

УДК 597.552.511–113(265.53)

Н.А. Кузнецова, О.И. Пущина, М.А. Шебанова\*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**ПИТАНИЕ И ПИЩЕВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ЛОСОСЕЙ  
В ОХОТСКОМ МОРЕ ОСЕНЬЮ 2018–2019 ГГ.**

Качественный состав пищевых спектров лососей в Охотском море осенью 2018–2019 гг. был довольно разнообразен, но в рационе молоди горбуши и кеты преобладали гиперииды, имевшие в южной части моря относительно высокую биомассу. Значительную часть пищи составляли также эвфаузииды, копеподы, сагитты, птероподы и ойкоплевры. В рационах симы, кижуча и чавычи присутствовали декаподы, рыбы и кальмары. У сеголеток горбуши доля зоопланктона в питании составляла около 100,0 % (рыб — 0,3 %), у сеголеток кеты — 98 % (кальмаров — 2 %). Выедание лососями биомассы зоопланктона было незначительным (0,2–0,3 %), как и отдельных его групп (0,04–2,0 %), кроме птеропод и ойкоплевр — соответственно 4,0–7,0 и 7,0–12,0 % за период наблюдений (18 сут в 2018 г. и 13 сут в 2019 г.). При сравнении объемов потребления и продукции зоопланктона установлено, что в октябре 2018 г. потребление лососями суточной продукции амфипод в северо-восточных районах (6–8) достигало 97 %, а эвфаузиид — более 200 %. В целом на исследованной в 2018 г. акватории потребление суточной продукции указанных групп составило соответственно 48 и 27 %. В октябре 2019 г. этот показатель был вдвое ниже (24 % для амфипод и 12 % для эвфаузиид). Потребление лососями суточной продукции копепод и сагитт в оба года наблюдений находилось на низком уровне — не более 2 %. В один и тот же период наблюдений в 2018 и 2019 гг. наименее и наиболее благоприятные условия для нагула нектона складывались в противоположных частях моря (северо-восточной и северо-западной). В центральном (9) и южных (12, 13) районах, судя по соотношению биомасс кормового планктона и нектона (в 2018 г. (30–97) : 1 и в 2019 г. (56–76) : 1), дефицита зоопланктона не было.

**Ключевые слова:** Охотское море, питание, горбуша, кета, состав пищи, рацион, выедание.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-177-190.

**Kuznetsova N.A., Pushchina O. I., Shebanova M.A.** Feeding and food supply of salmon in the Okhotsk Sea in autumn of 2018–2019 // *Izv. TINRO.* — 2021. — Vol. 201, Iss. 201. — P. 177–190.

\* Кузнецова Наталья Алексеевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: [natalya.kuznetsova@tinro-center.ru](mailto:natalya.kuznetsova@tinro-center.ru); Пущина Ольга Игоревна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: [triotrof@yandex.ru](mailto:triotrof@yandex.ru); Шебанова Марина Анатольевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: [marina.shebanova@tinro-center.ru](mailto:marina.shebanova@tinro-center.ru).

Kuznetsova Natalia A., Ph.D., leading researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: [natalya.kuznetsova@tinro-center.ru](mailto:natalya.kuznetsova@tinro-center.ru); Pushchina Olga I., Ph.D., leading researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: [triotrof@yandex.ru](mailto:triotrof@yandex.ru); Shebanova Marina A., Ph.D., leading researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: [marina.shebanova@tinro-center.ru](mailto:marina.shebanova@tinro-center.ru).

In the autumn months of 2018–2019, food spectra of salmonids were quite diverse in the Okhotsk Sea. Amphipods prevailed in the diet of juvenile pink and chum salmon that corresponded to these zooplankton species abundance in the southern part of the sea; other significant portions of their diet were presented by euphausiids, copepods, arrowworms, pteropods, and oikopleura. Decapods, fish and squids were in the diet of masu, coho and chinook salmon. Portion of zooplankton was about 100 % in the diet of pink salmon fingerlings, but only 98 % in the diet of chum salmon fingerlings with 2 % portion of squids. Grazing by salmonids was insignificant: 0.2–0.3 % of the total zooplankton biomass within the periods of observation (18 days in 2018 and 13 days in 2019), or 0.04–2.0 % for certain taxonomic groups, except of pteropods and oikopleura with the consumed portions of 4–7 % and 7–12 %, respectively. However, the daily consumption by salmonids relative to daily production of some groups was significant in October, 2018 and reached 97 % for amphipods and > 200 % for euphausiids in the northeastern Okhotsk Sea (biostatistical areas 6–8) and 48 and 27 %, respectively, in the entire surveyed area. This ratio was twice lower in October, 2019, as 24 % for amphipods and 12 % for euphausiids. Daily consumption of copepods and arrowworms never exceeded 2 % of their daily production. The most favorable conditions for nekton feeding in fall of both years were observed in the northwestern Okhotsk Sea, and the worst conditions — in its northeastern part, with moderate conditions without deficit of prey in the central part (biostatistical area 9) and southern part (biostatistical areas 12, 13), where the biomass of forage plankton exceeded the biomass of nekton in 30–97 times in 2018 and in 56–76 times in 2019.

**Key words:** Okhotsk Sea, feeding, pink salmon, chum salmon, food composition, diet, grazing.

## Введение

В Охотском море тихоокеанские лососи во время посткатадромных миграций образуют значительные концентрации, поэтому комплексные осенние съемки по их учету вошли в практику экосистемных исследований ТИНРО еще с начала 1980-х гг. Результаты многолетнего мониторинга кормовой базы, питания и пищевых отношений этих рыб изложены в большом количестве публикаций и ряде крупных обобщений [Волков, 1996; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Шунтов, 2016; Горбатенко, 2018]. Особенностью 2018 и 2019 гг. стало выполнение съемок двумя судами, что позволило за короткий срок (13–18 сут) охватить всю акваторию нагула лососей в Охотском море. В указанный период виды рода *Oncorhynchus* занимали лидирующее положение в сообществе нектона верхней эпипелагиали, составляя 49 % биомассы всех рыб и кальмаров в 2018 г. и 42 % в 2019 г. Среди лососей по массе доминировали кета *O. keta* (46–52 %) и горбуша *O. gorbusha* (36–40 %), представленные в основном сеголетками [Старовойтов и др., 2019].

Настоящая работа является продолжением трофологического мониторинга тихоокеанских лососей в Охотском море и ставит своей целью оценить состояние кормовой базы и пищевой обеспеченности в осенний период 2018 и 2019 гг.

## Материалы и методы

Сбор материала осуществлялся во время учетных траловых съемок эпипелагиали Охотского моря на НИС «ТИНРО» и «Профессор Леванидов» в октябре 2018 г. и на НИС «Профессор Кагановский» и «ТИНРО» в октябре 2019 г. Обработку проб выполняли в судовых лабораториях без предварительной фиксации в соответствии с методиками, принятыми в ТИНРО [Руководство..., 1986; Волков, 2008]. Содержимое желудков рыб каждой размерной группы объединяли, определяли его состав, общую массу, массу отдельных компонентов, а также общий индекс наполнения желудка (ИНЖ, ‰). Рыбы длиной менее 40 см были отнесены к сеголеткам, а крупные особи размером 40–50 и 50–60 см объединены в группу 40–60 см. Полученные данные усредняли по стандартным биостатистическим районам (рис. 1). Всего обработано 4794 желудка (723 пробы) шести видов лососей, из них 1662 (163) — горбуши, 2165 (325) — кеты, 308 (98) — симы *O. masou*, 261 (69) — нерки *O. nerka*, 334 (50) — кижуча *O. kisutch* и 64 (18) — чавычи *O. tshawytscha*.

