

УДК 597.552.511(265.51)

Н.А. Кузнецова*

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

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ В 2003–2012 ГГ.

Исследования по программе «BASIS» в восточной части Берингова моря охватили два периода: теплый (2003–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.). В теплые годы средняя биомасса крупной фракции составляла 287,9 мг/м³, доминировал зоопланктон мелкой и средней фракций (258,2 и 109,2 мг/м³). В холодные годы увеличилась биомасса крупной фракции (до 1094,8 мг/м³). В теплый период сеголетки минтая и других рыб составляли основу питания горбуши (70–68 % массы пищи), кеты (64–84 %) и нерки (45–87 %). В холодный период в рационах лососей доминировал зоопланктон (у горбуши 86–92 %, у кеты 88–92 % и у нерки 74–81 % массы пищи). В основном в пище лососей преобладали эвфаузииды и гиперииды. В теплые годы на уровне 70–90 %-ного сходства в один кластер объединялись горбуша, кета, нерка и кижуч за счет преобладания в пище сеголеток минтая. Другой кластер включал молодь и крупных особей чавычи, которые присоединялись к первому кластеру на уровне 40–70 %-ного сходства. В холодные годы по степени пищевого сходства на уровне 70–80 % выделяются два кластера: в первом объединены все планктоноядные лососи и сеголетки чавычи (10–20 см), в другом — хищные лососи (кижуч и чавыча). Преобладание нектонной или планктонной пищи не влияет на ритмику интенсивности питания. Молодь лососей питалась преимущественно днем, максимальные ИНЖ были отмечены вечером или в начале ночи. Пищевой рацион составил в теплые и холодные годы у нерки 10–20 и 20–30 см соответственно 12,1 и 8,6, 9,4 и 7,3 %, у кеты 10–20 и 20–30 см — 8,3 и 8,6, 13,8 и 10,0 % и у горбуши 10–25 см — 8,8 и 10,3 % от массы тела. Интенсивность питания (средние ИНЖ 100–230 ‰) и пищевые рационы были на высоком уровне как в теплые, так и в холодные годы. Высокий уровень кормовой базы в теплый период поддерживался за счет личинок и сеголеток минтая и других рыб, питающихся мелким зоопланктоном, а в холодный — преимущественно за счет групп и видов крупной фракции. Выборочность по отношению к таким кормовым объектам, как эвфаузииды, гиперииды и крылоногие моллюски, может служить показателем достаточного количества корма в этот период.

Ключевые слова: Берингово море, восточная часть, теплый и холодный периоды, зоопланктон, биомасса, лососи, состав, сходство пищи, интенсивность питания, пищевой рацион.

Kuznetsova N.A. Feeding habits of pacific salmon in the eastern Bering Sea in 2003–2012 // *Izv. TINRO*. — 2015. — Vol. 181. — P. 116–128.

Change in prey for pacific salmon in the eastern Bering Sea is considered between the periods of relatively warm (2003–2006) and relatively cold (2007–2012) conditions on the base of data obtained in the frames of BASIS research program. In the warm period, mean biomass of the large-sized, medium-sized and small-sized fractions of zooplankton was 287.9, 258.2, and 109.2 mg/m³, respectively. In these conditions, fish prey was the basis of diet for pink salmon (70–68 % of ration), chum salmon (64–84 %) and sockeye salmon (45–87 %).

* Кузнецова Наталья Алексеевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: kuznetsova@tinro.ru.

Kuznetsova Natalia A., Ph.D., senior researcher, e-mail: kuznetsova@tinro.ru.

Pink, chum, sockeye, and coho salmon had similar diet with the dominance of juvenile walleye pollock (similarity 70–90 %), in contrast to the diet of chinook salmon (40–70 % similarity with others). In the cold period, the large-sized zooplankton was much more abundant (1094.8 mg/m³ on average) mostly due to higher abundance of Copepoda and Chaetognatha; euphausiids, hyperiids, and pteropods were more abundant, as well. In these conditions, zooplankton, mainly euphausiids *Thysanoessa raschii* and hyperiids *Themisto libellula* and *T. pacifica*, dominated in the diet of plankton-eating salmon: 86–92 % of the ration for pink salmon, 88–92 % for chum salmon, and 74–81 % for sockeye salmon; all these species and chinook juveniles had similar diet (70–80 % similarity). On the contrary, predatory salmon as coho and chinook adults still preyed on fish. Mean daily rations in the warm/cold periods are estimated as 12.1/9.4 % of body weight for sockeye salmon with the length 10–20 cm, 8.6/7.3 % for sockeye salmon 20–30 cm, 8.3/13.8 % for chum salmon 10–20 cm, 8.6/10.0 % for chum salmon 20–30 cm, and 8.8/10.3 % for pink salmon 10–25 cm. The prevalence of nekton or planktonic food does not affect on daily rhythm of feeding intensity: juvenile salmon feed mainly in the daytime, so they have the maximal index of stomachs fullness in the evening or early night (100–230 ‰, both in the warm and cold periods). Generally, the salmon prefer fish larvae and juveniles in conditions of low zooplankton abundance and large-sized zooplankton in conditions of its high abundance. Selectivity on euphausiids, hyperiids and pteropods is observed only in conditions of high zooplankton abundance and is an indicator of sufficient food supply.

Key words: Bering Sea, eastern Bering Sea, warm marine environments, cold marine environments, zooplankton, zooplankton biomass, salmon, diet, diet similarity, feeding intensity, food ration.

Введение

Берингово море — место нагула многих стад тихоокеанских лососей. В западной и восточной частях питание этой группы рыб имеет свои особенности. В 2003–2012 гг. по международной программе «BASIS» в Беринговом море проводились комплексные исследования состояния и динамики численности тихоокеанских лососей, включая их трофологию и кормовую базу. В восточной части Берингова моря исследования проходили в летне-осенний период (август–октябрь), т.е. во время освоения молодью лососей открытых вод. С российской стороны участие в программе обеспечивал ТИНРО-центр, с американской — Auke Bay Laboratory, Alaska Fisheries Science Center. На американских судах НИС «Sea Storm» (2003–2007 гг.) и «Oscar Dyson» (2008–2012 гг.) планктонные и трофологические исследования выполнялись сотрудниками лабораторий гидробиологии и биоценологии ТИНРО-центра: Н.А. Кузнецовой, А.Ф. Волковым, О.А. Ивановым, А.В. Заволокиным, В.В. Свиридовым. В течение почти всего периода было проанализировано влияние климато-океанологических факторов на динамику биомассы и структуры планктонных сообществ и в связи с этим изменение характера питания лососей разных видов и размерных групп. Частично данные были опубликованы в ряде статей (Volkov et al., 2004; Ефимкин и др., 2005; Волков и др., 2006, 2007, 2009; Kuznetsova, 2006; Кузнецова и др., 2007, 2008, 2010, 2012; Заволокин и др., 2009, 2011; Волков, 2012, 2013).

Цель настоящего сообщения — представить особенности питания лососей (состав пищевого спектра, оценка суточных рационов) и на основе косвенных признаков оценить обеспеченность их пищей в шельфовых водах Бристольского залива с учетом многолетних изменений кормовой базы.

Материалы и методы

Обобщены данные по питанию лососей, полученные сотрудниками ТИНРО-центра на НИС «Sea Storm» и «Oscar Dyson» во время учетных траловых съемок в восточной части Берингова моря. Схема станций показана на рис. 1.

