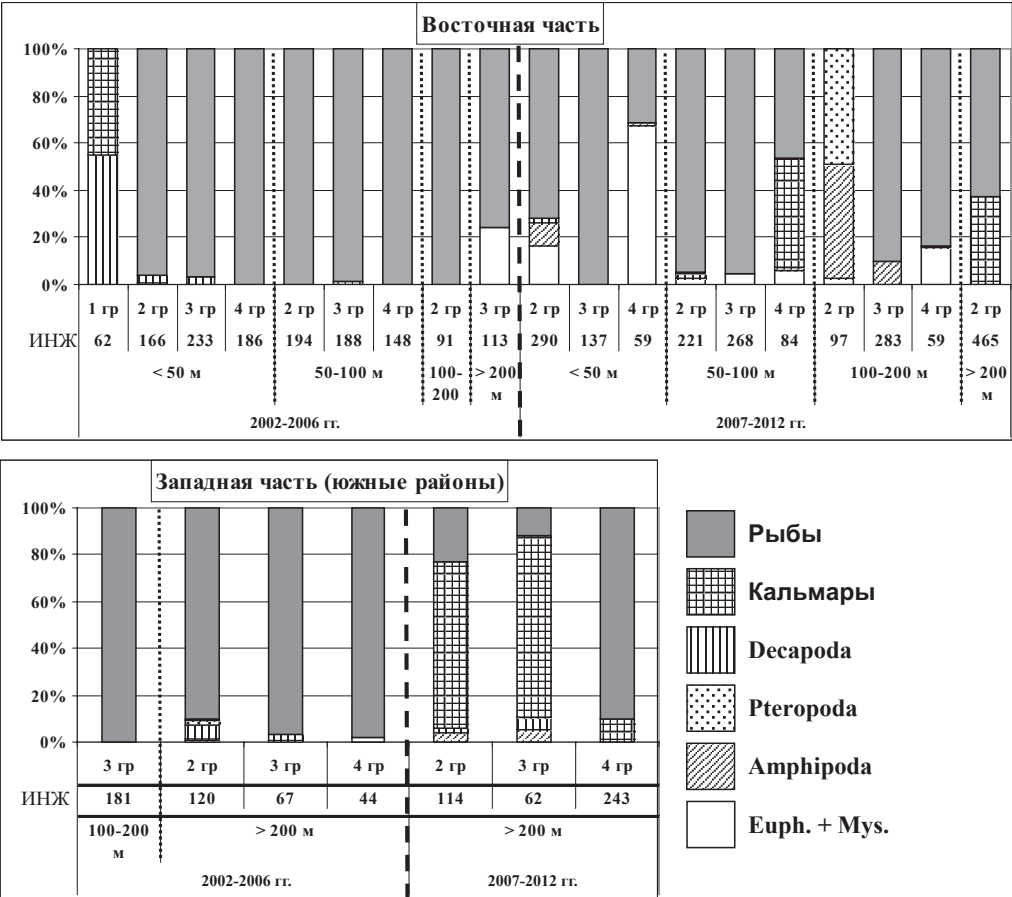


Рис. 10. Питание разноразмерного кижуча в батиметрических зонах Берингова моря в теплый (2002–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.) периоды

Fig. 10. Feeding of coho salmon in the Bering Sea in the warm (2002–2006) and cold (2007–2012) periods, by bathymetric ranges