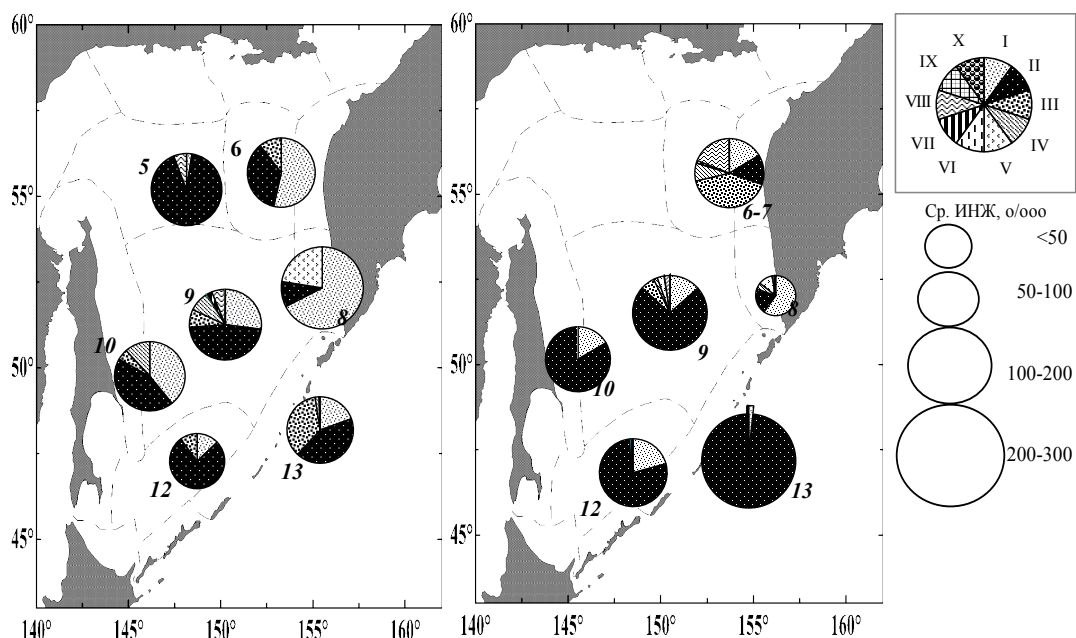


Рис. 1. Состав пищи (% массы) и средние индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) сеголеток горбуши в различных районах Охотского моря в октябре 2018 и 2019 гг. Районы: 5 — ионо-кашеваровский, 6 — северный, 7 — северный западнокамчатский, 8 — южный западнокамчатский, 9 — центральный глубоководный, 10 — присахалинский, 12 — южный глубоководный, 13 — прикурильский; объекты питания: I — Euphausiacea, II — Hyperiididae, III — Copepoda, IV — Decapoda, V — Pteropoda, VI — Coelenterata, VII — Oikopleura, VIII — Chaetognatha, IX — Pisces, X — Cephalopoda. Диаметр кругов соответствует среднему индексу наполнения желудков, цифры — номера районов

Fig. 1. Food composition (% WW) and mean index of stomach fullness (ИНЖ, ‰) for juvenile pink salmon in October, 2018–2019, by biostatistical areas of the Okhotsk Sea (numbers: 5 — St. Iona Island and Kashevarov Bank; 6 — northern coast; 7 — northern West Kamchatka coast; 8 — southern West Kamchatka coast; 9 — central deep-water area; 10 — Sakhalin coast; 12 — southern deep-water area; 13 — Kuril Islands). I — Euphausiacea, II — Hyperiididae, III — Copepoda, IV — Decapoda, V — Pteropoda, VI — Coelenterata, VII — Oikopleura, VIII — Chaetognatha, IX — Pisces, X — Cephalopoda. Circles diameter corresponds to the index of stomach fullness

Величину суточных рационов (СПР, % от массы тела) сеголеток горбуши и кеты определяли по методу Н.С. Новиковой [1949] в модификации А.В. Коган [1963]. Поскольку данных для расчета рационов кеты длиной более 40 см и других видов лососей оказалось недостаточно, значения их СПР в осенний период были взяты из литературных источников [Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008, 2011; и др.] и усреднены.

Пищевую обеспеченность лососей оценивали по соотношению «биомасса кормового зоопланктона/биомасса нектона и медуз» [Шунтов, 2016] и степени выедания лососями суточной продукции основных групп планктона. Состав и биомасса зоопланктона определены нами на основе обработки материалов планктонных съемок, выполненных в 2018–2019 гг. одновременно с траловыми [Шебанова и др., 2020; наши неопубликованные данные]. Суточная продукция планктонов рассчитана с использованием литературных данных по их Р/В-коэффициентам в Охотском море в осенний период [Шебанова, 2007, 2016; Шебанова, Чучукало, 2009; Чучукало и др., 2013; Шебанова и др., 2014].

## Результаты и их обсуждение

Основу рациона сеголеток горбуши составляли амфиподы и эвфаузииды, в меньшей степени копеподы, личинки декапод, сагитты и ойкоплевры (рис. 1). В

2018 г. интенсивность питания была средней — 112–153 ‰, минимальный ИНЖ (83 ‰) отмечен в прикурильском районе (13), максимальный (258 ‰) — в западно-камчатском (8) (рис. 1). В 2019 г. интенсивность питания рыб также находилась на среднем уровне — 84–118 ‰. Минимальная накормленность (18 ‰) наблюдалась в западнокамчатском, максимальная (307 ‰) — в прикурильском районе.

В питании сеголеток кеты в 2018 г. доминировали амфиподы и эвфаузииды и только в западнокамчатском районе — птероподы (рис. 2). В глубоководных районах (9–12) заметную долю пищи составляла молодь кальмаров. Накормленность была высокой в присахалинском (10) и западнокамчатском районах — 222–229 ‰. В других районах ИНЖ изменялись от 87 до 164 ‰. В 2019 г. в северо-восточных районах (6–8) сеголетки кеты потребляли в основном копепод, эвфаузиид, ойкоплевр и сагитт, а в южных (12, 13) и глубоководном (9) — амфипод и эвфаузиид. Степень накормленности сеголеток была средней и варьировала от 76 ‰ в 6–7-м районах до 168 ‰ в 13-м. Рацион крупной кеты формировали преимущественно амфиподы, эвфаузииды, молодь кальмаров и рыб. В 2018 г. эти особи питались слабо: ИНЖ изменялись от 8 ‰ в присахалинском районе до 31 ‰ в прикурильских. В 2019 г. ИНЖ кеты длиной 40–60 см составляли 0–133 ‰, а более крупной — 0–46 ‰.

