

УДК 574.584(265.24)

**В.И. Радченко¹, А.Н. Канзепарова², А.А. Сомов², И.В. Григоров^{3*}**

¹ Комиссия по анадромным рыбам северной части Тихого океана, Suite 502, 889 West Pender Street, Ванкувер, Британская Колумбия, V6C 3B2, Канада;

² Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО), 690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;

³ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17

ОБИЛИЕ И ЭКОЛОГИЯ МИКТОФОВЫХ РЫБ (МУСТОРНИДАЕ) В ЗАЛИВЕ АЛЯСКА В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

Распределение и численность четырех массовых видов миктофид в верхней эпипелагиали северо-восточной части Тихого океана в зимний период проанализированы на основе результатов траловых съемок в зал. Аляска в 2019 и 2020 гг. Выявлено, что в сообществе миктофовых рыб в рассматриваемом слое численно доминирует западная тарлетонбения *Tarletonbeania crenularis*. Этот тип сообщества с преобладанием западной тарлетонбении охватывает всю восточную часть зоны субарктического фронта от 150° з.д. до границы ИЭЗ Канады. Численность и биомасса четырех массовых видов миктофид в северо-западной и северо-восточной частях Тихого океана при этом оказались сопоставимыми. В северо-восточной части Тихого океана зимой в уловах светлоперого стенобраха *Stenobranchius leucopsarus* преобладала мелкозерная молодь. Вероятно, она в этот период интенсивно переносится Субарктическим течением и в дальнейшем концентрируется в Беринговом море. Обсуждаются особенности суточных вертикальных миграций массовых видов миктофид. Новые наблюдения подтверждают общие представления о функциональной роли миктофид в морских сообществах.

Ключевые слова: миктофиды, мезопелагические рыбы, функционирование морских сообществ, морская экология, биомасса, залив Аляска, северо-восточная часть Тихого океана.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-292-312.

* Радченко Владимир Иванович, кандидат биологических наук, исполнительный директор, e-mail: vlad@npafc.org; Канзепарова Альбина Назиповна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: albina.kanzeparova@tinro-center.ru; Сомов Алексей Александрович, заведующий сектором, e-mail: aleksey.somov@tinro-center.ru; Григоров Игорь Владимирович, ведущий специалист, e-mail: grigorov@vniro.ru.

Radchenko Vladimir I., Ph.D., executive director, NPAFC, Suite 502, 889 West Pender Street, Vancouver, B.C., V6C 3B2, Canada, e-mail: vlad@npafc.org; Kanzeparova Albina N., Ph.D., leading researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: albina.kanzeparova@tinro-center.ru; Somov Alexey A., head of section, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: aleksey.somov@tinro-center.ru; Grigorov Igor V., leading specialist, VNIRO, 17, V. Krasnoselskaya, Moscow, 107140, Russia, e-mail: grigorov@vniro.ru.

Radchenko V.I., Kanzeparova A.N., Somov A.A., Grigorov I.V. Abundance and ecology of Myctophidae fishes in the Gulf of Alaska in winter season // *Izv. TINRO.* — 2021. — Vol. 201, Iss. 2. — P. 292–312.

Distribution and abundance of myctophid fish species in the upper epipelagic layer are analyzed based on results of surveys in the Gulf of Alaska in winters of 2019 and 2020. A common myctophid community driven by blue lanternfish *Tarletonbeania crenularis* was revealed that occupied likely the entire eastern part of the Subarctic Front zone eastward from 150°W. Abundance and biomass of four mass myctophid species were generally comparable between the northeastern and northwestern Pacific. Small-sized juveniles prevailed among northern lampfish *Stenobrachius leucopsarus*, which were likely transported by the Subarctic Current and could be recruited to the Bering Sea stock. Patterns of daily vertical migrations are discussed for the mass myctophid species. New observations confirm general understandings on the myctophid species input to functioning of fish community.

Key words: myctophid, mesopelagic fish, functioning of marine communities, marine ecology, biomass, Gulf of Alaska, North-East Pacific.

Введение

Мезопелагические рыбы — массовый компонент пелагических сообществ открытых океанических акваторий, играют важную роль в их трофической структуре. Они в значительных объемах потребляют зоопланктон и при этом являются существенным компонентом питания более крупных видов nekтона. Миктофовые рыбы являются наиболее массовой группой среди мезопелагических рыб. Поскольку миктофиды потребляют зоопланктона (преимущественно мелкоразмерного) больше, чем все массовые промысловые виды вместе взятые, и при этом могут быть съедены этими видами, их важная роль в рыбных сообществах заключается в обеспечении переноса энергии и вещества из мелкой фракции планктонного сообщества на верхние трофические уровни. Миктофиды и другие мелкие мезопелагические рыбы являются обычной пищей лососей, трески, морских окуней, кальмаров и вносят большой вклад в рацион многих китообразных и тюленей [Kozlov, 1995; Ohizumi et al., 1997, 2003; Шунтов, 2016; Nielsen et al., 2019].