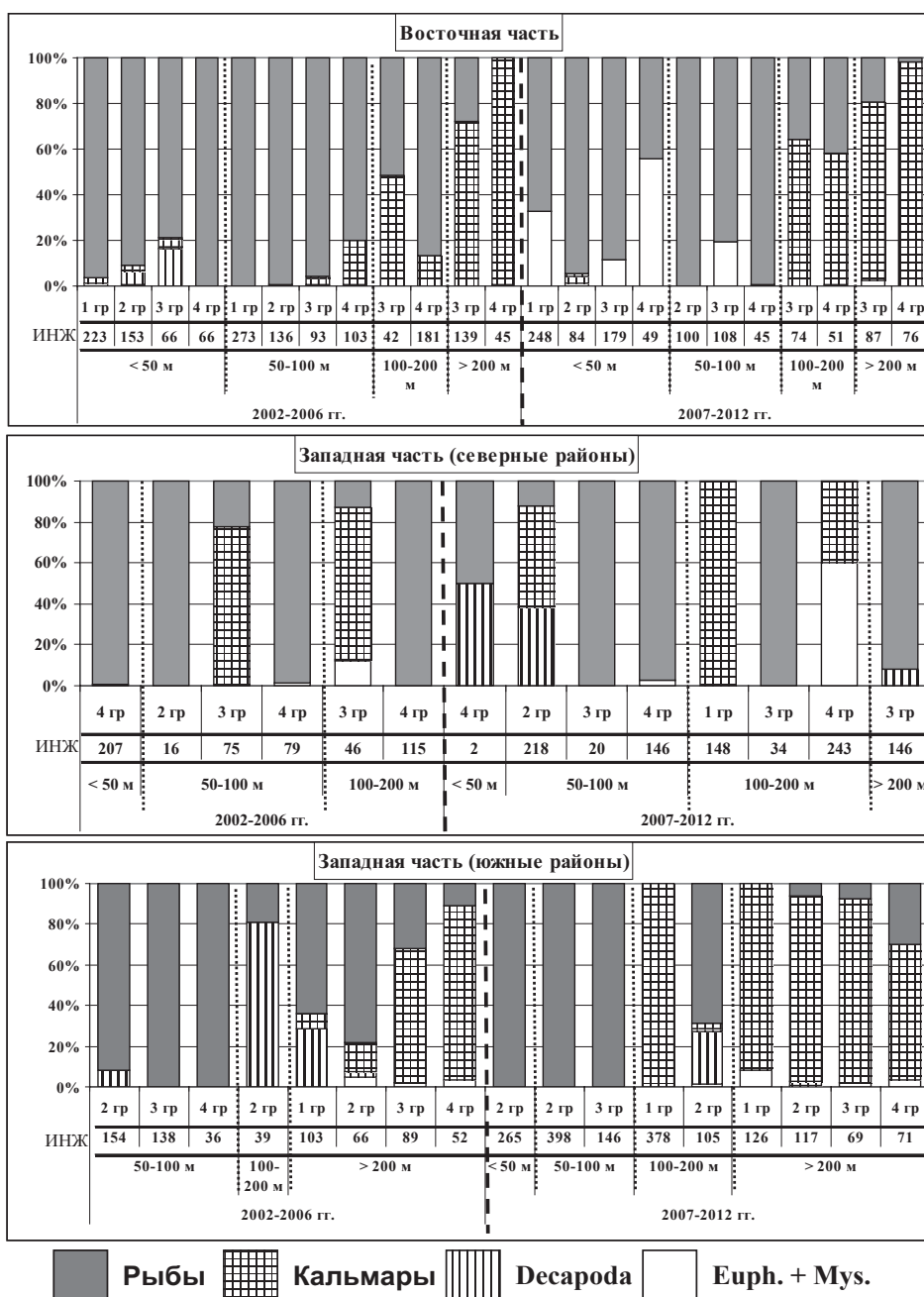


Рис. 11. Питание разноразмерной чавычи в батиметрических зонах Берингова моря в теплый (2002–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.) периоды

Fig. 11. Feeding of chinook salmon in the Bering Sea in the warm (2002–2006) and cold (2007–2012) periods, by bathymetric ranges

планктон в их пище составляет небольшую часть, хотя в некоторых случаях и более крупные рыбы могут питаться наиболее крупными представителями зоопланктона: так, в Охотском море желудок метровой чавычи был наполнен эвфаузидами *Th. longipes* длиной 25–35 мм (Волков и др., 1997).

В восточных районах Берингова моря в пище чавычи в теплый период планктон практически отсутствовал, а в холодный — в шельфовой зоне до глубины 100 м заметную долю стали составлять эвфаузидами. В более глубоководной части в пище чавычи доминировали кальмары. То же наблюдалось и в южных районах западной части моря.