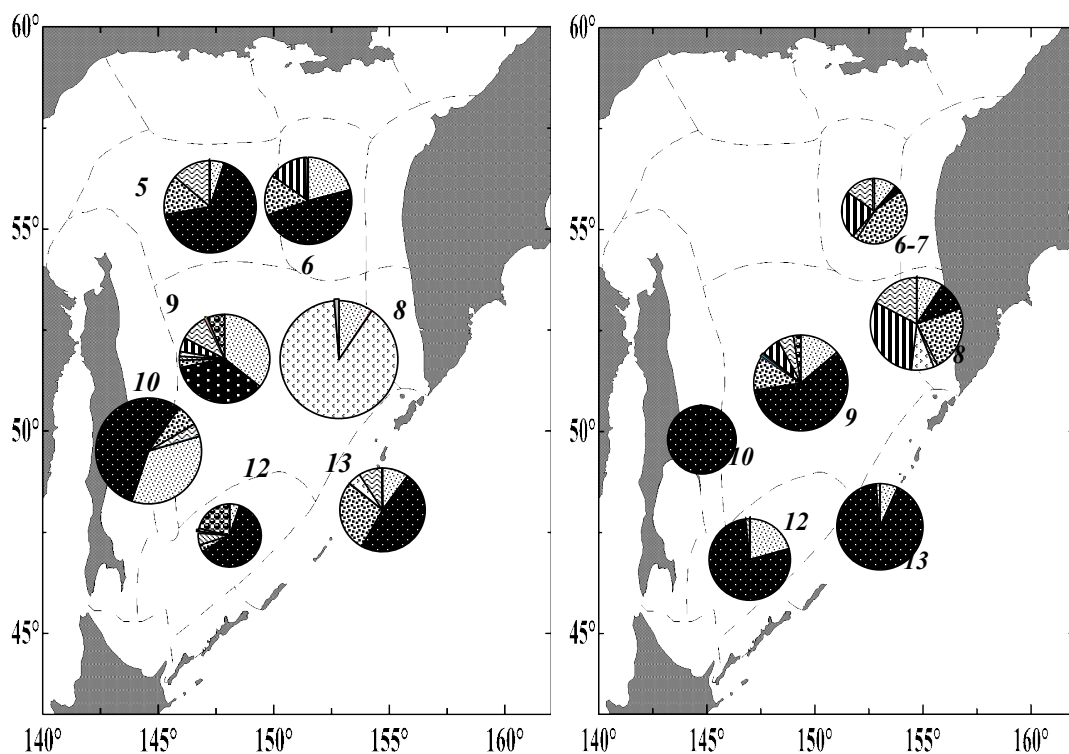


Рис. 2. Состав пищи (% массы) и средние индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) сеголеток кеты в разных районах Охотского моря в октябре 2018 и 2019 гг. Условные обозначения как на рис. 1

Fig. 2. Food composition (% WW) and mean index of stomach fullness (ИНЖ, ‰) for juvenile chum salmon in October 2018–2019, by biostatistical areas of the Okhotsk Sea (numbers). Legend as for Fig. 1

В пище сеголеток нерки в 2018 г. преобладали гиперииды и эвфаузииды, а в западнокамчатском районе также птероподы (рис. 3). Интенсивность питания была высокой — 102–214 ‰, кроме глубоководных районов (9 и 6) — 34–54 ‰. В 2019 г. рацион сеголеток нерки включал копепод, эвфаузиид, сагитт и амфипод, однако ни одна из указанных групп не доминировала. Накормленность молоди находилась на среднем

уровне — 43–137 ‰. Крупная нерка длиной 40–60 см встречалась в уловах редко, имела низкую накормленность (6–40 ‰ в 2018 г. и 0–34 ‰ в 2019 г.) и потребляла в основном эвфаузиид и гипериид.

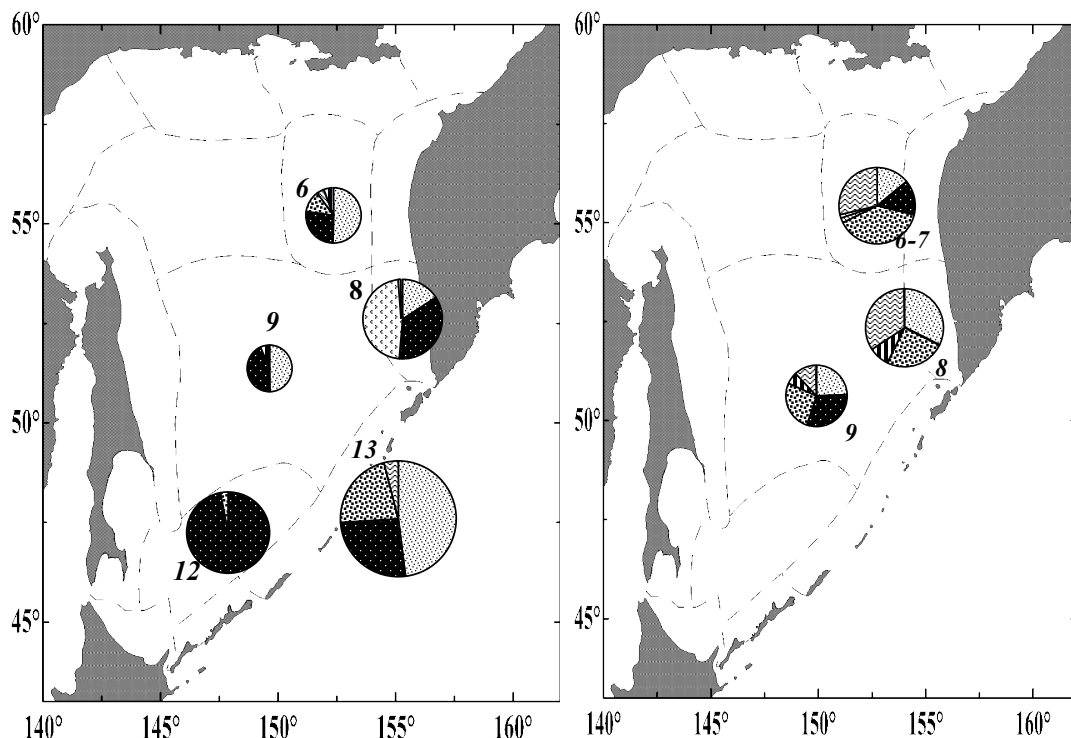


Рис. 3. Состав пищи (% массы) и средние индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) сеголеток нерки в разных районах Охотского моря в октябре 2018 и 2019 гг. Условные обозначения как на рис. 1

Fig. 3. Food composition (% WW) and mean index of stomach fullness (ИНЖ, ‰) for juvenile sockeye salmon in October 2018–2019, by biostatistical areas of the Okhotsk Sea (numbers). Legend as for Fig. 1

Основной пищей симы в зависимости от района были амфиподы, эвфаузииды и рыбы (рис. 4). В 2018 г. в 12 и 13-м районах значительную часть ее рациона составляли кальмары. Интенсивность питания сеголеток была низкой, в пределах 20–65 ‰, но у самых крупных особей достигала 103–104 ‰. В 2019 г. накормленность симы по районам изменялась от 9 до 240 ‰. Только в присахалинском и прикурильском районах в ее желудках преобладали гиперииды, при этом ИНЖ составляли всего 9–24 ‰ (рис. 5).

Молодь кижуча в 2018 г. активно потребляла зоопланктон, рыб и кальмаров, ИНЖ составляли 176–111 ‰. Однако в глубоководном районе (9), где основу ее рациона слагали амфиподы и эвфаузииды, питалась слабо — 31 ‰ (см. рис. 4). В 2019 г. в желудках кижуча преобладали амфиподы, птероподы, эвфаузииды и молодь рыб, при этом ИНЖ были невысоки — 13–68 ‰ (см. рис. 5).

Молодь чавычи, отмеченная только в западнокамчатском районе, потребляла в основном эвфаузиид и имела низкую накормленность (23–30 ‰) (рис. 5). Пища крупных особей, встречавшихся единично, состояла главным образом из кальмаров и рыб, а их ИНЖ варьировали от 70,0 до 266,0 ‰ в 2018 г. и от 1,4 до 276,0 ‰ в 2019 г.

Полученные нами данные по составу и соотношению компонентов рациона лососей находятся на уровне среднееголетних значений [Найденко и др., 2008; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Найденко, 2009; Дулепова, 2013; Горбатенко, 2018].