Многие виды мезопелагических рыб совершают суточные вертикальные миграции, достигая приповерхностного слоя ночью и погружаясь в глубокие слои в светлое время суток. Тем самым они переносят в нижние слои пелагиали значительное количество органического вещества, которое затем разлагается бактериями и пополняет запас биогенных элементов в этих слоях. С глубин обитания массовых видов миктофид в дневное время биогенные вещества быстро возвращаются к поверхности моря в зонах апвеллинга, тем самым поддерживая продуктивность экосистемы. Такой поток органических и минеральных веществ получил название биологического насоса [Radchenko, 2007]. Объем вещества, переносимого данным путем, сопоставим с количеством так называемого «морского снега» (тонушие мертвые планктонные животные, полуминерализованные клетки планктонных водорослей и другие органические частицы). В отличие от биологического насоса, «морской снег» обычно опускается на глубину за пределы верхнего контура рециркуляции вод океана. Не так давно проведена переоценка роли мезопелагической ихтиофауны, демонстрирующая ее значение в глобальном углеродном цикле и вертикальном переносе органического вещества [Davison et al., 2013]. Соответственно, особенное внимание этой группе рыб уделялось и во время зимних экспедиций в зал. Аляска в 2019 и 2020 гг. [Pakhomov et al., 2019; Somov et al., 2020].

Миктофиды являются основным компонентом вертикально мигрирующей мезопелагической фауны и так называемых звукорассеивающих слоев (т.е. слоев более высоких концентраций мелких живых организмов в толще воды, которые регистрируются эхолотом) на большей части Мирового океана. Миктофиды встречаются повсюду, от Центрального Арктического бассейна до антарктических вод. По последним сводкам к миктофидам относят более 36 родов и 200–245 видов с размером тела во взрослом

возрасте от 2,5 до 25,0 см [Paxton, 1979; Беккер, 1983]. В настоящее время наиболее полное и регулярно обновляемое хранилище данных о рыбах FishBase [<https://www.fishbase.org/>] содержит информацию о 33 родах и 247 видах миктофид [Catul et al., 2011; <https://www.fishbase.org/>].

При таком разнообразии только около 14 % всех видов сем. Mucrophidae можно встретить в северной части Тихого океана к северу от 45° с.ш. — 16 родов и 35 видов. Двенадцать видов из 9 родов могут считаться обычными для мезопелагиали этого района, при этом четыре из них не мигрируют к поверхности моря и редко встречаются на глубине менее 200 м. Остальные 23 вида из 11 родов единично встречены во время экосистемных съемок [Макрофауна пелагиали..., 2012] или упоминаются в литературе [Nelson, 1994]. Согласно одной из недавних сводок по мезопелагическим рыбам Северной Пацифики [Beamish et al., 1999] список включает в себя 16 родов и 47 видов миктофид, обитающих в слое глубин 100–500 м в субарктической зоне северной части Тихого океана и прилегающих водах. Но для зоны субарктического фронта тропические и субтропические виды родов *Diaphus*, *Hygophum* и *Lampranctus* (*Nannobranchium*), обитающие к югу от 37° с.ш. [<https://www.fishbase.org/>], могут быть уверенно исключены из этого списка видов.

Сфокусированность рыбохозяйственных исследований на эпипелагических сообществах в последние годы ограничивает возможности исследований мезопелагических рыб. Масштабные глубоководные исследования были проведены в конце 1980 — начале 1990-х гг. и охватили Берингово и Охотское моря с прилегающими водами Тихого океана [Баланов, 1995; Баланов, Радченко, 1995; и др.]. После этого крупномасштабные исследования мезопелагиали не проводились. Следует учитывать, что мезопелагическая ихтиофауна более разнообразна и многочисленна в более глубоких слоях.

Недостаток данных об этой многочисленной группе рыб, населяющих глубоководные районы океана, послужил еще одним стимулом для дальнейшего изучения их распространения, численности и экологии. Цель настоящего исследования — оценить численность, биомассу и пространственное распределение массовых видов миктофид в верхней эпипелагиали зал. Аляска в зимний период и охарактеризовать функциональную роль данной акватории в рамках всего ареала миктофовых рыб в Северной Пацифике.

Материалы и методы

В 2019 г., с 21 февраля по 15 марта, с борта российского НИС «Профессор Кагановский» длиной 62 м проведена траловая съемка с целью изучения зимовки лососей в зал. Аляска. Площадь исследований составила 697,5 тыс. км² (рис. 1, А). Всего на основном участке съемки выполнено 58 станций. Поверхностные траления делали круглосуточно с использованием разноглубинного трала РТ 80/396 (номинальные технические характеристики: площадь устья — 1200 м², вертикальное раскрытие — 30 м, горизонтальное — 40 м). Усредненные фактические параметры тралений: площадь устья трала — 969 м², вертикальное раскрытие — 32,2 м, горизонтальное — 38,4 м, продолжительность траления — 1 час, скорость траления — 4,5 уз, обловленная площадь при часовом тралении — 0,31 км². Траловый мешок оснащен мелкоячейной (10 мм) вставкой. Раскрытие трала измерялось с помощью акустической системы Simrad FS25, которая способна отслеживать как вертикальное, так и горизонтальное раскрытие трала.