Суточная ритмика питания. Суточные пищевые рационы (СПР). СПР рассчитывают в процентах от массы тела, ориентируясь на различные методики (Чучукало, 2006), но в основе лежат данные по суточной ритмике питания. У всех тихоокеанских лососей в морской период жизни она имеет сходный характер независимо от видовой принадлежности и размеров (Волков, Косенок, 2005, 2006). Эти общие закономерности основаны на осреднении больших массивов данных, отдельные составляющие которых могут не укладываться в общую концепцию, отклоняясь в ту или другую сторону. Тем не менее общая динамика суточного хода питания вырисовывается достаточно определенно — либо по степени наполнения желудков, т.е. величинам ИНЖ, либо по параметру «пустые–полные» (рис. 12). Ход трендовых линий показывает время начала наиболее активного питания и максимального наполнения желудков, его окончания и длительность периода переваривания. При этом отчетливо подтверждается преобладание дневного питания, с наступлением сумерек питание может продолжаться, но доминирует процесс переваривания и экстракции непереваренных остатков пищи.

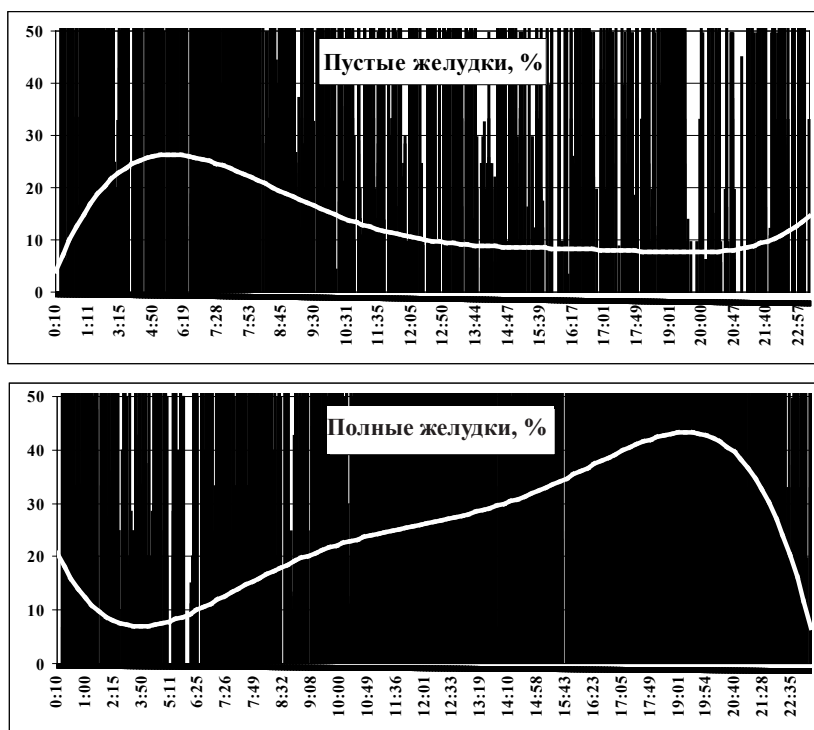


Рис. 12. Суточная динамика «пустых» и «полных» желудков лососей (8006 проб) в западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2013 гг. без размерной и видовой дифференциации (линия тренда «полиномиальная-5»)

Fig. 12. Daily dynamics of empty and full stomachs of salmon (8006 samples) in the western Bering Sea in summer-autumn of 2002–2013. Approximation by 5-d polynomial is shown

Поскольку суточная ритмика питания лососей вполне отчетливо характеризуется одновершинной кривой, на практике СПР для них принято рассчитывать как удвоенную среднemaxимальную величину ИНЖ, поделенную на 100, т.е. выражать в процентах от массы тела. Этот прием можно считать достаточно удовлетворительным для планктонной фракции пищи или мелкого нектона, относящегося к макропланктону или микронектону (личинки и мальки рыб и кальмаров), которая к утру оказывается переваренной полностью. Другое дело, когда с увеличением размера рыб нектонную часть пищи составляют все более и более крупные особи рыб, кальмаров и декапод, и чем они крупнее, тем больше времени требуется для их полного переваривания. Известно, что по мере роста рыб величина СПР постоянно уменьшается (в процентах к массе тела, но не по массе съеденной пищи), это хорошо видно на примере планктонной части пищи