Анализ суточной ритмики питания сеголеток горбуши и кеты показал, что основное их питание приходилось на дневное и вечернее время. Величины СПР сеголеток



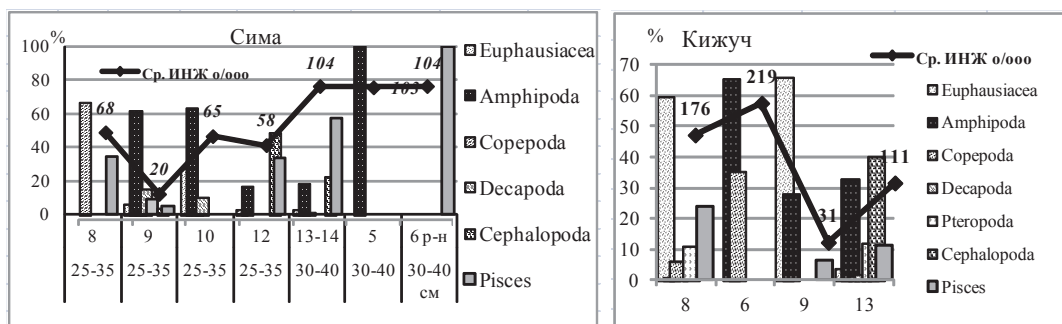


Рис. 4. Состав пищи (% массы) и средние индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) молоди сима и кижуча в разных районах Охотского моря в октябре 2018 г.

Fig. 4. Food composition (% WW) and mean index of stomach fullness (ИНЖ, ‰) for juvenile masu and coho salmon in October 2018, by biostatistical areas of the Okhotsk Sea (numbers)

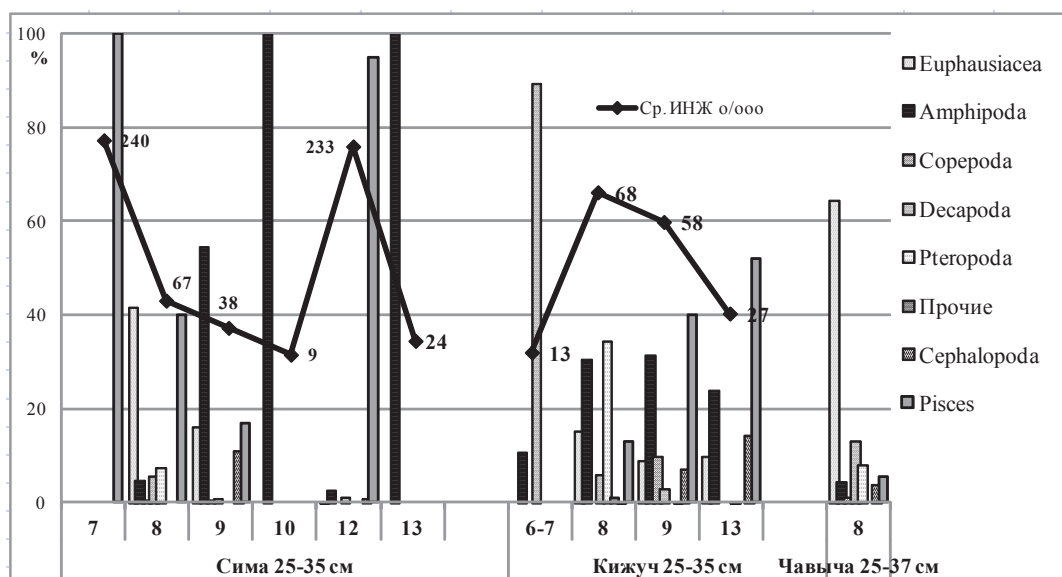


Рис. 5. Состав пищи (% массы) и средние индексы наполнения желудков (ИНЖ, ‰) сеголеток сима, кижуча и чавычи в разных районах Охотского моря в октябре 2019 г.

Fig. 5. Food composition (% WW) and mean index of stomach fullness (ИНЖ, ‰) for juvenile masu, coho and chinook salmon in October 2019, by biostatistical areas of the Okhotsk Sea (numbers)

горбуши и кеты оценены нами соответственно в 4,96 и 5,02 % от массы тела в 2019 г. и в 5,5 и 6,2 % в 2018 г., что близко к данным предыдущих лет [Шунтов, Темных, 2008, 2011]. Значения СПР кеты длиной более 40 см и других лососей, взятые из литературы, составили 1,27–4,50 %.

На основе полученных трофологических характеристик лососей были рассчитаны объемы суточного потребления ими кормовых организмов, которые составили 14,623 тыс. т в 2018 г. и 8,135 тыс. т в 2019 г. (табл. 1, 2).

Более 90 % суммарного рациона исследованных рыб составлял зоопланктон, главным образом амфиподы (42–56 %), эвфаузииды (15–28 %), копеподы (8–10 %) и сагитты (3–5 %). Основными потребителями пищевых ресурсов были сеголетки горбуши (47–43 %) и кеты (33–38 %), имевшие наиболее значительную биомассу и интенсивность питания. В осенний период основной рацион молоди горбуши, кеты и нерки составляет зоопланктон, а молодь кижуча и чавычи переходит на питание преимущественно рыбами и кальмарами [Волков, 1996; Коваль 2007], хотя осенью 2018–2019 гг. зоопланктон был основным компонентом рациона молоди кижуча и чавычи (табл. 1, 2).

Таблица 1

Суточное потребление пищи лососями в эпипелагиали Охотского моря в октябре 2018 г., тыс. т

Table 1

Daily food consumption by salmons in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in October 2018, 10<sup>3</sup> t

| Компонент пищи       | Горбуша       | Кета  |       | Нерка |       | Сима  | Кижуч | Чавыча |       |
|----------------------|---------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|
|                      | Длина рыб, см |       |       |       |       |       |       |        |       |
|                      | 19–35         | 18–35 | 40–60 | 20–35 | 40–60 | 25–38 | 20–35 | 20–30  | 40–60 |
| Coelenterata         | 0,011         | 0,022 | 0,025 | –     | 0,001 | –     | –     | –      | –     |
| Copepoda             | 0,604         | 0,318 | 0,106 | 0,048 | 0,011 | 0,009 | 0,009 | –      | –     |
| Amphipoda            | 3,276         | 2,138 | 0,407 | 0,164 | 0,037 | 0,066 | 0,078 | –      | –     |
| Euphausiacea         | 2,236         | 1,039 | 0,266 | 0,233 | 0,113 | 0,012 | 0,154 | 0,035  | –     |
| Pteropoda            | 0,07          | 0,235 | 0,034 | 0,044 | –     | –     | 0,022 | –      | –     |
| Oikopleura           | 0,081         | 0,305 | –     | 0,025 | –     | –     | –     | –      | –     |
| Chaetognatha         | 0,212         | 0,188 | 0,074 | 0,001 | 0,009 | –     | –     | –      | –     |
| Прочие               | 0,375         | 0,154 | 0,116 | 0,039 | 0,007 | 0,014 | 0,001 | 0,031  | –     |
| Планктон, тыс. т     | 6,865         | 4,399 | 1,028 | 0,554 | 0,178 | 0,101 | 0,264 | 0,066  | –     |
| Планктон, %          | 99,9          | 92,4  | 64,1  | 100   | 98,9  | 48,8  | 75,6  | 93,0   | –     |
| Cephalopoda, juv.    | –             | 0,364 | 0,429 | –     | 0,002 | 0,054 | 0,041 | –      | 0,026 |
| Pisces, juv.         | 0,005         | –     | 0,146 | –     | –     | 0,052 | 0,044 | 0,005  | –     |
| Нектон, тыс. т       | 0,005         | 0,364 | 0,575 | –     | 0,002 | 0,106 | 0,085 | 0,005  | 0,026 |
| Нектон, %            | 0,1           | 7,6   | 35,9  | –     | 1,1   | 51,2  | 24,4  | 7,0    | 100   |
| Всего, тыс. т        | 6,870         | 4,763 | 1,603 | 0,554 | 0,180 | 0,207 | 0,349 | 0,071  | 0,026 |
| Всего, %             | 47,0          | 32,6  | 10,9  | 3,8   | 1,2   | 1,4   | 2,4   | 0,5    | 0,2   |
| Биомасса рыб, тыс. т | 124,94        | 76,85 | 64,12 | 13,56 | 8,53  | 8,58  | 10,26 | 1,57   | 1,03  |
| СПР, % массы тела    | 5,50          | 6,20  | 2,50  | 4,08  | 2,10  | 2,40  | 3,40  | 4,50   | 2,50  |