За 2003–2012 гг. было собрано и обработано 10291 желудочно-кишечный тракт, из них нерки — 2713, кеты — 3835, горбуши — 2062, кижуча — 693 и чавычи — 988. Обработка проб по питанию рыб проводилась без предварительной фиксации желудков в соответствии с методикой (Руководство ..., 1986). Из каждого трала отбиралось по 10–25 желудков каждой размерной группы исследуемых видов рыб (у лососей это обычно 10-сантиметровый интервал), после чего содержимое всех желудков объединялось в одну пробу, которая взве-

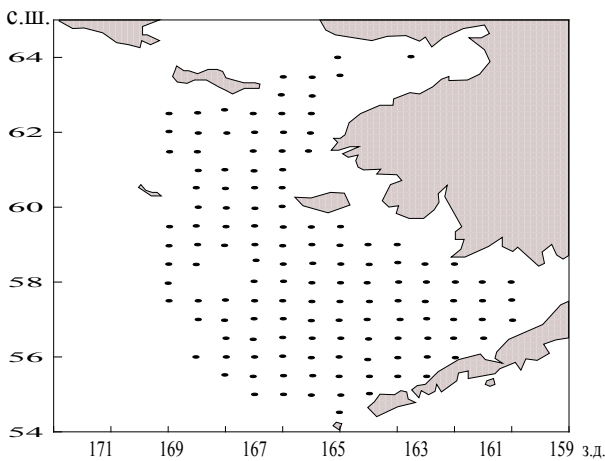


Рис. 1. Схема расположения станций в августе-октябре в 2003–2012 гг.
 Fig. 1. Scheme of samplings in August-October, 2003–2012

шивалась, и по ней определяли средний индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‰), видовой состав, массу и переваренность животных, а также их доля в процентах (Волков, 2008).

Пищевое сходство рыб оценивали с помощью кластерного анализа по величине «эвклидова расстояния», расчеты величин были сделаны с помощью прикладной программы Statistica.

Результаты и их обсуждение

Краткая характеристика гидрологических условий и кормовой базы лососей

Рассматриваемый 10-летний период в восточной части Берингова моря по климато-океанологическим характеристикам был неоднородным. 2003–2006 гг. были отнесены к теплому типу лет (Annual report ..., 2006*; Coyle et al., 2011; рис. 2). Преобладали положительные аномалии, средняя величина отклонения температуры воды в ядре холодного промежуточного слоя (ХПС) была на 0,5 °C выше «нормы». В 2008–2009 гг. наблюдались значительные отрицательные температурные аномалии, когда лед задерживался над юго-восточным шельфом в течение весны, поэтому низкие температуры сохранялись более

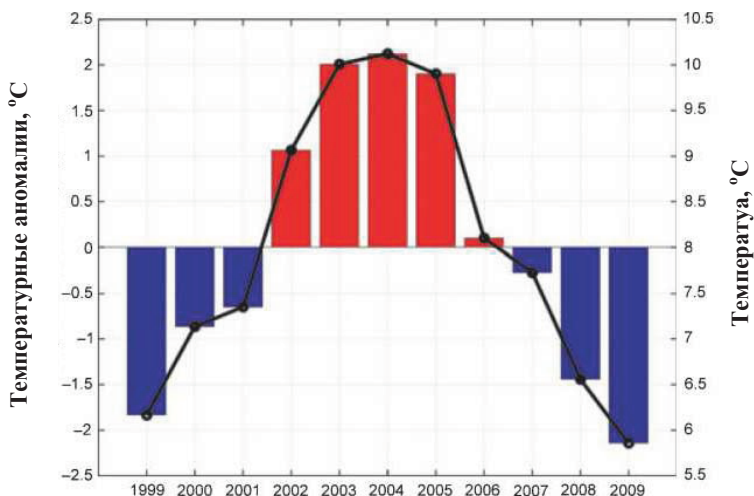


Рис. 2. Средняя летняя температура (линия) и летние температурные аномалии (столбцы) от поверхности до 70 м в 1999–2009 гг. на юго-восточном шельфе Берингова моря (Coyle et al., 2011)

Fig. 2. Mean water temperature in the layer 0–70 m on the southeastern Bering Sea shelf for the period June 15 — September 15 (line) and the temperature anomalies in 1999–2009 (bars) (from: Coyle et al., 2011)

* Annual report of the Bering Aleutian Salmon International Survey (BASIS) 2005 North Pacific Anadromous Fish Commission : NPAFC. 2006. Doc. 992. 94 p.

продолжительное время. Средняя придонная температура на большей части среднего шельфа была в холодный период ниже 2 °С, а в теплый период составляла 3–6 °С (Coyle et al., 2011 — рис. 2). В 2010–2012 гг. продолжался холодный период, ледовый индекс был высоким, придонная температура также была ниже 2 °С (Волков, 2012).

В зависимости от гидрологического типа лет менялось и состояние кормовой базы nekтона. В теплые годы средняя биомасса зоопланктона составила 655,3 мг/м³, причем на долю крупной фракции приходилось 287,9 мг/м³, доминировал зоопланктон мелкой и средней фракций (258,2 и 109,2 мг/м³). Основу крупной фракции составляли сагитты и копеподы. В холодные годы до 1094,8 мг/м³ возросла биомасса крупной фракции зоопланктона за счет 4 доминирующих групп — копепод, сагитт, эвфаузиид и амфипод. Среди копепод значительно доминировал один вид — *Calanus marshallae* (385 мг/м³), амфипод — холодноводная гипериида *Themisto libellula*, которая практически не встречалась в 2003–2005 гг. (Волков и др., 2007, 2009; Кузнецова и др., 2009, 2011; Волков, 2012). По сравнению с теплыми годами биомасса эвфаузиид возросла в 3–4 раза, в основном за счет *Thysanoessa raschii* (Волков, 2012).

Суммарная биомасса планктона зависит от динамики биомасс различных видов, снижение количества одних видов компенсируется увеличением других. Данные по зоопланктону Берингова моря за 1980–1990-е гг. не позволили заметить какую-либо устойчивую тенденцию долгопериодной изменчивости общих биомасс зоопланктона. На различных участках моря межгодовая динамика биомасс групп может происходить синхронно, но может находиться и в противофазе (Шунтов, 2001).

По мнению американских исследователей (Stabeno et al., 2001; Stockwell et al., 2001; Coyle, Pinchuk, 2002; Hunt, Stabeno, 2002), изменения в составе и обилии зоопланктона, происходившие в восточной части Берингова моря в 1997–2004 гг., связаны с различиями в сроках наступления весеннего таяния и отступления льда. В связи с этим наблюдается цветение фитопланктона в относительно теплой или холодной воде, с вертикальной стратификацией на фоне существенных изменений циркуляции вод и со значительными отклонениями от среднемноголетней температуры. Хант с соавторами (Hunt et al., 2002) предложили гипотезу осцилляционного контроля (ГОК), которая рассматривала изменения планктонного сообщества в связи с изменениями климато-океанологических условий как единое целое и связывала это с пополнением запаса минтая. Однако климатические изменения, произошедшие в 2003–2009 гг. (потепление, а потом быстрое похолодание), позволили Коул с соавторами (Coyle et al., 2011; Hunt et al., 2011) сделать вывод о необходимости пересмотра ГОК как основного фактора изменений потока энергии через различные трофические сети.