В 2020 г. аналогичная траловая съемка проводилась с 11 марта по 7 апреля на зафрахтованном траулере «Pacific Legacy № 1» длиной 37 м. Площадь исследования составила 648,5 тыс. км² (рис. 1, Б). Траления выполнялись с использованием трала НРАФС 1142 с мелкоячейной вставкой 3 мм. Данный трал разработан с учетом технических характеристик российского трала РТ 80/396, использовавшегося в 2019 г. Номинальное горизонтальное раскрытие этого трала — 45,7 м, вертикальное — 30,0 м. Непосредственно в рейсе измерялось только вертикальное раскрытие трала с помощью

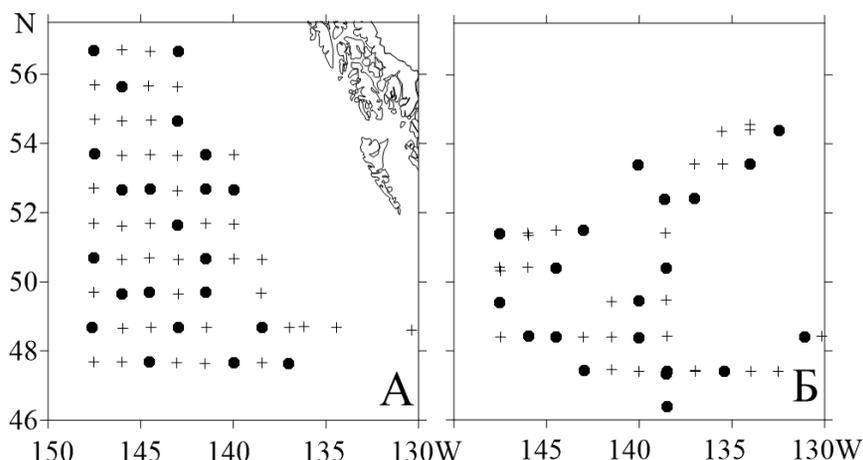


Рис. 1. Схема станций зимней траловой съемки в зал. Аляска: А — 21.02–15.03.2019 г.; Б — 11.03–07.04.2020 г. Кружками обозначены ночные траления, которыми считали траления, выполненные в период с 20:00 до 6:00 в 2019 г. и с 20:00 до 7:00 в 2020 г. (по тихоокеанскому времени)

Fig 1. Scheme of winter trawl survey in the Gulf of Alaska: А — 21.02–15.03.2019; Б — 11.03–07.04.2020. Circles — night trawl stations (between 8 PM and 6 AM in 2019 and 8 PM and 7 AM in 2020, Pacific time), crosses — daytime stations

датчиков RBR, прикрепленных к верхней и нижней подборе. В среднем вертикальное раскрытие трала составляло 18–22 м. Горизонтальное раскрытие не измерялось напрямую и рассчитывалось по формуле, разработанной для трала РТ 80/396 [Нектон..., 2005]. На протяжении всей съемки средняя расчетная величина горизонтального раскрытия трала составляла 42–45 м. Таким образом, раскрытие устья трала в среднем было 650 м², обловленная площадь при часовом тралении — 0,4 км² при средней скорости буксировки трала 4,9–5,2 уз. Выполнено 52 траления, в том числе три в более глубоких горизонтах с ходом верхней подборы на глубине 30 м.

В 2019 г. сетка станций была более регулярной с расстоянием в один градус широты между станциями и полтора градуса долготы между меридиональными разрезами (рис. 1, А). В 2020 г. расположение станций определялось необходимостью захода в порт в середине съемки. Поэтому в основном они распределены по двум широтным и двум косым участкам (рис. 1, Б). Двадцать станций (38,5 %) расположены к востоку от района съемки 2019 г. В 2019 г. двадцать четыре станции (41,4 %) выполнены к северу от 57° с.ш. между 140°00' и 147°30' з.д. Этот район в 2020 г. не исследовался. Это обстоятельство вместе с разницей в сроках проведения исследований примерно в один месяц, а также разными техническими параметрами траления (вертикальное раскрытие и размер мелкой ячейки вставки) определили существенное различие данных, полученных в 2019 и 2020 гг. В связи с этим мы рассматриваем данные по мезопелагической фауне за 2019 и 2020 гг. как дополняющие друг друга, а не в плане межгодового сравнения.

Численность и биомасса рыб рассчитывались по формуле:

$$N (B) = Q \cdot S \div 1000000,$$

где N, B — количество и биомасса видов (тысячи тонн и миллион рыб); Q — средняя плотность концентрации видов в пределах исследуемой территории (экземпляры или килограммы на квадратный километр); S — площадь съемки (км²). Индекс плотности распределения Q рассчитывался с использованием количества и массы улова каждого отдельного вида (n или b), площади траления (s) и коэффициента уловистости вида (k) по формуле: $q = n (b)/k \cdot s$ [Volvenko, 2000]. Коэффициент уловистости миктофид был принят равным 0,1 [Макрофауна пелагиали..., 2012] для обеих съемок, несмотря на

разницу в размере ячеи вставки в траловом мешке. Поскольку миктофиды постоянно перераспределяются в толще воды во время ежедневных вертикальных миграций, приведенные результаты расчетов являются грубым приближением, которое дает только общее представление о численности и биомассе этой группы в приповерхностном слое океана в ночное время зимой.

Несмотря на то что во время двух съемок «судовое время» различалось, время суток, указанное в этой статье, приведено к тихоокеанскому времени (PST, GMT –8) в 2019 г. и тихоокеанскому летнему времени (PDT, GMT –7) в 2020 г. Переход на тихоокеанское летнее время (PDT) в воскресенье 10 марта 2019 г. не отражается во избежание путаницы.

Результаты и их обсуждение

Мезопелагическая ихтиофауна в зал. Аляска зимой представлена в основном миктофидами, в меньшей степени — батилагидами Bathylagidae и веретенниковыми Paralipidae (только в 2019 г.). В уловах ночных тралений также встречены личинки и ранняя молодь рыб, в том числе придонных видов из нескольких семейств, таких как Sebastidae, Xencongridae, Pleuronectidae и Paralichthyidae. Один экземпляр коричневого икхты *Icichthys lockingtoni* (Perciformes: Centrolophidae) выловлен в 2019 г.