Таблица 2

Суточное потребление пищи лососями в эпипелагиали Охотского моря в октябре 2019 г., тыс. т

Table 2

Daily food consumption by salmons in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in October 2019, 10<sup>3</sup> t

| Компонент пищи       | Горбуша       | Кета  |       |       |       | Нерка |       | Сима  | Кижуч | Чавыча |  |
|----------------------|---------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|--|
|                      | Длина рыб, см |       |       |       |       |       |       |       |       |        |  |
|                      | 20–35         | 20–38 | 40–60 | > 60  | 20–38 | 40–60 | 25–42 | 25–35 | 25–37 | 40–60  |  |
| Coelenterata         | 0,006         | 0,008 | 0,032 | 0,018 | +     | 0,005 | 0,004 | 0,001 | –     | –      |  |
| Copepoda             | 0,358         | 0,395 | 0,004 | –     | 0,028 | –     | +     | 0,005 | 0,007 | –      |  |
| Amphipoda            | 2,179         | 1,724 | 0,468 | 0,045 | 0,018 | 0,040 | 0,029 | 0,072 | 0,007 | +      |  |
| Euphausiacea         | 0,491         | 0,401 | 0,119 | 0,001 | 0,025 | 0,017 | 0,011 | 0,031 | 0,100 | –      |  |
| Pteropoda            | 0,065         | 0,028 | 0,003 | 0,002 | 0,001 | 0,006 | 0,001 | 0,047 | 0,012 | –      |  |
| Oikopleura           | 0,007         | 0,240 | –     | –     | 0,006 | –     | –     | +     | –     | –      |  |
| Chaetognatha         | 0,157         | 0,191 | 0,006 | +     | 0,022 | –     | +     | –     | –     | –      |  |
| Прочие               | 0,086         | 0,021 | 0,014 | –     |       | 0,001 | 0,001 | 0,012 | 0,020 | –      |  |
| Планктон, тыс. т     | 3,349         | 3,008 | 0,646 | 0,066 | 0,100 | 0,069 | 0,046 | 0,168 | 0,146 | +      |  |
| Планктон, %          | 96,6          | 98,0  | 85,0  | 54,5  | 100   | 100   | 43,4  | 68,0  | 93,6  | +      |  |
| Cephalopoda, juv.    | 0,091         | 0,062 | +     | –     | –     | –     | 0,003 | 0,011 | –     | 0,033  |  |
| Pisces, juv.         | 0,026         | –     | 0,114 | 0,055 | +     | –     | 0,057 | 0,068 | 0,010 | 0,007  |  |
| Нектон, тыс. т       | 0,117         | 0,062 | 0,114 | 0,055 | +     | –     | 0,060 | 0,079 | 0,010 | 0,040  |  |
| Нектон, %            | 3,4           | 2,0   | 15,0  | 45,5  | +     | –     | 56,6  | 32,0  | 6,4   | 100    |  |
| Всего, тыс. т        | 3,466         | 3,070 | 0,760 | 0,121 | 0,100 | 0,069 | 0,106 | 0,247 | 0,156 | 0,040  |  |
| Всего, %             | 42,6          | 37,8  | 9,3   | 1,5   | 1,2   | 0,9   | 1,3   | 3,0   | 1,9   | 0,5    |  |
| Биомасса рыб, тыс. т | 69,86         | 61,12 | 30,26 | 9,55  | 2,69  | 3,65  | 4,45  | 7,53  | 3,46  | 1,60   |  |
| СПР. % массы тела    | 4,96          | 5,02  | 2,50  | 1,27  | 3,70  | 1,90  | 2,40  | 3,30  | 4,50  | 2,50   |  |

Примечание. «+» — биомасса менее 0,001 тыс. т.

Одним из показателей, применяемых в ТИНРО для анализа обеспеченности пищевой планктонной нектона, является соотношение биомасс зоопланктона и двухмесячного рациона его потребителей [Шунтов, 2016]. Наши расчеты (табл. 3), выполненные по материалам, полученным в более короткие сроки (13–18 сут), показали незначительную степень выедания лососями как в целом биомассы зоопланктона (0,2–0,3 %), так и отдельных его групп (0,04–2,0 %), кроме птеропод и ойкоплеур, выедание которых составило соответственно 4,0–7,0 и 7,0–12,0 % (табл. 3).

Таблица 3

Соотношение биомассы кормового зоопланктона и его потребления лососями (тыс. т) в эпипелагиали Охотского моря в октябре 2018 и 2019 гг.

Table 3

Ratio of forage zooplankton biomass to its consumption by salmon (10<sup>3</sup> t) in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in October 2018 and 2019

| Компонент    | Биомасса зоопланктона |                | Потребление   |                |              |               | Соотношение биомасса/рацион |            | Доля выедания от биомассы планктона, % |             |
|--------------|-----------------------|----------------|---------------|----------------|--------------|---------------|-----------------------------|------------|----------------------------------------|-------------|
|              | 2018 г.               | 2019 г.        | 2018 г.       |                | 2019 г.      |               | 2018 г.                     | 2019 г.    | 2018 г.                                | 2019 г.     |
|              |                       |                | 1 сут         | 18 сут         | 1 сут        | 13 сут        |                             |            |                                        |             |
| Coelenterata | 1463,0                | 712,0          | 0,059         | 1,062          | 0,074        | 0,962         | 1378                        | 740        | 0,10                                   | 0,10        |
| Copepoda     | 24473,0               | 18081,0        | 1,105         | 19,890         | 0,797        | 10,361        | 1230                        | 1745       | 0,10                                   | 0,10        |
| Amphipoda    | 6708,0                | 7104,0         | 6,166         | 110,988        | 4,582        | 59,566        | 60                          | 119        | 1,70                                   | 0,80        |
| Euphausiacea | 14804,0               | 4901,0         | 4,088         | 73,584         | 1,196        | 15,548        | 201                         | 315        | 0,50                                   | 0,30        |
| Pteropoda    | 111,1                 | 49,0           | 0,405         | 7,290          | 0,165        | 2,145         | 15                          | 23         | 6,60                                   | 4,40        |
| Oikopleura   | 110,0                 | 27,0           | 0,411         | 7,398          | 0,253        | 3,289         | 15                          | 8          | 6,70                                   | 12,20       |
| Chaetognatha | 22614,0               | 13308,0        | 0,484         | 8,712          | 0,376        | 4,888         | 2596                        | 2723       | 0,04                                   | 0,04        |
| Прочие       | 429,2                 | 599,0          | 0,737         | 13,266         | 0,155        | 2,015         | 32                          | 297        | 3,10                                   | 0,30        |
| <b>Всего</b> | <b>70712,3</b>        | <b>44781,0</b> | <b>13,455</b> | <b>242,190</b> | <b>7,598</b> | <b>98,774</b> | <b>292</b>                  | <b>453</b> | <b>0,30</b>                            | <b>0,20</b> |

В общих объемах потребления пищи наибольшее значение лосося имели в южной части Охотского моря летом. Их доля потребления составила 6–13 %, но они потребляли значительно меньше, чем другие массовые виды нектона [Найденко, 2009]. В целом в Охотском море среди доминирующих видов нектона (минтай, сельдь, мойва, серебрянка, лососи, кальмары) доля выедания лососями валового запаса зоопланктона и его основных групп очень мала — 0,2 %, кроме амфипод (в основном — гипериид *Themisto pacifica* — 3,4 %) [Горбатенко, 2018].