Данные по питанию лососей в разные периоды

Анализ питания лососей выявил значительную межгодовую изменчивость состава их рационов (рис. 3) в связи с изменениями в кормовой базе, вызванными изменениями климато-океанологических условий (Volkov et al., 2004; Волков и др., 2006, 2007, 2009; Kuznetsova, 2006; Кузнецова и др., 2007, 2008, 2010, 2012; Заволокин и др., 2009, 2011; Волков, 2012, 2013).

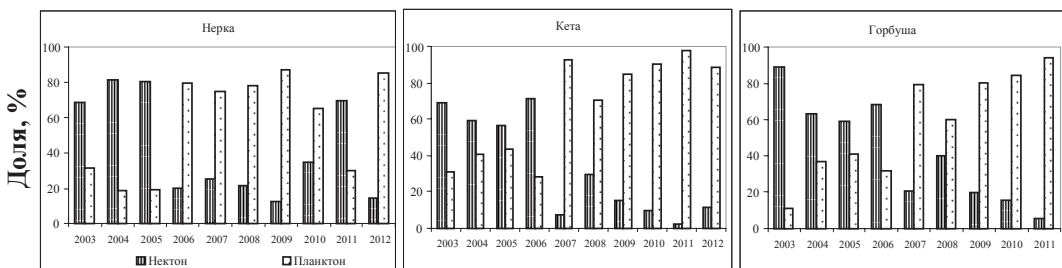


Рис. 3. Соотношение долей nekтона и зоопланктона в рационах молоди планктоноядных лососей в Бристольском заливе в 2003–2012 гг.

Fig. 3. Percentage of nekton and zooplankton in the diets of juvenile plankton-eating salmon in the Bristol Bay in 2003–2012

В первые годы рассматриваемого периода (2003–2006), характеризующиеся как теплые, в рационе молоди длиной до 30 см, как и у взрослых лососей (длиной 30–80 см), преобладал нектон: сеголетки минтая, а также молодь песчанки и мойвы (рис. 3, 4). Это было связано с недостатком макропланктона, о чем сказано выше, и большим количеством молоди рыб, особенно минтая, плотность концентрации которого составляла 745,29–1667,04 кг/км². На планктонную часть рациона молоди лососей приходилось не более 30 % массы пищи, в основном это были эвфаузииды, гиперииды, зоэа и мегалопы крабов, лимацины и кишечнополостные. Из эвфаузиид в питании преобладала *Th. raschii*. В пище сеголеток нерки длиной до 10 см доминировали копеподы, в основном неритические виды — *Epilabidocera amphitrites* (85 %) и *Eurytemora herdmani* (10 %). В составе рациона молоди кижуча и чавычи встречались представители зоопланктона, но не более 3–8 % массы пищи (рис. 4).

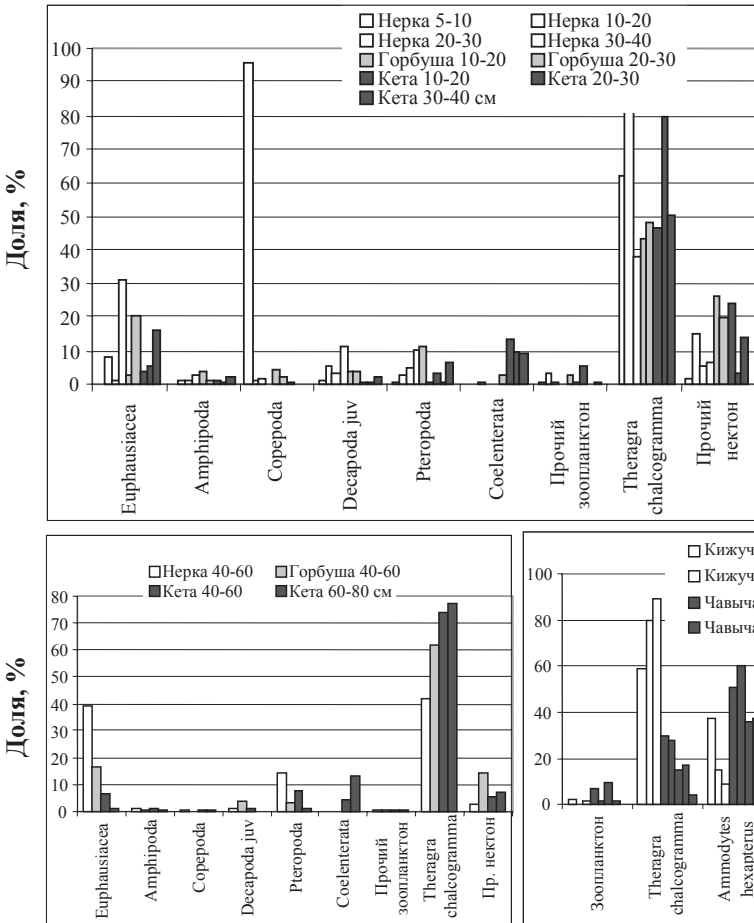


Рис. 4. Основные пищевые компоненты в рационах лососей в Бристольском заливе (2003–2006)
Fig. 4. Basic food components in the diet of salmon in the Bristol Bay in the warm period (2003–2006)

В холодные 2007–2012 гг. в Бристольском заливе молодь горбуши, кеты, нерки питалась преимущественно зоопланктоном, доминировали эвфаузииды и гиперииды (см. рис. 3, 5). Из эвфаузиид в пище лососей преобладала *Th. raschii*, из гипериид у кеты и горбуши превалировала *T. libellula*, а в пище молоди нерки — *Themisto pacifica*. Количество копепод и сагитт в пище лососей обычно было незначительным. В эти годы у молоди нерки встречались копеподы (7 % массы пищи), в основном *C. marshallae*. Среди прочих видов зоопланктона почти четверть рациона нерки длиной 20–30 см составляли сагитты, а у горбуши и кеты (20–30 см) — ойкоплевры. На долю рыб у молоди нерки, кеты и горбуши приходилось 8–26 % массы пищи. Доминировали личинки мойвы и песчанки или молодь скорпеновых, сеголетки минтая встречались, но не более 0,5–6,0 % (рис. 5). В питании крупных рыб доля рыбной пищи составляла всего 8–23 %, преобладали также эвфаузииды и гиперииды. Кроме того, у нерки и кеты существенное значение в питании имели