кеты, горбуши и нерки (табл. 11, 12). Однако при расчетах нектонной части СПР следует учитывать, что у наиболее старшей, а значит и крупной, части рыб в пище преобладают, соответственно, более крупные рыбы и кальмары, время полного переваривания которых уже не укладывается в одни сутки — его требуется больше в 2–3 раза. Полученные без учета этого значения СПР нередко могут оказаться более высокими, чем у предыдущих размерных классов, т.е. явно завышенными. И хотя доля самых крупных рыб по численности и биомассе относительно невелика (табл. 11), при выполнении тотальных расчетов уточнением количества потребленного нектона не стоит пренебрегать. Поэто-

Таблица 11
Среднемноголетние количественные показатели лососей в западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2013 гг., рассчитанные по материалам трофологической базы лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра

Table 11
Mean quantitative parameters for salmons in the western Bering Sea in summer-autumn of 2002–2013 (TINRO data)

Рыба	Размерный ряд, см	Длина, см	Масса, г	Доля по численности, %	Доля по массе, %	ИНЖ, ‰	Нектон, ‰	Планктон, ‰	Кол-во желудков, шт.
Горбуша	10–15	14	26	2,7	0,15	182	69	113	256
	15–20	18	59	32,9	4,0	175	46	129	3068
	20–30	22	109	28,0	6,30	143	19	124	2621
	30–40	38	687	5,5	7,80	71	6	64	515
	40–50	45	1216	28,2	71,0	87	22	66	2641
	50–60	52	1900	2,7	10,70	81	28	53	250
Кета	10–15	14	40	1,3	0,04	190	90	101	286
	15–20	18	66	11,0	0,60	141	43	97	2354
	20–30	22	116	7,2	0,70	126	20	105	1537
	30–40	37	620	23,7	11,80	63	12	51	5068
	40–50	46	1155	25,8	24,0	67	15	53	5514
	50–60	55	2068	22,5	37,60	69	19	51	4809
	60–70	64	3438	7,7	21,20	61	13	48	1638
	> 70	73	5587	0,9	4,10	41	21	20	195
Нерка	10–15	13	28	1,8	0,07	205	91	114	200
	15–20	18	64	12,6	1,20	140	67	73	1364
	20–30	24	160	18,5	4,30	103	33	70	2006
	30–40	36	562	33,0	26,50	39	8	31	3560
	40–50	45	1136	23,9	39,0	34	8	27	2587
	50–60	53	1908	9,8	27,0	35	10	24	1065
	60–70	63	3537	0,4	2,0	40	5	34	43
Кижуч	20–30	27	272	63,8	34,60	134	120	14	932
	30–40	32	456	30,7	27,90	131	124	7	449
	40–50	48	1630	0,3	0,90	168	141	28	4
	50–60	55	2330	1,1	5,10	135	120	16	16
	60–70	64	3790	4,0	30,0	80	79	1	58
	> 70	72	5485	0,1	1,50	228	228	0	2
Чавыча	10–15	15	101	0,2	0,02	293	273	21	5
	15–20	19	82	11,6	1,20	172	154	18	343
	20–30	24	173	43,0	9,10	121	112	9	1270
	30–40	36	603	17,2	12,70	81	74	7	507
	40–50	44	1171	15,1	21,70	70	67	3	446
	50–60	55	2204	6,6	17,90	61	56	4	195
	60–70	64	3592	3,8	16,70	59	53	6	112
	> 70	78	6482	2,6	20,70	81	74	7	77

му предлагается при расчетах СПР для нектонной части пищи лососей в Беринговом море в летне-осенний период применять понижающие коэффициенты, приведенные в табл. 12, с помощью которых и было рассчитано потребление нектона в табл. 12 и 13.