Миктофиды были представлены четырьмя видами с явным преобладанием западной тарлетонбении *Tarletonbeania crenularis* (рис. 2). Этот вид обычен для области разделения Субарктического течения на северную и южную ветви [Беккер, 1983; <https://www.fishbase.org/>]. Также известно, что он мигрирует к поверхности [Moser, Ahlstrom, 1996].

Западная тарлетонбения

В 2019 г. западная тарлетонбения, в отличие от двух других широко распространенных видов миктофид, *Stenobranchius leucopsarus* и *Diaphus theta*, встречалась в уловах всех ночных тралений с 19:40 до 5:53 (по тихоокеанскому времени) и даже в нескольких уловах в предрассветные часы и с наступлением сумерек с 16:55 до 7:48 (рис. 3, А). В 70 % уловов, содержащих миктофид, западная тарлетонбения была единственным видом данного семейства. Уловы тарлетонбении в предрассветное и сумеречное время были небольшими — от 1 до 9 экз./час, в то время как ночью количество выловленных рыб варьировало от 6 до 1173 экз./час. Средний улов составил 104 экз./час (или 0,25 кг/час) к северу от 57° с.ш. и 277 экз./час (0,67 кг/час) в южной части района работ. Максимальный улов (1173 экз., или 3,05 кг) был зафиксирован в точке 49°40' с.ш. 141°30' з.д. при выполнении траления с 20:39 до 21:39.

Длина *T. crenularis* в уловах составляла от 39 до 87 мм (стандартная длина, SL), средняя длина SL = 60,8 мм. Средняя масса тела — 2,42 г. В 2019 г. более мелкие особи (SL = 1,6–2,0 см) встречались в пробах, собранных специализированной нейстонной сетью для отбора проб микропластика в верхнем 20-сантиметровом слое. В траловых уловах особей такого маленького размера не было обнаружено, хотя часто встречались и более мелкие животные — эвфаузииды, креветки сергестиды, гребневики. Несмотря на то что уловы западной тарлетонбении выглядят незначительными, в среднем менее 1 кг в час, ее общая расчетная численность и биомасса в верхней эпипелагиали ночью составили 5,57 млрд рыб и 13,48 тыс. т, а плотность распределения — около 0,02 т/км².

В 2020 г. *T. crenularis* также была самой многочисленной мезопелагической рыбой в уловах. Средний улов в ночное время составил 372 экз. (0,49 кг) за час. Это на 34 % больше по количеству, но на 43 % меньше по массе, чем в соответствующей части района работ (южная часть) в 2019 г. По-видимому, причина заключается в меньшем размере ячеи в траловом мешке в 2020 г. Значительная доля пойманных особей *T. crenularis* в 2020 г. были мелкими — менее 40 мм (SL), в то время как в 2019 г. лишь единично попадались особи с минимальной длиной 39 мм. В целом длина тела (SL)