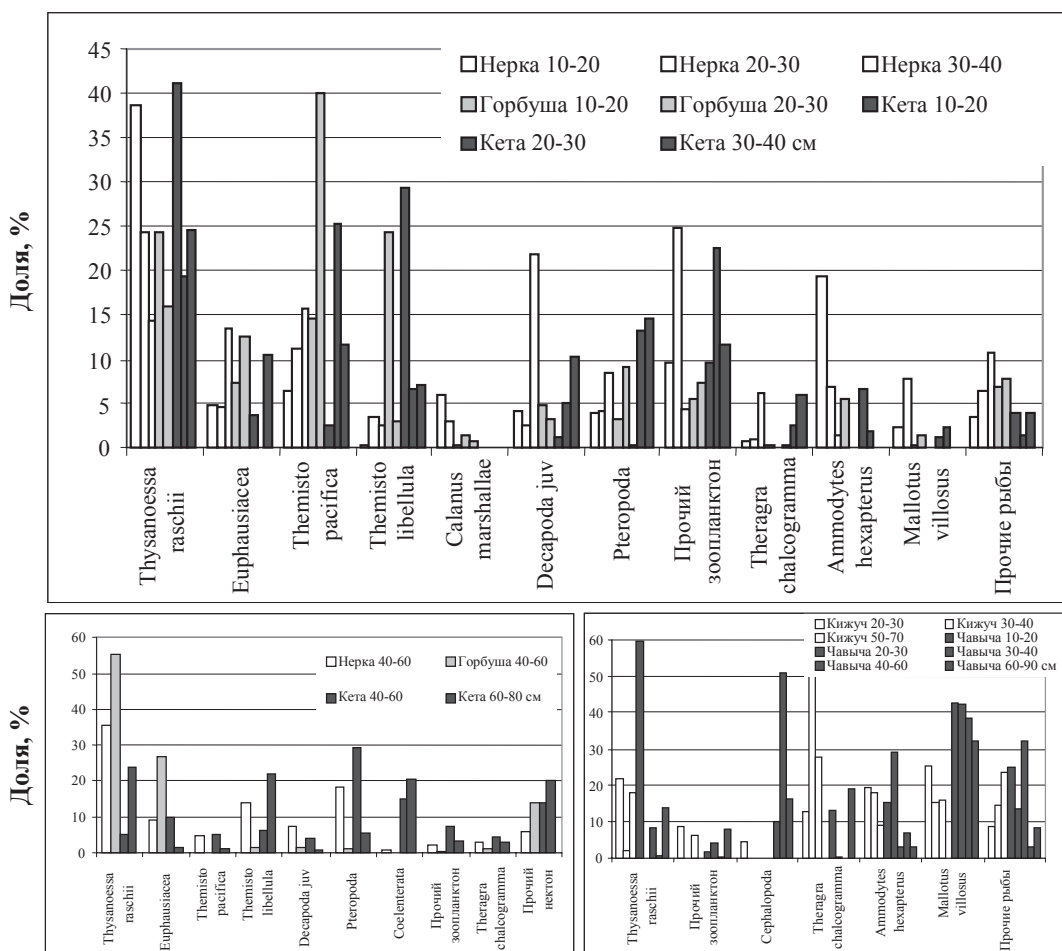


Рис. 5. Основные пищевые компоненты в рационах лососей в Бристольском заливе в холодные годы (2007–2012)

Fig. 5. Basic food components in the diet of salmon in the Bristol Bay in the cold period (2007–2012)

крылоногие моллюски, а у кеты также кишечнорастворимые. В питании кижуча и чавычи увеличилось количество планктонных видов, доминировали мойва и песчанка, а у чавычи, кроме того, сельдь и кальмары. Сеголетки минтая встречались в пище кижуча (рис. 5).

В нунивакском районе (район севернее о. Нунивак до 64° с.ш.) в 2003–2006 гг. рацион нерки, кеты и горбуши был представлен рыбами, преимущественно молодью минтая, на втором месте по значимости были зоо и мегалопа крабов, в пище молоди нерки длиной до 20 см они доминировали. У кеты существенную долю пищи составляли кишечнорастворимые и ойкоплевры. Молодь кижуча и чавычи также потребляла зоо и мегалопа крабов (рис. 6).

В холодные годы по нунивакскому району получены данные только за 2007 г. У горбуши доминировали рыбы, зоо и мегалопа крабов и гиперииды, у кеты — ойкоплевры и кишечнорастворимые. Рацион кижуча и чавычи составляли различные виды рыб, доля минтая незначительна (рис. 7).

В 2009–2011 гг. в этот же период в северной части Берингова моря (57–63° с.ш. 166–172° в.д.) американскими исследователями (Cook, Sturdevant, 2013) были проведены работы по определению рационов лососей. Основными компонентами пищи молоди лососей во все годы здесь были планктон и рыбы, в основном песчанка и мойва. Рацион нерки в прибрежье во все годы составляла рыба (100%), глубже 50 м — гиперииды (60%), эвфаузииды (25%) и рыба (15%).

Кета в нечетные 2009 и 2011 гг. потребляла ойкоплевру (60%) и рыб (40%) или ойкоплевру и копепода, а глубже 50 м — рыб (80–10%) и гипериид (*T. libellula* —

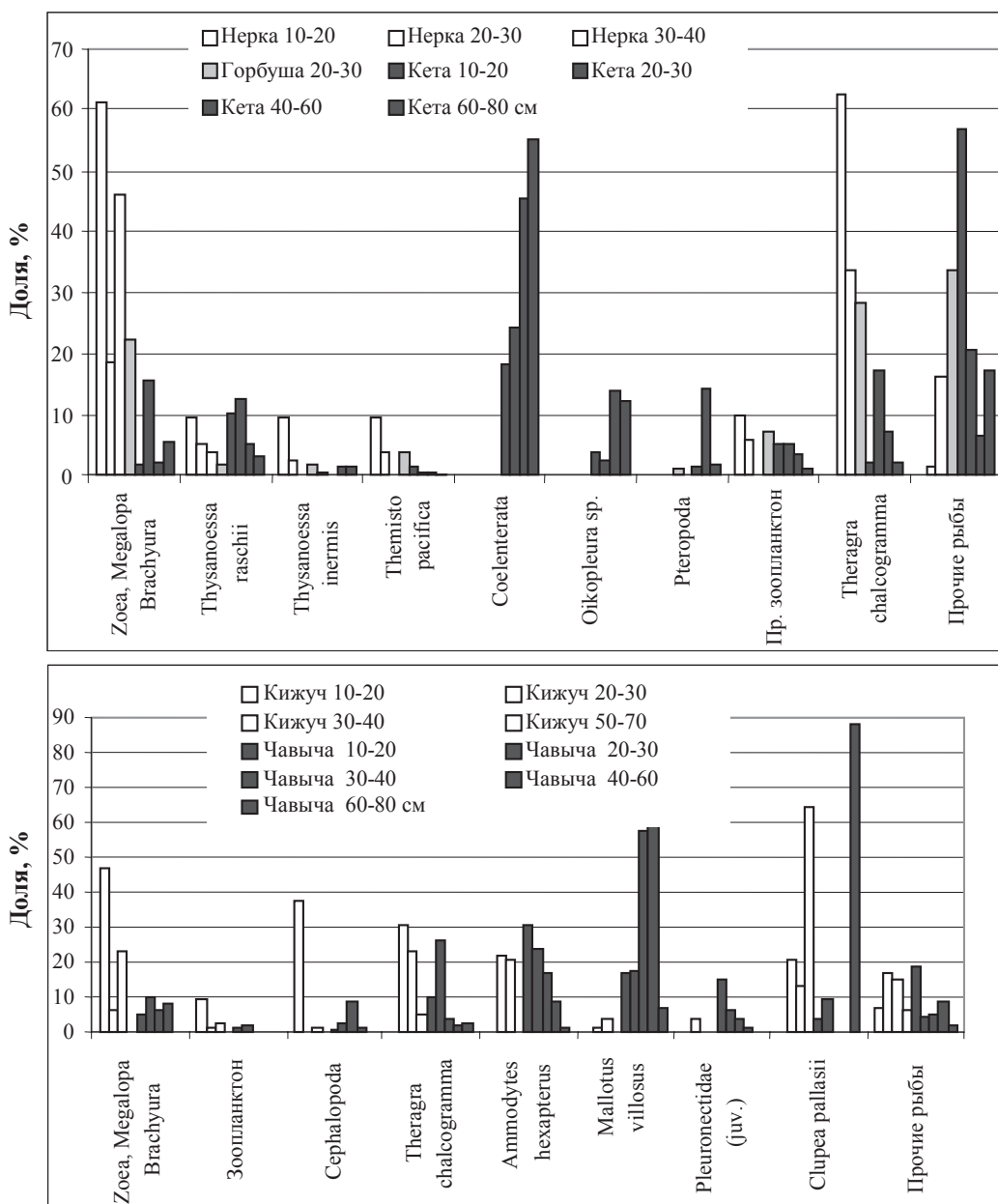


Рис. 6. Основные пищевые компоненты в рационах лососей в нунивакском районе в теплые 2003–2006 гг.