Таблица 12
Основные трофологические показатели лососей в западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2013 гг.: суточные и месячные пищевые рационы и потребление пищи разноразмерными лососями на 1000 т каждого вида (по материалам трофологической базы лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра)

Table 12
Key trophic parameters for salmon in the western Bering Sea in summer-autumn of 2002–2013: daily and monthly food rations and consumption per 1000 t of grazed, by salmon species (TINRO data)

Рыба	Размерный ряд, см	СПР (планктон), %	СПР (нектон), %	Коэф. СПР нектона	Общий СПР, %	На 1000 т каждого вида	За 1 сутки, т			За 1 месяц, т		
							Планктон	Нектон	Всего	Планктон	Нектон	Всего
Горбуша	10–15	4,3	2,7	2,0	7,0	1,5	0,1	0	0,1	1,9	1,2	3,1
	15–20	4,5	1,5	2,0	6,1	39,8	1,8	0,6	2,4	54,1	18,2	72,3
	20–30	4,4	0,7	2,0	5,1	63,3	2,8	0,4	3,2	83,4	12,8	96,2
	30–40	3,3	0,1	2,0	3,3	78,3	2,5	0,1	2,6	76,4	1,8	78,2
	40–50	2,6	0,6	1,5	3,2	710,5	18,3	4,6	22,9	548,7	138,0	686,7
	50–60	2,4	0,7	1,0	3,1	106,8	2,5	0,7	3,3	76,2	22,0	98,1
Кета	10–15	5,5	3,5	2,0	9,0	0,4	0	0	0	0,7	0,4	1,2
	15–20	4,3	1,9	2,0	6,2	5,9	0,3	0,1	0,4	7,5	3,4	10,9
	20–30	3,9	0,8	2,0	4,7	6,7	0,3	0,1	0,3	7,9	1,6	9,5
	30–40	2,4	1,0	2,0	3,4	118,4	2,9	1,2	4,0	85,9	35,5	121,4
	40–50	2,3	0,7	1,5	3,0	240,2	5,5	1,7	7,2	165,7	51,4	217,1
	50–60	1,7	0,5	1,0	2,2	375,0	6,4	2,0	8,4	190,9	60,1	250,9
	60–70	1,5	0,3	0,8	1,8	212,4	3,1	0,6	3,7	93,1	18,9	112,0
	> 70	1,1	0,6	0,5	1,7	41,1	0,5	0,3	0,7	13,6	7,5	21,1
Нерка	10–15	3,7	3,4	2,0	7,1	0,7	0	0	0,1	0,8	0,8	1,6
	15–20	2,9	2,5	2,0	5,4	11,6	0,3	0,3	0,6	9,9	8,7	18,7
	20–30	2,9	1,6	2,0	4,5	42,6	1,3	0,7	1,9	37,6	20,2	57,8
	30–40	2,6	1,0	2,0	3,5	265,3	6,8	2,6	9,4	203,6	78,5	282,1
	40–50	2,0	0,5	1,5	2,5	390,0	7,6	2,0	9,6	228,8	59,0	287,8
	50–60	2,1	0,7	1,0	2,8	269,6	5,5	1,9	7,4	165,9	57,1	223,0
	60–70	1,8	0,3	0,8	2,1	20,2	0,4	0,1	0,4	10,6	1,9	12,5
Кижуч	20–30	0,5	5,3	2,0	5,8	346,4	1,6	18,4	20,0	47,2	551,4	598,6
	30–40	0,2	4,4	2,0	4,7	279,2	0,6	12,4	13,0	17,9	371,8	389,7
	40–50	0,3	3,2	1,5	3,4	8,9	0	0,3	0,3	0,7	8,4	9,2
	50–60	0,5	2,1	1,0	2,6	50,8	0,2	1,1	1,3	7,2	32,4	39,6
	60–70	0	1,9	0,8	1,9	299,7	0	5,8	5,8	0	172,7	172,7
	> 70	0	1,1	0,5	1,1	15,0	0	0,2	0,2	0	5,1	5,1
Чавыча	10–15	0,4	5,5	2,0	5,9	0,2	0	0	0	0	0,3	0,4
	15–20	0,6	5,4	2,0	6,0	11,6	0,1	0,6	0,7	2,2	18,9	21,1
	20–30	0,3	4,9	2,0	5,1	91,1	0,2	4,4	4,7	7,4	132,7	140,2
	30–40	0,3	4,2	2,0	4,5	127,1	0,4	5,4	5,7	10,9	161,1	171,9
	40–50	0,0	3,1	1,5	3,1	216,9	0,1	6,7	6,8	1,8	201,8	203,6
	50–60	0,2	1,7	1,0	1,9	178,5	0,4	3,0	3,4	12,9	90,1	103,0
	60–70	0,3	1,2	0,8	1,5	167,2	0,5	2,0	2,5	14,2	61,2	75,3
	> 70	0,2	0,9	0,5	1,1	207,4	0,4	2,0	2,3	10,9	58,7	69,6