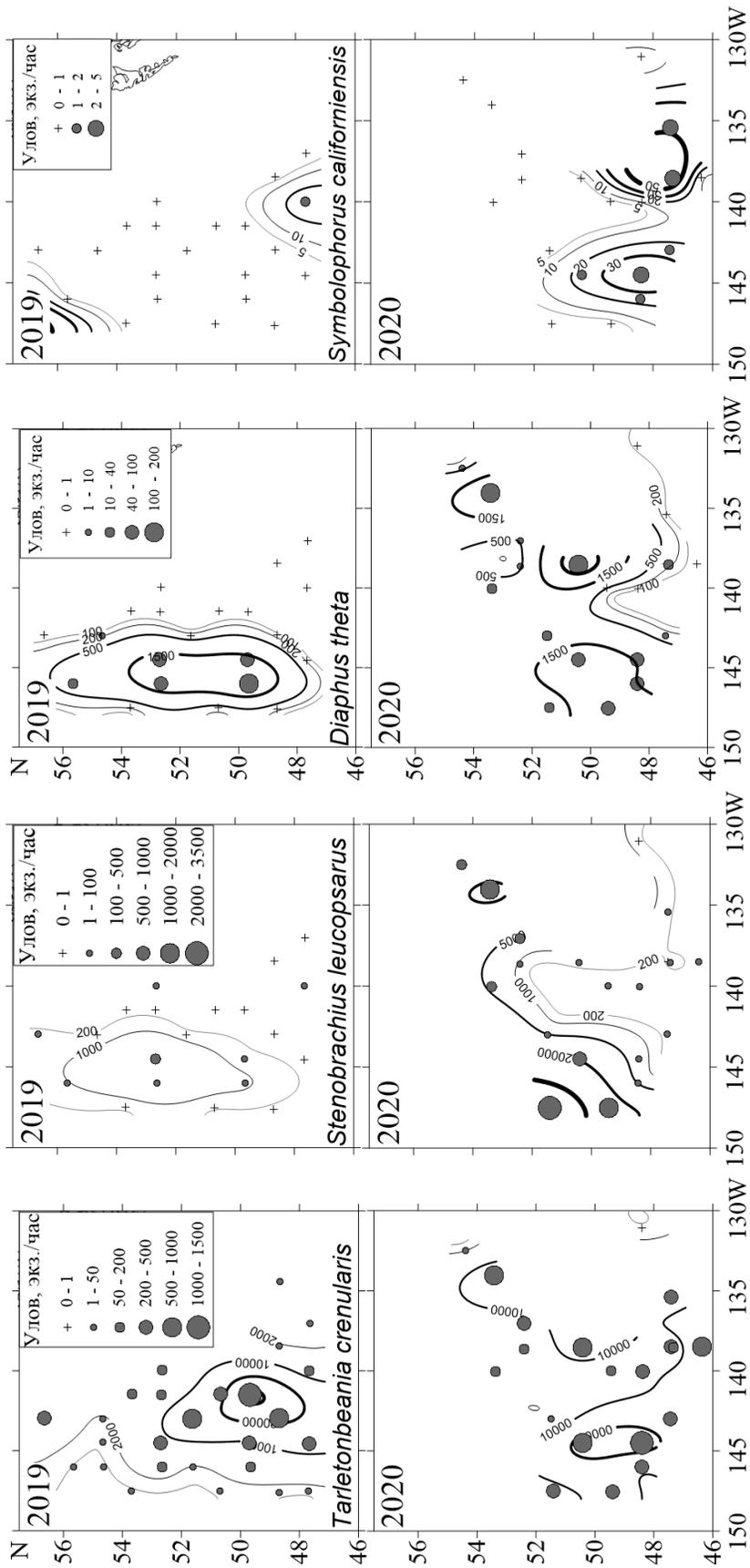


Рис. 2. Распределение уловов миктофид по районам съемки в 2019 г. (верхняя панель) и 2020 г. (нижняя панель). Изолинии ограничивают области с относительной численностью (экз./км²)

Fig. 2. Distribution of mystophids catches in 2019 (upper panel) and 2020 (lower panel). Isolines — distribution density, ind./km²

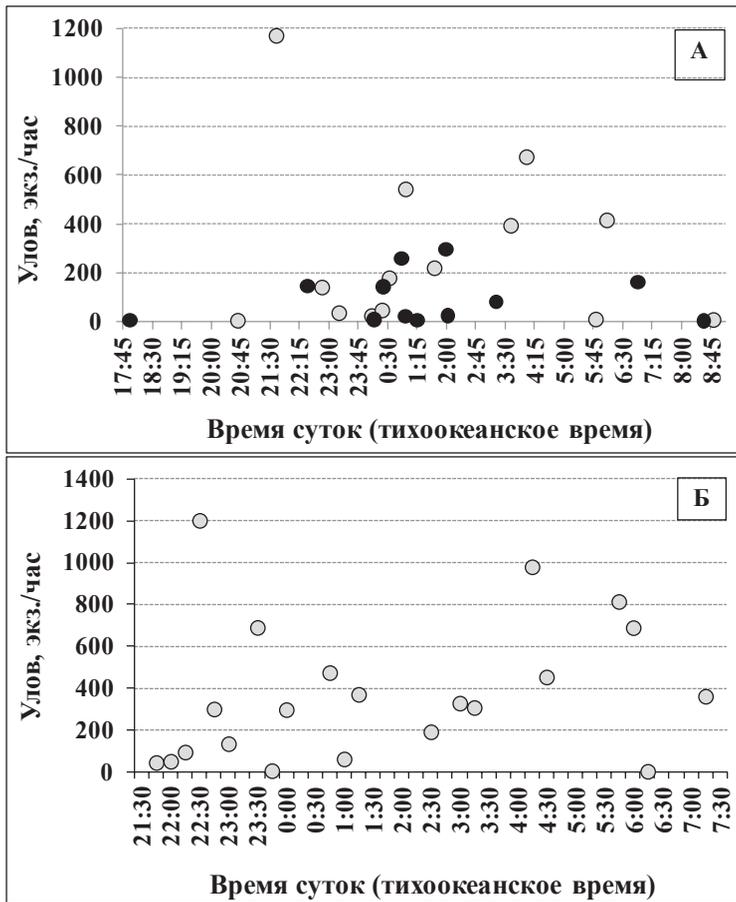


Рис. 3. Распределение уловов (> 0) западной тарлетонбении по районам съемки в зависимости от времени суток: А — 21.02–15.03.2019 г.; Б — 13.03–07.04.2020 г. Более темные маркеры в части А — траловые уловы в северной части съемки, не охваченной съемкой в 2020 г. Уловы отнесены к середине времени выполнения траления

Fig. 3. Distribution of blue lanternfish catches (ind./hour, zero catches are not shown) in nighttime and daytime: А — 21.02–15.03.2019; Б — 13.03–07.04.2020. Dark markers — catches in the northern area surveyed in 2019 only. The catches are positioned to the middle of trawl haul time

западной тарлетонбении в 2020 г. варьировала от 18 до 82 мм при среднем значении 48,2 мм (рис. 4). Средняя масса тела тарлетонбении в 2020 г. составила 1,32 г, что почти вдвое меньше, чем в 2019 г.

Как и в 2019 г., при съемке 2020 г. *T. crenularis* встречалась в уловах каждого ночного траления (с 21:19 до 06:52). Размер улова западной тарлетонбении больше зависел от времени суток, чем от места траления. Три самых крупных улова *T. crenularis* отмечены в различных частях съемки: на самой южной, самой восточной и одной из самых западных станций (см. рис. 2). В большинстве случаев улов западной тарлетонбении превышал 100 экз./час. Из шести более мелких уловов (менее 100 экз./час) два были зарегистрированы в прибрежной зоне, один — при подповерхностном тралении (горизонт хода верхней подборы 30 м) и три других — в начале ночи, до 22:30 (см. рис. 3, Б).