Fig. 6. Basic food components in the diet of salmonids in the Nunivak area in the warm period (2003–2006)

20–90 %). В четный 2010 г. преобладали рыбы (75 %) и эвфаузииды (20 %), глубже 50 м — гиперииды (80 %) и зоеа и мегалопы крабов (20 %).

В прибрежье в 2009–2011 гг. у горбуши в пище доминировали рыбы (60–80 %), зоеа и мегалопы крабов (40 %) и эвфаузииды (20 %), отмечены копеподы *C. marshallae*. Основной рацион горбуши в районе глубже 50 м был представлен рыбами (100 %) или гипериидами (90 %), или ойкоплеврами (50 %) (Cook, Sturdevant, 2013).

Пищевые связи лососей практически замыкаются на одни и те же группы кормовых организмов, но одновременно у всех видов прослеживается избирательность к излюбленным кормовым объектам. На рис. 8 видно, что высокие показатели пищевого сходства наблюдались как в теплый период, так и в холодный.

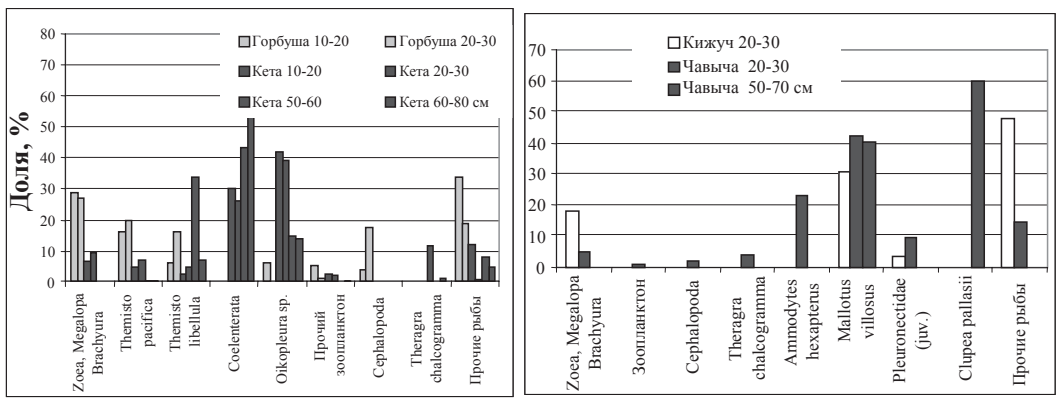


Рис. 7. Основные пищевые компоненты в рационах лососей в нунивакском районе в холодный 2007 г.

Fig. 7. Basic food components in the diet of salmonids in the Nunivak area in 2007 (cold period)

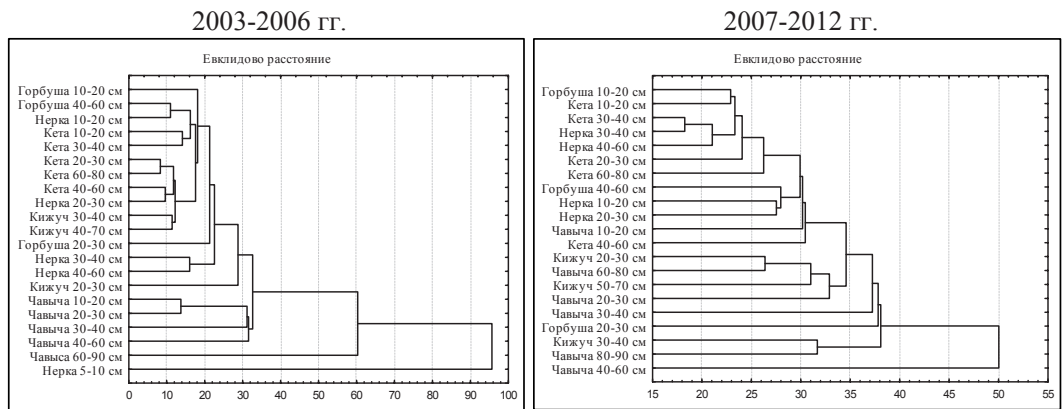


Рис. 8. Пищевое сходство рационов лососей в Бристольском заливе в теплые (2003–2006) и холодные (2007–2012) годы

Fig. 8. Diet similarity for salmonids in the Bristol Bay in the warm (2003–2006) and cold (2007–2012) periods

В теплые годы (2003–2006) молодь и взрослая горбуша, кета, нерка, а также кижуч объединялись в один кластер на уровне 70–90 %-ного сходства. Значительное пищевое сходство наблюдалось за счет доминирования в рационе сеголеток минтая. Другой кластер включал молодь и крупных особей чавычи, которые присоединялись к первому кластеру на уровне 40–70 %-ного сходства. Основной рацион составляли не только сеголетки минтая, но и песчанки, мойвы, встречались сельдь и кальмары. Наименьшее сходство (10 %) наблюдалось у сеголеток нерки (5–10 см), питающихся копеподами (86 %) (рис. 8).

В холодные 2007–2012 гг. по степени пищевого сходства на уровне 70–80 % выделяются два кластера: в первом объединены все планктоноядные лососи и сеголетки чавычи (10–20 см), в другом — хищные. У горбуши, кеты и нерки основу рациона составлял зоопланктон: гиперииды и эвфаузииды, последние доминировали и в питании сеголеток чавычи — 59 %. У кижуча и чавычи, как молоди, так и взрослых, преобладали рыбы и кальмары. Рыбы были представлены молодью мойвы, песчанки и личинками черного палтуса и др. Между собой эти кластеры объединяются на уровне 65 %. Наименьшее сходство на уровне 50 % у чавычи длиной 40–60 см, так как в пище доминировали кальмары, составляя 51 % (рис. 8).

Сходство пищи показывает возможный объем конкуренции между рыбами, обитающими в одном районе. Чтобы судить о конкуренции, следует сравнить пищевые потребности с наличием кормовых организмов, и если потребности выше доступных ресурсов, то могут возникать конкурентные отношения. Косвенным показателем на-

личия конкуренции или ее отсутствия может служить индекс наполнения желудков (ИНЖ) и суточные пищевые рационы.

Анализ питания молоди лососей в течение дня показал, что преобладание нектонной или планктонной пищи не влияет на ритмику интенсивности питания (рис. 9, 10). В теплые годы в утренние часы наблюдалось минимальное наполнение желудков. ИНЖ составляли у нерки 67–55, у горбуши — 71, у кеты — 34–47 ‰, на долю пустых желудков приходилось 30–40 %. Днем интенсивность питания возрастала, количество желудков с пищей увеличивалось от 60 % утром до 100 % к вечеру. Максимальные ИНЖ у нерки, горбуши и кеты в теплые годы были отмечены вечером или в начале ночи: соответственно 327–264, 250 и 248–253 ‰ (рис. 9). В холодные годы минимальные ИНЖ также наблюдались утром: у нерки 91–23, горбуши — 24 и кеты — 94–13 ‰, максимальные — вечером: у нерки — 246–267, у горбуши — 259 и у кеты — 399–332 ‰ (см. рис. 10).