Таблица 13

Количество пищи (т), которое за 1 месяц съедают 10 000 т лососей в каждой из групп районов летом-осенью в теплый (Т) и холодный (Х) периоды (по материалам трофологической базы лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра)

Table 13

Consumption (t) by 10,000 t of salmons per a month in summer-fall season of the warm (Т) and cold (Х) periods, by taxonomic groups of prey (TINRO data)

Рыба	Период	Доля лососей, %	Планк. + нект.	Нектон	Планктон	Euphausiacea	Amphipoda	Copepoda	Decapoda	Pteropoda	Chaetognatha	Coelenterata	Tunicata	Polyhaeta
<i>Восточные районы</i>														
Горбуша	Т	3,8	481	339	142	47	15	10	47	18	2	2	2	0
	Х	3,7	502	80	422	234	122	6	34	12	5	0	9	0
Кета	Т	69,6	4806	4085	721	202	45	4	81	281	4	12	91	0
	Х	62,7	4315	970	3344	937	859	13	119	1182	4	116	116	0
Нерка	Т	9,1	1022	659	363	160	21	12	80	86	3	1	1	0
	Х	10,7	1148	218	930	377	194	28	155	110	62	2	2	0
Кижуч	Т	8,9	976	935	41	1	3	0	36	0	0	1	0	0
	Х	5,1	544	456	88	60	16	0	6	5	0	0	0	1
Чавыча	Т	8,6	700	666	34	4	4	0	26	0	0	0	0	0
	Х	17,8	928	818	110	76	28	1	5	0	0	0	0	0
Все лососи	Т	100	7985	6684	1301	414	88	26	270	385	9	16	94	0
	Х	100	7437	2542	4894	1684	1219	48	319	1309	71	118	127	1
<i>Северные районы</i>														
Горбуша	Т	3,9	379	100	279	133	18	3	58	64	0	0	3	0
	Х	5,3	535	106	429	9	397	8	0	6	1	0	7	0
Кета	Т	84,7	5743	1949	3794	831	434	39	343	708	4	248	1164	22
	Х	89,0	5987	274	5713	390	4565	65	37	30	12	33	575	6
Нерка	Т	5,5	514	93	421	196	81	21	89	25	0	0	9	0
	Х	1,5	138	9	128	57	43	2	15	11	0	0	0	0
Кижуч	Т	0,2	12	0	12	0	7	0	5	0	0	0	0	0
	Х	0,2	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Чавыча	Т	5,7	404	365	39	29	0	0	10	0	0	0	0	0
	Х	4,0	199	169	30	13	12	0	5	0	0	0	0	0
Все лососи	Т	100	7052	2507	4545	1189	540	63	505	797	4	248	1176	22
	Х	100	6863	561	6300	469	5017	75	57	47	13	33	582	6
<i>Южные районы</i>														
Горбуша	Т	10,7	1117	308	810	420	151	36	21	180	2	0	0	0
	Х	18,1	1824	246	1578	792	245	148	7	345	37	0	2	2
Кета	Т	54,7	4354	1114	3241	795	735	47	132	996	35	63	429	7
	Х	59,9	4471	739	3732	771	1146	43	111	694	123	265	554	26
Нерка	Т	26,9	2327	507	1820	614	676	82	155	269	5	4	11	4
	Х	18,7	1621	355	1266	352	455	106	106	178	28	17	18	6
Кижуч	Т	1,2	180	165	16	2	1	0	10	3	0	0	0	0
	Х	0,6	96	89	8	0	4	0	3	0	0	0	0	0
Чавыча	Т	6,5	551	508	43	35	1	1	6	0	0	0	0	0
	Х	2,7	282	271	11	5	2	2	3	0	0	0	0	0
Все лососи	Т	100	8529	2602	5930	1866	1564	166	324	1448	42	67	440	11
	Х	100	8294	1700	6595	1920	1852	299	230	1217	188	282	574	34