В нашем случае более приемлемым является соотношение биомасс зоопланктона и нектона. По данным многолетних наблюдений [Шунтов, 2016], осенью в эпипелагиали Охотского моря минимальная кратность этого соотношения (в среднем 2,0–3,9) была характерна, как правило, для 7 и 8-го западнокамчатских районов в связи со стабильно высокими биомассами нектона, а максимальные (в среднем 63–52) — для центрального (9) и южного (12) глубоководных районов с более обильной кормовой базой и разреженными концентрациями нектона. В то же время, как подчеркивает В.П. Шунтов [2016], во всех районах этот показатель подвержен значительной межгодовой изменчивости, что отражает возможность формирования различных (порой очень контрастных) ситуаций с обеспеченностью нектона пищей. Об этом свидетельствуют и полученные нами данные (рис. 6). Если в 2018 г. соотношение «биомасса зоопланктона/биомасса нектона и медуз» было минимальным в 8-м районе (14), а максимальным — в 5 и 10-м районах (122–148), то в 2019 г. в 6–8-м районах оно достигало 114–147, а в 10-м районе составляло всего 6. Таким образом, в один и тот же период наблюдений смежных лет как наименее, так и наиболее благоприятные условия для нагула нектона складывались в противоположных частях моря (северо-восточной и северо-западной). В центральном



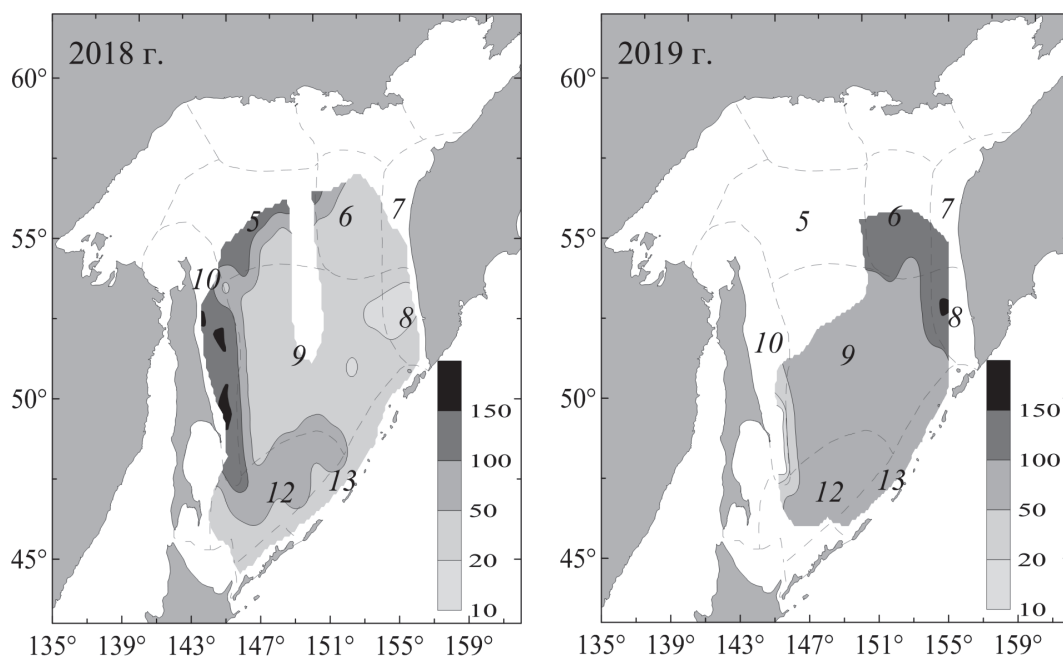


Рис. 6. Соотношение биомассы кормового планктона и биомассы нектона и медуз в эпипелагиали различных районов Охотского моря в октябре 2018 и 2019 гг.

Fig. 6. Ratio of forage plankton biomass to nekton and jellyfish biomass in the epipelagic layer of the Okhotsk Sea in October 2018 and 2019, by biostatistical areas

(9) и южных (12, 13) районах, судя по соотношению биомасс кормового планктона и нектона (в 2018 г. (30–97) : 1 и в 2019 г. (56–76) : 1), дефицита зоопланктона не было.

Однако величина биомассы зоопланктона неполностью характеризует его кормовой потенциал, поэтому для оценки степени использования кормовой базы более показательным является сравнение объемов потребления и продукции зоопланктона исходя из того, что нормальное функционирование популяций возможно при изъятии до 30 % вновь создаваемого органического вещества [Заика, 1983; Дулепова, 2013]. Как известно, в дальневосточных морях объемы годового потребления нектоном продукции зоопланктона невелики [Дулепова, 2013; Шунтов, 2016], хотя в отдельные сезоны нередки случаи утилизации не только всей продукции, но и значительной части биомассы некоторых видов и групп кормовых организмов [Дулепова и др., 2005]. По нашим данным, подобная ситуация наблюдалась в Охотском море в октябре 2018 г., когда потребление лососями суточной продукции амфипод в северо-восточных районах (6–8) достигало 97 %, а эвфаузиид — более 200 % (табл. 4).

Высокая степень выедания продукции ракообразных была отмечена и в глубоководной части моря: амфипод — 48–85 % (9, 12-й районы), эвфаузиид — 43 % (9-й район). В целом на исследованной в 2018 г. акватории потребление суточной продукции указанных групп составило соответственно 48 и 27 %. В октябре 2019 г. этот показатель был вдвое ниже (24 % для амфипод и 12 % для эвфаузиид), а максимальные его значения не превышали соответственно 31 и 28 %. Потребление лососями суточной продукции копепод и сагитт в оба года наблюдений находилось на низком уровне (не более 2,0 %), но эти группы зоопланктона, кроме них и мелкий нектон, можно рассматривать как кормовой резерв для лососей [Шунтов, Темных, 2008].

Очевидно, что с учетом питания остальных массовых видов эпипелагического нектона и планктонных хищников степень выедания продукции зоопланктона должна быть гораздо выше, что может свидетельствовать о недостаточной обеспеченности нектона основными компонентами корма и существовании в отдельных районах моря

Таблица 4

Потребление лососями суточной продукции основных групп зоопланктона в эпипелагиали  
Охотского моря в октябре 2018 и 2019 гг., тыс. т

Table 4

Grazing by salmon upon daily production of the main taxonomic groups of zooplankton in the  
epipelagic layer of the Okhotsk Sea in October 2018 and 2019, 10<sup>3</sup> t