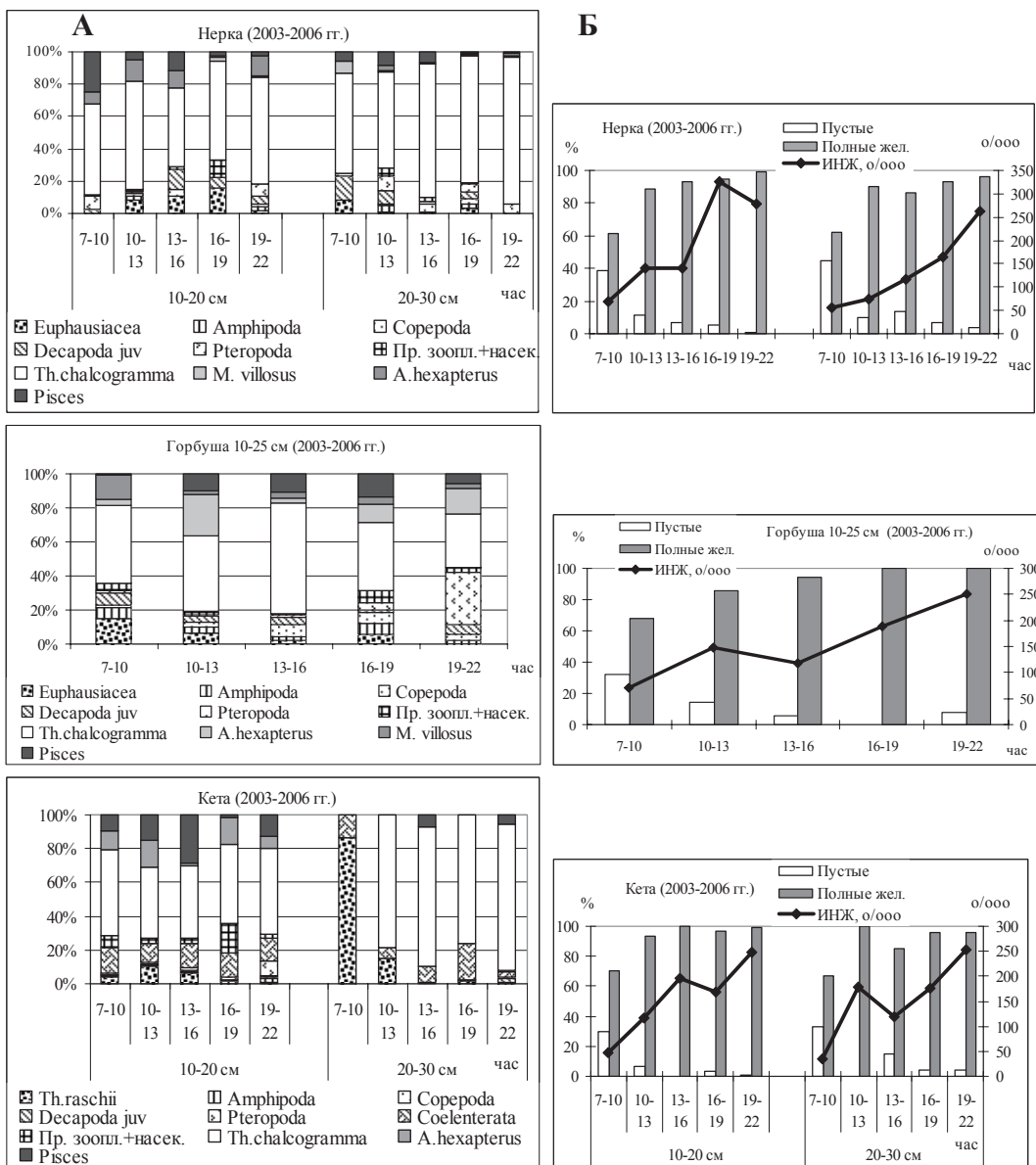


Рис. 9. Состав пищи (А), суточная ритмика и интенсивность питания (Б) молоди нерки, горбуши и кеты в теплые (2003–2006) годы

Fig. 9. Diet composition (A), daily rhythm and feeding intensity (B) for sockeye juveniles and pink and chum adults in the warm period (2003–2006)

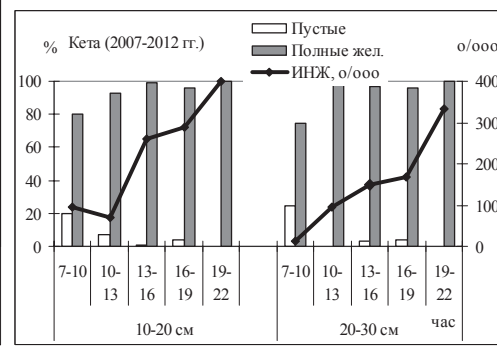
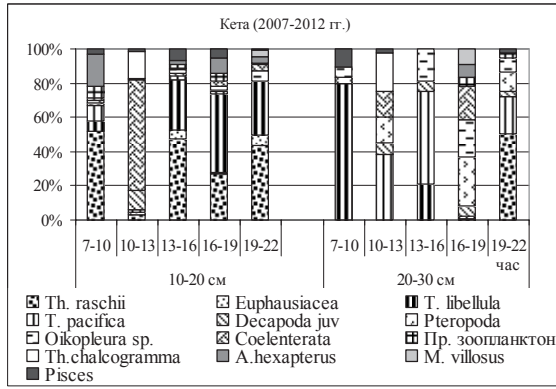
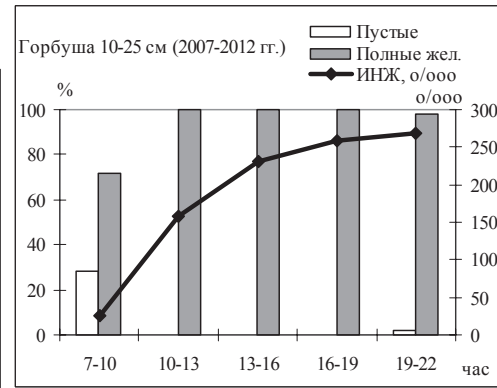
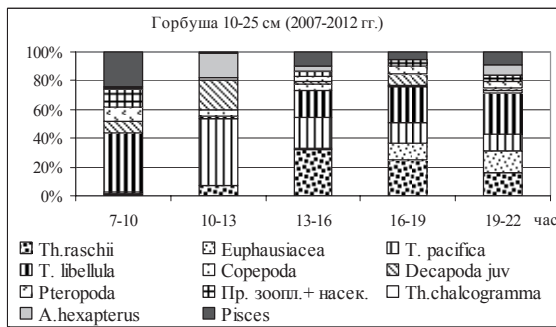
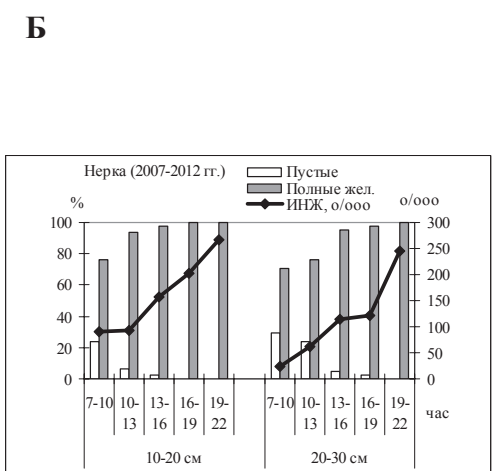
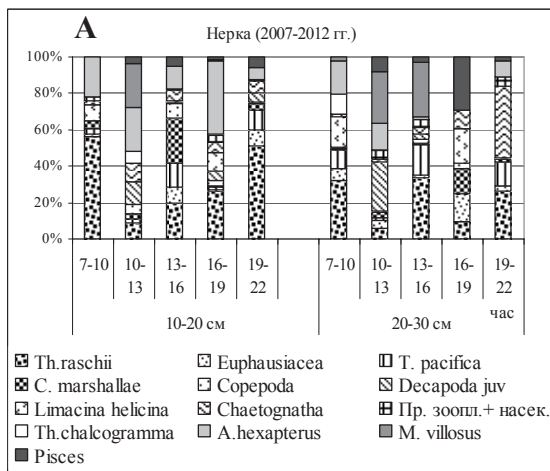
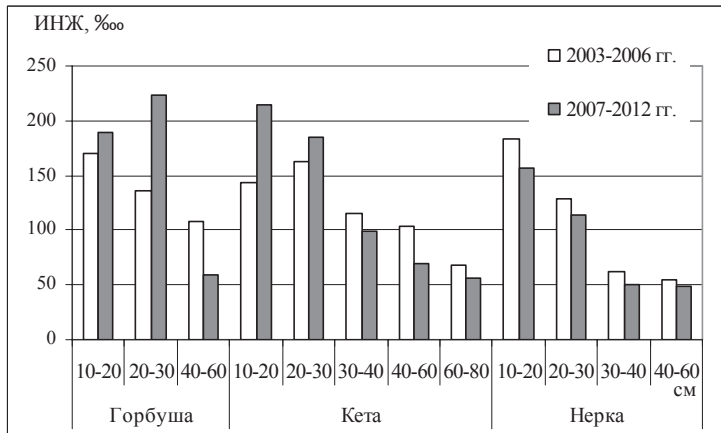