В 2020 г. биомасса и численность западной тарлетонбении оценены в 7,9 тыс. т, или около 6 млрд особей (табл. 1), средняя плотность — 0,009 т/км². Оценка биомассы оказалась почти вдвое меньше, чем в 2019 г. Так как вертикальное раскрытие трала в 2020 г. было в 1,6 раза меньше, чем в 2019 г., пересчитанная плотность распределе-

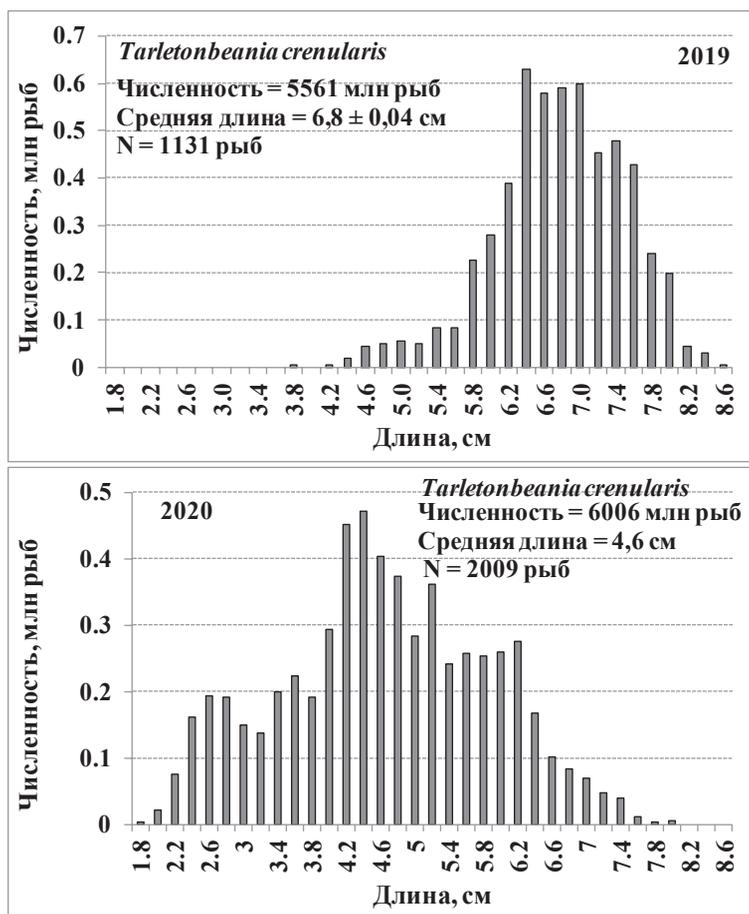


Рис. 4. Распределение длины тела западной тарлетонбении в траловых уловах в 2019 и 2020 гг.

Fig. 4. Blue lanternfish length frequency distribution in trawl catches in 2019 and 2020

Таблица 1

Длина тела, частота встречаемости, плотность распределения, расчетная численность и биомасса миктофид в уловах съежек 2019 и 2020 гг.

Table 1

Parameters of myctophids caught in 2019 and 2020 surveys: body length, frequency of occurrence, distribution density, estimated abundance and biomass

Вид	Длина, мм (min-max)	Кол-во встреч	Средний улов, шт.	Средняя масса, г	Плотность		Биомасса, т	N, млн рыб
					Тыс. экз./км ²	Кг/км ²		
<i>T. crenularis</i>	39-87	26	188,0	449	7,20	17,256	13 480	5 561
<i>S. leucopsarus</i>	25-97	7	49,0	38	0,46	0,387	270	318
<i>D. theta</i>	49-89	6	53,0	178	0,43	1,462	1 020	303
<i>S. californiensis</i>	91-106	2	1,5	7	> 0,05	0,029	20	3
Всего в 2019 г.		58	291,5	672	8,09	19,134	14 790	6 185
<i>T. crenularis</i>	18-82	21	372,0	490	9,26	12,136	7 870	6 006
<i>S. leucopsarus</i>	14-90	20	336,0	60	8,48	1,511	980	5 499
<i>D. theta</i>	22-86	15	36,0	70	0,90	1,758	1 140	583
<i>S. californiensis</i>	90-150	8	0,7	10	0,02	0,139	90	10
Всего в 2020 г.		52	744,7	630	18,66	15,544	10 080	12 098

ния для 32-метрового верхнего слоя в 2020 г. достигла примерно трех четвертей от оценки годом ранее. Возможно, западная тарлетонбения, хотя и может мигрировать к поверхности, не концентрируется в самых верхних слоях в штормовых условиях. В 2020 г. погодные условия были значительно хуже, чем при съемке 2019 г. Таким образом, тарлетонбения в 2020 г., вероятно, была сконцентрирована в слое глубже 10–20 м и при вертикальном раскрытии трала в 20 м облавливалась менее интенсивно. В то же время ночное траление в слое ниже 30 м дало незначительный улов.