| Рай-<br>он | Показатель                 | Copepoda |         | Amphipoda |         | Euphausiacea |         | Chaetognatha |         | Всего   |         |
|------------|----------------------------|----------|---------|-----------|---------|--------------|---------|--------------|---------|---------|---------|
|            |                            | 2018 г.  | 2019 г. | 2018 г.   | 2019 г. | 2018 г.      | 2019 г. | 2018 г.      | 2019 г. | 2018 г. | 2019 г. |
| 5          | Продукция                  | 32,20    | Н.д     | 20,30     | Н.д     | 7,10         | Н.д     | 21,0         | Н.д     | 80,60   | Н.д     |
|            | Потребление                | 0,01     | Н.д     | 0,40      | Н.д     | 0,05         | Н.д     | 0,02         | Н.д     | 0,48    | Н.д     |
|            | Доля от<br>продукции,<br>% | 0,03     | Н.д     | 2,0       | Н.д     | 0,70         | Н.д     | 0,10         | Н.д     | 0,60    | Н.д     |
| 6–7        | Продукция                  | 451,20   | 871,60  | 25,30     | 10,20   | 9,40         | 20,0    | 13,60        | 23,2    | 499,50  | 925,0   |
|            | Потребление                | 7,70     | 4,10    | 24,60     | 1,20    | 23,40        | 1,80    | 0,10         | 1,8     | 55,80   | 8,90    |
|            | Доля от<br>продукции,<br>% | 1,70     | 0,50    | 97,20     | 11,80   | 248,90       | 9,0     | 0,70         | 7,8     | 11,20   | 1,0     |
| 8          | Продукция                  | –        | 402,50  | 10,90     | 11,10   | 2,40         | 8,80    | –            | 57,20   | 13,30   | 479,60  |
|            | Потребление                | –        | 0,60    | 1,0       | 1,10    | 5,20         | 2,50    | –            | 0,50    | 6,20    | 4,70    |
|            | Доля от<br>продукции,<br>% | –        | 0,20    | 9,20      | 9,90    | 216,70       | 28,40   | –            | 0,90    | 46,60   | 1,0     |
| 9          | Продукция                  | 825,90   | 631,90  | 100,40    | 140,60  | 83,40        | 43,50   | 254,30       | 171,0   | 1264,0  | 987,0   |
|            | Потребление                | 7,10     | 5,50    | 48,30     | 43,90   | 35,70        | 8,90    | 8,30         | 2,60    | 99,40   | 60,90   |
|            | Доля от<br>продукции,<br>% | 0,90     | 0,90    | 48,10     | 31,20   | 42,80        | 20,50   | 3,30         | 1,50    | 7,90    | 6,20    |
| 10         | Продукция                  | 93,80    | 9,40    | 21,20     | 10,90   | 140,20       | 3,60    | 63,10        | –       | 318,30  | 23,90   |
|            | Потребление                | 0,40     | 0,006   | 4,10      | 3,10    | 3,30         | 0,50    | 0,05         | –       | 7,85    | 3,60    |
|            | Доля от<br>продукции,<br>% | 0,40     | 0,10    | 19,30     | 28,40   | 2,40         | 13,90   | 0,10         | –       | 2,50    | 15,10   |
| 12         | Продукция                  | 100      | 13,60   | 34,0      | 46,10   | 23,0         | 42,60   | –            | 29,60   | 157,0   | 131,90  |
|            | Потребление                | 2,70     | 0,003   | 28,80     | 4,90    | 4,30         | 1,20    | –            | 0,03    | 35,80   | 6,13    |
|            | Доля от<br>продукции,<br>% | 2,70     | 0,02    | 84,70     | 10,60   | 18,70        | 2,80    | –            | 0,10    | 22,80   | 4,70    |
| 13         | Продукция                  | 41,60    | –       | 17,20     | 31,20   | 4,10         | 7,0     | 83,30        | 11,80   | 146,20  | 50,0    |
|            | Потребление                | 0,80     | –       | 2,70      | 5,30    | 1,0          | 0,60    | 0,02         | 0,07    | 4,52    | 6,0     |
|            | Доля от<br>продукции,<br>% | 1,90     | –       | 15,70     | 17,0    | 24,40        | 8,60    | 0,02         | 0,60    | 3,10    | 12,0    |
| Все-<br>го | Продукция                  | 1544,70  | 1929,0  | 229,30    | 250,10  | 269,60       | 125,50  | 435,30       | 292,80  | 2478,90 | 2597,40 |
|            | Потребление                | 18,71    | 10,20   | 109,90    | 59,50   | 72,95        | 15,50   | 8,49         | 5,0     | 210,05  | 90,20   |
|            | Доля от<br>продукции,<br>% | 1,20     | 0,50    | 47,90     | 23,80   | 27,10        | 12,40   | 2,0          | 1,70    | 8,50    | 3,50    |

Примечание. «Н.д» — нет данных (в 2019 г. район не вошел в съемку); «–» — компонент в питании отсутствовал.

напряженности между потребителями (особенно в 2018 г.). С другой стороны, присутствие в эпипелагиали других видов нектона, рацион которых включает гипериид, эвфаузиид, не способно снизить кормовую базу молоди. Это связано либо с небольшими по сравнению с лососями их собственными биомассами (северный кальмар), либо с незначительными величинами их суточных рационов (серебрянка) [Дулепова, 1998]. Результаты многолетнего гидробиологического и трофологического мониторинга показали, что отмеченные выше ситуации не являются критическими в силу непродолжительности их существования, а также миграционной активности и высокой пластичности питания лососей, способных легко восполнять дефицит излюбленной пищи (амфипод и эвфаузиид) другими массовыми видами планктона и мелким нектоном [Шунтов, Темных, 2008, 2011; Шунтов, 2016].

### **Заключение**

Осенью 2018–2019 гг. в Охотском море качественный состав пищевых спектров лососей был довольно разнообразен, но в рационе молоди горбуши и кеты преобладали гиперииды, имевшие в южной части моря относительно высокую биомассу. Значительную часть составляли также эвфаузииды, копеподы, сагитты, птероподы и ойкоплевры. Кроме того, в пище симы, кижуча и чавычи присутствовали декаподы, рыбы и кальмары. Данные по составу и соотношению компонентов рациона лососей находятся на уровне среднесезонных значений.

Среди лососей основными потребителями зоопланктона были сеголетки горбуши и кеты (84 %): у сеголеток горбуши доля зоопланктона в рационе составляла около 100 % (рыб — 0,3 %), у сеголеток кеты — 98 % (кальмаров — 2,0 %).

Степень выедания лососями пищи была незначительной как всей биомассы зоопланктона (0,2–0,3 %), так и отдельных его групп (0,04–2,0 %), кроме птеропод и ойкоплевр, выедание которых составило соответственно 4,0–7,0 и 7,0–12,0 %.

При сравнении объемов потребления и продукции зоопланктона для оценки степени использования кормовой базы выяснилось, что в октябре 2018 г. потребление лососями суточной продукции амфипод в северо-восточных районах (6–8) достигало 97 %, а эвфаузиид — более 200 %. Высокая степень выедания продукции этих ракообразных была отмечена и в глубоководной части моря: амфипод — 48–85 % (9, 12-й районы), эвфаузиид — 43 % (9-й район). В целом на исследованной в 2018 г. акватории потребление суточной продукции указанных групп составило соответственно 48 и 27 %. В октябре 2019 г. этот показатель был вдвое ниже — 24 % для амфипод и 12 % для эвфаузиид, а его максимальные значения не превышали соответственно 31 и 28 %. Потребление лососями суточной продукции копепод и сагитт в оба года наблюдений находилось на низком уровне (не более 2,0 %).

В один и тот же период наблюдений в 2018 и 2019 гг. как наименее, так и наиболее благоприятные условия для нагула нектона складывались в противоположных частях моря — северо-восточной и северо-западной. В центральном (9) и южных (12, 13) районах, судя по соотношению биомасс кормового планктона и нектона (в 2018 г. (30–97) : 1 и в 2019 г. (56–76) : 1), дефицита зоопланктона не было, кроме того, лососи способны легко восполнять дефицит излюбленной пищи (амфипод и эвфаузиид) другими массовыми видами планктона и мелким нектоном.

### **Благодарности**

Авторы глубоко признательны сотрудникам ТИНРО Л.М. Гостренко, А.М. Слабинскому, А.С. Хлебородову и Д.С. Трухину, принимавшим участие в сборе и обработке первичных материалов.

### **Финансирование работы**

Исследование не имело спонсорской поддержки.

## Соблюдение этических стандартов

Авторы заявляют, что у них нет конфликтов интересов. Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены.