Рис. 10. Состав пищи (А), суточная ритмика и интенсивность питания (Б) молоди нерки, горбуши и кеты в холодные (2007–2012) годы

Fig. 10. Diet composition (A), daily rhythm and feeding intensity (B) for sockeye juveniles and pink and chum adults in the cold period (2007–2012)

На единообразии суточной ритмики питания 5 видов молоди лососей независимо от преобладания в пище нектона или зоопланктона в западной части Берингова моря обращали внимание А.Ф. Волков и Н.С. Косенок (2005). Все виды лососей питались преимущественно днем и в начале ночи, ночью происходило переваривание пищи, которая к рассвету переваривается почти полностью, хотя отдельные рыбы могут продолжать питаться. Основным методом определения суточных ритмов является динамика наполнения желудков (Руководство ..., 1986). Исходя из этого можно оценить пищевой рацион по методу Ю.Г. Юровицкого (1962): в теплые и холодные годы у нерки длиной 10–20 и 20–30 см — соответственно 12,1 и 8,6, 9,4 и 7,3 %, у кеты 10–20 и 20–30 см — 8,3 и 8,6, 13,8 и 10,0 %, у горбуши 10–25 см — 8,8 и 10,3 % от массы тела.

Молодь лососей активно питалась и в теплые, и холодные годы (2003–2012), средние ИНЖ находились в пределах 100–230‰ (рис. 11). Питание планктоноядных лососей мелким нектоном обычное явление. Летом в шельфовых водах западной Камчатки сеголетки кеты и горбуши ведут себя как хищники, потребляя молодь рыб и кальмаров, а осенью с уходом в открытые воды переходят на питание планктоном (Горбатенко, Чучукало, 1989). Если уменьшаются биомассы предпочитаемых групп макропланктона,



нерка переходит на питание мелким нектоном (Шунтов, Темных, 2011).

Рис. 11. Средняя интенсивность питания молоди лососей в теплые и холодные годы в Бристольском заливе, ИНЖ (‰)

Fig. 11. Mean feeding intensity for sockeye juveniles and pink and chum adults in the Bristol Bay in the warm and cold periods, ‰

В холодные годы наблюдалось увеличение ИНЖ у молоди горбуши и кеты длиной до 30 см, лишь у нерки длиной 10–30 см средний индекс и пищевой рацион были ниже. В эти годы, возможно, молодь нерки испытывала некоторый дефицит излюбленной пищи — амфипод. Количество холоднолюбивого вида *T. libellula* в желудках молоди нерки составляло не более 6 %, тогда как у кеты и горбуши доля этого вида доходила до 35–37 % массы пищи. У нерки преобладали более мелкие гиперииды *T. pacifica* (до 26 %), возможно, из-за строения жаберного аппарата. Нерка по сравнению с горбушей и кетой в среднем питается более мелкой пищей (Шунтов, Темных, 2011). В желудках молоди нерки возросло количество второстепенных кормовых организмов, в частности копепод (*C. marshallae*) и сагитт, хотя обычно их доля в пище невысока, как и у горбуши и кеты, — не более 0,5–2,0 % массы пищи. Присутствие в рационах молоди лососей *T. libellula* и *C. marshallae* в холодное время является благоприятным фактором, так как они — важный источник жирных кислот, которые требуются молоди лососей (Scott et al., 2002; Persson, Vrede, 2006; Cook, Sturdevant, 2013). Песчанка и мойва, также часто встречающиеся в пище планктоноядных лососей (а у молоди чавычи и кижуча — доминирующие), богаты липидами, необходимыми для роста и развития (Litzow et al., 2006; Wilson et al., 2006). Кроме того, выживаемость может повыситься за счет более интенсивного питания менее калорийными видами (Weitcamp, Sturdevant, 2008).

Заключение

Исследования по программе «BASIS» в восточной части Берингова моря охватили два цикла: теплый 2003–2006 гг. и холодный 2007–2012 гг. Произшедшие климатические изменения отразились на биомассе и структуре планктонного сообщества, а эта перестройка сказалась на питании тихоокеанских лососей. В теплые годы (2003–2006) основу питания горбуши, кеты и нерки составляли сеголетки минтая (60–70 % массы пищи), песчанка, мойва и мальки других рыб и личинки крабов, но начиная с 2007 г. основной пищей стал зоопланктон: эвфаузииды, гиперииды, крылоногие моллюски. Доминирование зоопланктона мелкой и средней фракций сменилось доминированием крупной за счет возрастания биомассы массовых видов и групп крупного планктона — копепод и сагитт, — а также эвфаузиид, гипериид и птеропод. Копеподы, несмотря на высокую численность, большого значения в питании лососей не имели.

Высокий уровень кормовой базы в теплый период поддерживался за счет личинок и сеголеток минтая и других рыб, питающихся мелким зоопланктоном, а в холодный — преимущественно за счет групп и видов крупной фракции. Выборочность по отношению

к таким кормовым объектам, как эвфаузииды, гиперииды и крылоногие моллюски, может служить показателем достаточного количества корма в этот период.

Обеспеченность пищей была на хорошем уровне благодаря наличию достаточно видоспецифических различий в рационах и в избирательности по отношению к кормовым объектам. Интенсивность питания и пищевые рационы были высокими как в теплые, так и в холодные годы.