Данные по трофологии лососей, которые приведены в табл. 11–13, предлагаются как ориентировочные при определении размеров нагрузок на кормовую базу и обеспеченности пищей в пределах региональных ландшафтов.

Имея конкретные данные по составу пищи и кормовой базы лососей в эпипелагиали (0–50 и 50–200 м), будет нетрудно определить распределение нагрузки на группы

и виды зоопланктона (см. табл. 2–12). Данные по запасам, биомассам и потреблению лососями групп и видов нектона, входящего в состав пищи лососей, рекомендуется брать из публикаций, содержащих необходимые материалы (Нектон..., 2006; Найденко, 2007; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Макрофауна..., 2012).

Заключение

Изменения, произошедшие в структуре планктонного сообщества Берингова моря в разные периоды («теплый» или «холодный»), наиболее наглядно проявились в мелко-водной зоне восточной части (Бристольский залив): заселявшее его воды в 2000–2006 гг. прибрежно-шельфовое сообщество сменилось шельфово-океаническим. Основная причина таких радикальных перестроек заключается, скорее всего, не только в простом прогреве или охлаждении вод, но и в изменении системы циркуляции, одним из элементов которой может быть предложенный автором.

Горизонтом *преимущественного* обитания и питания лососей является верхняя эпипелагиаль, т.е. поверхностная водная масса, ограниченная снизу слоем скачка, поэтому при оценке состояния кормовой базы лососей помимо общих количественных показателей планктона ландшафтных и батиметрических зон западной части Берингова моря были приведены материалы по верхней и нижней эпипелагиали (0–50 и 50–200 м). При этом в Беринговом море в летне-осенний период биомасса массовых групп и видов КФ в верхней эпипелагиали заметно выше, чем в нижней, как в ночное, так и в дневное время. Последнее особенно важно, так как у лососей основное потребление пищи происходит в светлое время суток.

На основе трофологической базы ТИНРО-центра по разделу «Лососи Берингова моря» (8 тыс. проб и 45 тыс. желудков) выделены доминирующие в пище лососей виды зоопланктона и нектона, на которые следует обращать главное внимание при оценке состояния их кормовой базы.

Изменения в структуре планктонного сообщества в связи с наступлением очередного теплого периода не отразились отрицательно на общем состоянии кормовой базы лососей, однако в течение переходного 2014 и теплого 2015 г. состав их пищи изменялся неоднократно и довольно значительно. При этом доминировали различные виды и группы, но все они были из списка предпочитаемых. Состав пищи и индексы наполнения желудков кеты, горбуши и нерки в общих чертах соответствовали установленным ранее видоспецифическим и региональным особенностям, за исключением деталей, часто отличающихся от среднеголетних, что естественно, если помнить о размерах межгодовых флюктуаций отдельных групп и видов зоопланктона. Индексы наполнения желудков трех видов лососей с учетом возрастных групп (горбуша–кета–нерка) в разных районах были близкими по значению и соответствовали обычным, что свидетельствует об отсутствии дефицита пищи.

В серии представленных графиков показаны особенности состава пищи разноразмерных лососей в ландшафтных и батиметрических зонах Берингова моря в теплый и холодный периоды 2000–2012 гг. Эти графики отражают трофологическую пластичность лососей в соответствии с количественной и качественной структурой планктонных сообществ.