Среди всех пойманных мезопелагических рыб *T. crenularis* — единственный вид, у которого можно определить пол по наличию/отсутствию хвостового фотофора. В 2020 г. соотношение полов в выборке взрослой части популяции составляло 30 % самцов и 70 % самок. Соотношение полов у близкородственного вида *Tarletonbeania taylori* было 33 % самцов и 67 % самок [Белова, 2008]. В 2019 г. более крупными особями западной тарлетонбении оказались взрослые самки с хорошо развитыми яичниками. Можно предположить, что этот вид нерестится на акватории исследований ранней весной. Считается, что *T. crenularis* нерестится круглый год, но наибольшее количество личинок наблюдается в январе-марте у западного побережья США, в частности у побережья Орегона [Doyle et al., 2002; Auth et al., 2007, цит. по: Bystydzieńska et al., 2010]. В то же время для *T. taylori* и некоторых других широко распространенных видов миктофид в северо-западной части Тихого океана установлена широтная зависимость времени нереста [Белова, 2008], аналогично в зал. Аляска пик нереста может приходиться на более позднее время.

Полученные расчетные величины тотальной биомассы и численности в верхнем слое пелагиали являются первыми для тарлетонбении в северо-восточной части Тихого океана. Ранее количественные оценки этого вида были получены только для районов исследований российских комплексных экспедиций в дальневосточных морях и северо-западной части Тихого океана [Макрофауна пелагиали..., 2012; Шунтов, 2016] и в районе северной части Калифорнийского течения [Phillips et al., 2009].

Ранее *T. crenularis* не отмечали в числе доминирующих видов в зал. Аляска. Так, Пирси с соавторами [Pearcy et al., 1979a] не встретили данный вид в уловах двух косых тралений трехметровым тралом Айзекса-Кидда (ИКМТ) в зал. Аляска в июле 1975 г. В более ранних работах *T. crenularis* отмечалась в уловах ИКМТ почти во всех точках отбора проб в восточной части Тихого океана, но при этом составляла не более 8 % общего числа миктофид [Aron, 1960; Beamish et al., 1999]. Всего три экземпляра западной тарлетонбении пойманы во время мезопелагической съемки в зал. Аляска в 2007 г. [Raring, Stevenson, 2010; Yang, 2011]. Катюль с соавторами [Catul et al., 2011] не включили *T. crenularis* в список наиболее распространенных и многочисленных видов миктофид северо-востока Тихого океана (рис. 3 в цитируемой статье). Более того, информация о районе распространения западной тарлетонбении в этой работе дана со ссылкой на статью McCormick с соавторами [1967], в которой сообщается о гидроидных паразитах *T. crenularis* у побережья Орегона, а вторая ссылка — статья Yasuma с соавторами [2006] — вообще не упоминает западную тарлетонбению.

Таким образом, настоящая работа является первым описанием почти монодоминантного сообщества миктофид, занимающего обширную область в верхней эпипелагиали северной части Тихого океана в зимний период. Это сообщество с западной тарлетонбенией в качестве доминанта, вероятно, занимает всю акваторию зоны разделения Субарктического течения к востоку от 150° з.д. до ИЭЗ Канады, где уловы ночных тралений в феврале-марте 2019 г. и марте-апреле 2020 г. также были представлены в основном западной тарлетонбенией. В северо-западной части Тихого океана, где НИС «Профессор Кагановский» проводил аналогичную съемку в январе 2019 г., в уловах мезопелагических рыб наряду с тарлетонбенией также преобладал и калифорнийский символофор *Symbolophorus californiensis*.

Светлоперый стенобрах

Несмотря на то что светлоперый стенобрах *S. leucopsarus* обычно упоминается как наиболее распространенный вид миктофид в верхней эпипелагиали северо-восточной части Тихого океана в ночное время [Pearcy et al., 1977; Frost, McCrone, 1979; Beamish et al., 1999; Catul et al., 2011], в том числе и в ледниковых фьордах Аляски [Abookire et al., 2002], и в прол. Джорджия (С. Neville, Министерство рыболовства и океанов Канады, устное сообщение), в 2019 г. его уловы были значительно меньше, чем тарлетонбении (рис. 5). Светлоперый стенобрах в 2019 г. был отмечен в семи траловых уловах в северо-восточной части района съемки, в основном к северу от 57° с.ш. Уловы варьировали от 9 до 153 экз./час, в среднем 49 экз. (0,038 кг). Вид был представлен в основном мелкой молодью. Длина (SL) светлоперого стенобраха варьировала от 25 до 97 мм, а масса тела составляла в среднем 0,8 г. На двух близлежащих станциях с максимальными уловами стенобраха (96 и 153 экз./час на 52°40' с.ш. 144°30'–146°00' з.д.) большое количество особей отмечено в объёмке сетной части трала. Собранный из объёмки молодь стенобраха была в основном повреждена, поэтому измерить ее длину не удалось, но в целом пропорции тела предполагали размер менее 20 мм. В промерах светлоперого стенобраха из тралового мешка минимальный размер тела составил 20 мм. Считается, что метаморфоз личинок *S. leucopsarus* происходит при длине тела около 18 мм и рыбы размером 20–25 мм являются самыми мелкими представителями молоди [Smoker, Pearcy, 1970]. Помимо этих двух крупных уловов, средний улов светлоперого стенобраха в 2019 г. составил всего 17 особей (0,039 кг).