Благодарю американских исследователей E.V. Farley, J.M. Murphy, L. Eisner, K. Ciciel, J. Moss, A. Middleton, J. Pohl, E.C. Martinson, S. Parker-Stetten и др., а также членов экипажей НИС «Sea Storm» и «Oscar Dyson», принимавших участие в сборе проб зоопланктона и материалов по питанию рыб.

Список литературы

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. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию nekтона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.

Волков А.Ф. Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «NPAFC» (экспедиция BASIS). Часть 1. Восточные районы // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 169. — С. 45–66.

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., Косенок Н.С. Единобразие суточной ритмики питания у лососей р. *Oncorhynchus* // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 2(22). — С. 200–210.

Волков А.Ф., Кузнецова Н.А., Косенок Н.С. Исследования по питанию лососей в 2006 г. по программе «BASIS» // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 143–150.

Волков А.Ф., Кузнецова Н.А., Фарли Е.В., Мерфи Д.М. Состав и распределение зоопланктона и питание тихоокеанских лососей в восточной части Берингова моря в осенний период 2003–2008 гг. (результаты съемок по программе BASIS) // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 158. — С. 275–292.

Горбатенко К.М., Чучукало В.И. Питание и суточные рационы тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море в летне-осенний период // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 3. — С. 456–464.

Ефимкин А.Я., Волков А.Ф., Кузнецова Н.А. Питание тихоокеанских лососей в Беринговом море в осенний период 2003 г. // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 139. — С. 370–387.

Заволокин А.В., Farley E.V., Andrews A. Питание тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) и других массовых видов рыб в восточной части Берингова моря в сентябре 2009 г. // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 172–178.

Заволокин А.В., Farley E.V., Martinson E.C. Питание тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) и других массовых видов рыб в восточной части Берингова моря в августе-сентябре 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 141–147.

Кузнецова Н.А., Farley E.V., Martinson E.C. и др. Состояние планктонных сообществ в восточной части Берингова моря в августе-сентябре 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 130–140.

Кузнецова Н.А., Farley E.V., Moss J.H., Ciciel K. Питание лососей в восточной части Берингова моря в августе-октябре 2007 г. // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 81–86.

Кузнецова Н.А., Farley E.V., Иванов О.А. и др. Питание лососей и других рыб в восточной части Берингова моря в августе-сентябре 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 153–163.

Кузнецова Н.А., Murphy J., Eiler J. Питание лососей и других рыб в восточной части Берингова моря в августе-сентябре 2012 г. // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — С. 120–128.

Кузнецова Н.А., Волков А.Ф., Farley E.V. и др. Питание лососей и других рыб в Бристольском заливе в сентябре 2008 г. // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 162–169.

Кузнецова Н.А., Шهبанова М.А., Бохан Л.Н. Структура планктонного сообщества в летне-осенний период 2007 г. и межгодовая динамика зоопланктона в восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 218–235.

Руководство по изучению питания рыб / сост. В.И. Чучукало, А.Ф. Волков. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 32 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 443 с.

Юровицкий Ю.Г. О питании синца (*Abramis balberus*) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиол. — 1962. — Т. 2, вып. 2. — С. 350–360.

Cook M.E.A., Sturdevant M.V. Diet Composition and Feeding Behavior of Juvenile Salmonids Collected in the Northern Bering Sea from August to October, 2009–2011 // NPAFC. — 2013. — Tech. rep. 9. — P. 118–126.

Coyle K.O., Eisner L.B., Mueter F.J. et al. Climate change in the southeastern Bering Sea: impacts on the Pollock stocks and implications for the oscillating control hypotheses // Fish. Oceanogr. — 2011. — Vol. 20, № 2. — P. 139–156.

Coyle K.O., Pinchuk A.I. Climate-related differences in zooplankton density and growth on the inner shelf of the southeastern Bering Sea // Progress in Oceanography. — 2002. — № 55. — P. 177–194.

Farley E.V.Jr., Murphy J., Eisner L. et al. Eastern Bering Sea (BASIS) coastal research (Aug-Oct 2004) on juvenile salmon : N. Pac. Anadr. Fish Comm. — 2005. — Doc. 914. — 27 p. (Available at <http://www.npafc.org>)

Farley E.V.Jr., Murphy J., Middleton A. et al. Eastern Bering Sea (BASIS) coastal research (August-October 2005) on juvenile salmon : N. Pac. Anadr. Fish Comm. — 2006. — Doc. 992. — 26 p. (Available at <http://www.npafc.org>)

Farley E.V.Jr., Murphy J.M., Middleton A. et al. Eastern Bering Sea (BASIS) coastal research (August-October 2003) on juvenile salmon : N. Pac. Anadr. Fish Comm. — 2004. — Doc. 816. — 29 p. (Available at <http://www.npafc.org>)

Hunt G.L., Coyle K.O., Eisner L.B. et al. Climate impacts on eastern Bering Sea foodwebs: A synthesis of new data and assessment of the Oscillating Control Hypotheses // ICES J. Mar. Sci. — 2011. — Vol. 68, № 6. — P. 1230–1243.

Hunt G.L., Stabeno P.J. Climate change and control of energy flow in the southeastern Bering Sea // Progress in Oceanography. — 2002. — № 55. — P. 5–22.

Hunt G.L., Stabeno P.J., Walters G. et al. Climate change and control of the southeastern Bering Sea pelagic ecosystem // Deep-Sea Res. — 2002. — № 49. — P. 5821–5853.

Kuznetsova N.A. Feeding of Pacific Salmonids in the Eastern Bering Sea : NPAFC. — 2006. — Doc. 98. — 9 p.

Litzow M.A., Bailey K., Prahл F. and Heintz R. Climate regime shifts and reorganization of fish communities: the essential fatty acid limitation hypothesis // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2006. — Vol. 315. — P. 1–11.

Persson J., Vrede T. Polyunsaturated fatty acids in zooplankton: variation due to taxonomy and trophic position. Freshw // Biol. — 2006. — Vol. 51. — P. 887–900.

Scott C., Kwasniewski S., Falk-Petersen S. and Sargent J. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from Arctic waters // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2002. — Vol. 235. — P. 127–134.

Stabeno Ph.J., Bond N.A., Kachel N.B. et al. On the temporal variability of the physical environment over the south-eastern Bering Sea // Fish. Oceanogr. — 2001. — Vol. 10, № 1. — P. 81–98.

Stockwell D.A., Whitedge T.E., Zeeman S.I. et al. Anomalous conditions in the south-eastern Bering Sea, 1997: nutrients, phytoplankton and zooplankton // Fish. Oceanogr. — 2001. — Vol. 10, № 1. — P. 99–116.

Volkov A.F., Efimkin A.Ya., Kuznetsova N.A., Slabinsky A.M. Hydrobiological Investigations by TINRO-Centre under the BASIS-2003 Program: Zooplankton and Pacific Salmon Feeding // NPAFC Techn. Rep. Workshop «BASIS». — 2004. — № 6. — P. 35–37.

Weitcamp L.A., Sturdevant M.V. Food habits and marine survival of juvenile Chinook and coho salmon from marine water of southeast Alaska // Fish. Oceanogr. — 2008. — Vol. 17. — P. 380–395.

Wilson M.T., Jump C.M., Duffy-Anderson J.T. Comparative analysis of the feeding ecology of two pelagic forage fishes: capelin *Mallotus villosus* and walleye pollock *Theragra chalcogramma* // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2006. — Vol. 317. — P. 245–258.

Поступила в редакцию 29.12.14 г.