При расчетах СПР, касающихся нектонной части пищи, следует учитывать, что наиболее старшие, а значит и самые крупные лососи могут питаться соответственно более крупными рыбами и кальмарами, время полного переваривания которых значительно увеличивается и может составлять 2–3 сут. Полученные без учета этого фактора значения СПР оказываются более высокими, чем у предыдущих размерных классов, т.е. явно завышенными. Чтобы в какой-то мере компенсировать это, предлагается рассчитывать СПР для нектонной части пищи лососей в Беринговом море в летне-осенний период, применяя понижающие коэффициенты из табл. 12. Приведенные в табл. 10–12 значения пищевых потребностей, рассчитанные для единиц запаса всех лососей в летне-осенний период, предлагаются как ориентировочные при определении размеров нагрузок на кормовую базу и обеспеченности пищей на заданных временных отрезках и региональных ландшафтах.

Во всех районах в холодный период потребление тихоокеанскими лососями планктона значительно возросло по сравнению с теплым, а nekтона соответственно снизилось, хотя общее количество потребляемой пищи изменилось не столь существенно.

Автор искренне благодарен всем участникам экспедиций, трудами которых стало возможным создать базы данных по планктону и питанию лососей Берингова моря, положенные в основу многих публикаций.

Список литературы

- Беклемишев К.В.** Экология и биогеография пелагиали : моногр. — М. : Наука, 1969. — 291 с.
- Волков А.Ф.** Зависимость питания тихоокеанских лососей от состояния их кормовой базы (по результатам работ экспедиции BASIS в 2003–2012 гг.) // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 58–67.
- Волков А.Ф.** Массовое появление *Themisto libellula* в северной части Берингова моря: «вторжение» или «высышка»? // Изв. ТИНРО. — 2012а. — Т. 168. — С. 142–151.
- Волков А.Ф.** Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «NPAFC» (экспедиция BASIS). Часть 1. Восточные районы // Изв. ТИНРО. — 2012б. — Т. 169. — С. 45–66.
- Волков А.Ф.** Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «NPAFC» (экспедиция BASIS). Часть 2. Западные районы // Изв. ТИНРО. — 2012в. — Т. 170. — С. 151–171.
- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф.** Состояние кормовой базы тихоокеанских лососей в Беринговом море в 2003–2012 гг. (по результатам работ международной экспедиции BASIS-1 и 2) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 250–271.
- Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я.** Стратегии питания минтая // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 123–132.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А.** Результаты исследований питания тихоокеанских лососей в 2002(2003)–2006 гг. по программе «BASIS» // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 365–402.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Чучукало В.И.** Региональные особенности питания азиатских лососей в летний период // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 324–341.
- Волков А.Ф., Косенок Н.С.** Единообразие суточной ритмики питания у лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 2(22). — С. 200–210.
- Волков А.Ф., Косенок Н.С.** Суточная ритмика питания горбуши, кеты и кижуча в северо-западной части Тихого океана (3-суточная станция, 21.07–24.07.2006 г., 48°28' с.ш., 159°01' в.д.) // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 151–154.
- Волков А.Ф., Кузнецова Н.А.** Межгодовая динамика четырех видов копепоид крупной фракции и их роль в питании nekтона в восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 209–222.
- Волков А.Ф., Farley E.V., Murphy J.M.** Возможна ли стабилизация в планктонном сообществе восточной части Берингова моря? // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 159–166.
- Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009** / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 479 с.
- Найденко С.В.** Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 214–239.
- Нектон западной части Берингова моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 416 с.
- Хен Г.В., Басюк Е.О., Зуенко Ю.И. и др.** Особенности гидрологических условий в дальневосточных морях в 2008–2009 гг. // Вопр. промысл. океанол. — 2009. — Вып. 6, № 2. — С. 22–47.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- Walker R.V., Sviridov V.V., Urava Sh., Azumaya T.** Spatio-temporal in vertical distribution of Pacific salmon in the ocean // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 193–201.

Поступила в редакцию 27.09.16 г.