## Список литературы

**Волков А.Ф.** Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996. — 70 с.

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

**Горбатенко К.М.** Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 421 с.

**Дулепова Е.П.** Использование кормовой базы nekтоном в периоды его высокой численности в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 146–163.

**Дулепова Е.П.** Сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* в трофической структуре эпипелагиали южной части Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 5. — С. 633–640.

**Дулепова Е.П., Дулепов В.И., Ефимкин А.Я.** Сравнительный анализ питания кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) и горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в Беринговом море в летний период // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 140. — С. 118–129.

**Заика В.Е.** Сравнительная продуктивность гидробионтов : моногр. — Киев : Наук. думка, 1983. — 206 с.

**Коваль М.В.** Кормовая база и особенности питания тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского и Берингова морей и в северной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2007. — 24 с.

**Коган А.В.** О суточном рационе и ритме питания леща *Abramis brama* (L.) Цимлянского водохранилища // Вопр. ихтиол. — 1963. — Т. 3, вып. 2(27). — С. 596–601.

**Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 235 с.

**Найденко С.В.** Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре верхней эпипелагиали южной части Охотского моря // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 167–171.

**Найденко С.В., Ефимкин А.Я., Лаженцев А.Е. и др.** Избирательность питания молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 18–36.

**Новикова Н.С.** О возможности определения суточного рациона рыб в естественных условиях // Вестн. МГУ. Сер. Биология. — 1949. — № 9. — С. 115–134.

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

**Старовойтов А.Н., Шейбак Ю.А., Дудков С.П. и др.** Новые данные о составе nekтона и макропланктона и результаты тралового учета посткатадромной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Беринговом и Охотском морях осенью 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2019. — С. 146–154.

**Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

**Чучукало В.И., Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция эвфаузиид в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 173. — С. 164–183.

**Шебанова М.А.** Продукция некоторых массовых видов копепоид в Охотском море в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 148. — С. 221–237.

**Шебанова М.А.** Соматическая продукция и жизненные циклы сагитты *Parasagitta elegans* в Охотском и Беринговом морях // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана : мат-лы 4-й междунар. науч.-техн. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2016. — Ч. 1. — С. 218–222.

**Шебанова М.А., Кузнецова Н.А., Пуцина О.И.** Состояние планктонного сообщества Охотского моря в осенний период 2019 г. // Актуальные проблемы освоения биологических

ресурсов Мирового океана : мат-лы 5-й междунар. науч.-техн. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2020. — Ч. 1. — С. 203–207.

**Шебанова М.А., Чучукало В.И.** Биология *Calanus glacialis* в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 203–217.

**Шебанова М.А., Чучукало В.И., Горбатенко К.М.** Жизненные циклы, соматическая продукция гиперидов в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 155–176.

**Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — Т. 2. — 604 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.

## References

**Volkov, A.F.**, Zooplankton epipelagial of the Far Eastern seas: community composition, inter-annual dynamics, importance in the nutrition of nekton, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1996.

**Volkov, A.F.**, Technique of collecting and processing the samples of plankton and the samples on nekton feeding (step-by-step instructions), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 154, pp. 405–416.

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

**Dulepova, E.P.**, Utilization of forage resources by nekton in periods of its high abundance in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 146–163.

**Dulepova, E.P.**, Fingerlings of *Oncorhynchus gorbuscha* and *O. keta* in the trophical structure of the epipelagial zone of the southern part of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ichthyol.*, 1998, vol. 38, no. 5, pp. 633–640.

**Dulepova, E.P., Dulepov, V.I., and Efimkin, A.Ya.**, Comparative analysis of feeding of the chum *Oncorhynchus keta* (Walbaum) and pink *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) salmon in Bering Sea in summer, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 140, pp. 118–129.

**Zaika, V.E.**, *Sravnitel'naya produktivnost' gidrobiontov* (Comparative Productivity of Aquatic Organisms), Kiev: Naukova Dumka, 1983.

**Koval, M.V.**, Food supply and nutritional characteristics of Pacific salmon in the Kamchatka waters of the Okhotsk and Bering seas and in the northern part of the Pacific Ocean, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky, 2007.

**Kogan, A.V.**, About the daily diet and feeding rhythm of the bream *Abramis brama* (L.) of the Tsimlyansk reservoir, *Vopr. Ichthyol.*, 1963, vol. 3, no. 2 (27), pp. 596–601.

**Kuznetsova, N.A.**, *Pitaniye i pishchevye otnosheniya nektona v epipelagiali severnoi chasti Okhotskogo morya* (Diet and Feeding Interactions of Nekton in the Epipelagic Zone of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.

**Naidenko, S.V.**, The role of Pacific salmon in the trophic structure of the upper epipelagic zone of the southern part of the Sea of Okhotsk, in *Byull. no. 4 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 4 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2009, pp. 167–171.

**Naidenko, S.V., Efimkin, A.Ya., Lazhentsev, A.E., Kuznetsova, N.A., Kosenok, N.S., and Slabinsky, A.M.**, Selectivity in the diet of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Bering, Okhotsk, and Japan Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 152, pp. 18–36.

**Novikova, N.S.**, On the possibility of determining the daily ration of fish in natural conditions, *Vestn. Mosk. Gos. Univ., Ser. Biologiya*, 1949, no. 9, pp. 115–134.

**Chuchukalo, V.I. and Volkov, A.F.**, *Rukovodstvo po izucheniyu pitaniya ryb* (Guide to the Study of Diet of Fish), Vladivostok: TINRO, 1986.

**Starovoitov, A.N., Sheibak, Yu.A., Dudkov, S.P., Gritsay, E.V., Shevlyakov, V.A., and Dederer, N.A.**, New data on the nekton and macroplankton community and the results of trawl census of post-catadromous pink salmon fry in the Bering and Okhotsk seas in the fall of 2019, in *Byull. no. 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 14 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 146–154.



**Chuchukalo, V.I.**, *Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryakh* (Diet and Feeding Interactions among Nekton and Nektobenthos in the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

**Chuchukalo, V.I., Shebanova, M.A., Dulepova, E.P., and Gorbatenko, K.M.**, Life cycles and somatic production of euphausiids in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 164–183.

**Shebanova, M.A.**, Production of some mass species of Copepoda in the Okhotsk Sea in summer-autumn, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 148, pp. 221–237.

**Shebanova, M.A.**, Somatic production and life cycles of the *Parasagitta elegans sagitta* in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea, in *Mater. 4 mezhdunar. nauchno-tech. conf. "Aktual'nye problemy osvoeniya biologicheskikh resursov Mirovogo okeana"* (Proc. 4<sup>th</sup> Int. Sci. Tech. Conf. "The Actual Problems of Development of Biological Resources of the World Ocean"), Vladivostok: Dal'rybvuz, 2016, part 1, pp. 218–222.

**Shebanova, M.A., Kuznetsova, N.A., and Pushchina, O.I.**, State of the plankton community of the Sea of Okhotsk in the autumn period of 2019, in *Mater. 5 mezhdunar. nauchno-tech. conf. "Aktual'nye problemy osvoeniya biologicheskikh resursov Mirovogo okeana"* (Proc. 5<sup>th</sup> Int. Sci. Tech. Conf. "The Actual Problems of Development of Biological Resources of the World Ocean"), Vladivostok: Dal'rybvuz, 2020, part 1, pp. 203–207.

**Shebanova, M.A. and Chuchukalo, V.I.**, Biology of *Calanus glacialis* in the Far Eastern seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 156, pp. 203–217.

**Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Gorbatenko, K.M.**, Life cycles and somatic production of hyperiids in the Okhotsk and Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 155–176.

**Shuntov, V.P.**, *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, vol. 2.

**Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikhookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1.

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

Поступила в редакцию 1.02.2021 г.

После доработки 15.02.2021 г.

Принята к публикации 26.02.2021 г.