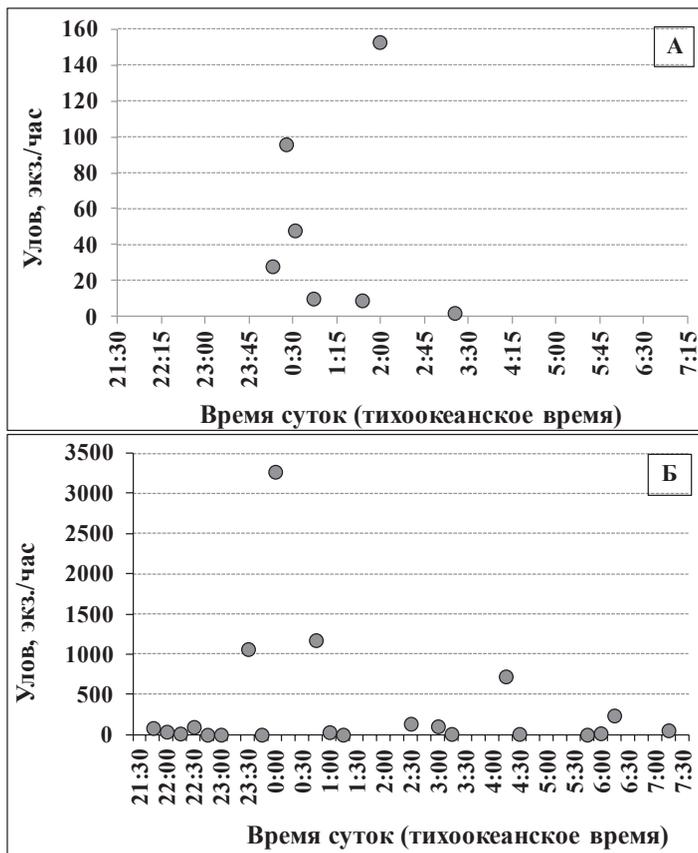


Рис. 5. Распределение уловов (> 0) светлоперого стенобраха по районам съемки: А — 21.02–15.03.2019 г.; Б — 13.03–07.04.2020 г. Уловы отнесены к середине времени выполнения траления

Fig. 5. Distribution of northern lampfish catches (ind./hour, zero catches are not shown): А — 21.02–15.03.2019; Б — 13.03–07.04.2020. The catches are positioned to the middle of trawl haul time

В 2020 г. *S. leucopsarus* также был вторым по численности мезопелагическим видом в траловых уловах. Он встречен в 95 % всех ночных тралений, улов изменялся от 1 до 3270 экз. при среднем улове 336 экз. (0,06 кг). Стандартная длина колебалась от 14 до 90 мм. В большинстве случаев (~50 %) в трал попадались мелкие особи (SL < 30 мм, минимальный размер 14 мм), что связано с размером ячеи 3 мм в траловом мешке. Уловы в северной части съёмки при температуре поверхности моря (ТПМ) < 7 °С были заметно больше, чем в южной части (см. рис. 2). Расчетные биомасса и численность *S. leucopsarus* составили 980 т и 5,5 млрд рыб (табл. 1). Для сравнения, особи длиной (SL) менее 30 мм составляли только 4 % общей численности, а наименьший измеренный размер был 25 мм в 2019 г. при размере ячеи в траловом мешке 10 мм.

Исследования светлоперого стенобраха у побережья Орегона показали, что у рыб длиной более 65 мм (четыре года и старше) зрелые гонады начинают формироваться в октябре, а нерест протекает с декабря по март [Smoker, Pearcy, 1970]. Наибольшая доля молоди в траловых уловах отмечалась в ноябре. Исходя из аналогичного, как относительно тарлетонбении, предположения о широтной зависимости времени нереста и на основании значительных уловов только что сформировавшейся молоди в феврале и марте 2019 и 2020 гг. можно предположить, что светлоперый стенобрах нерестится в районе Субарктического течения в конце зимы — весной, примерно на один-два месяца позже, чем у побережья Орегона. Соответственно, высокая доля молоди в уловах наблюдается ранней весной. Это совпадает со сроками нереста *S. leucopsarus* в западной части района Субарктического течения [Белова, 2008].

Смокер и Пирси [Smoker, Pearcy, 1970] считают, что светлоперый стенобрах достигает длины тела 20–25 мм в возрасте одного года. В то же время, как было показано при исследовании отолитов [Methot, 1981], средний темп роста личинок *S. leucopsarus* возрастает с 0,11 мм в день при размере 5 мм до 0,28 мм в день при SL = 15 мм, и личинки достигают готовности к метаморфозу через 70–80 дней после выклева. Пробы этих личинок были отобраны вдоль северо-западного побережья США в июле при температуре воды на поверхности около 15 °С. Более поздние сроки нереста в районе Субарктического течения не могут полностью объяснить столь значительное расхождение в оценках двух исследователей. Известно, что темпы роста *S. leucopsarus* в Беринговом море и в районе Орегона принципиально не различаются, при этом в возрасте > 3 лет в Беринговом море у стенобраха наблюдается более высокий темп роста [Nishimura et al., 1999].

Другой причиной наблюдаемого несоответствия может быть более продолжительный сезон нереста в зоне субарктического фронта. В этом случае перенос личинок и ранней молоди Субарктическим течением создает эффект наблюдаемого отставания в росте. В то время как подросшая молодежь уносится из района исследований северной ветвью Субарктического течения, а затем Аляскинским течением в приалеутские воды и в Берингово море, более молодые (и более мелкие) мальки, в свою очередь, переносятся в район исследований из центральной части Северной Пацифики. Похоже, что это одна из причин (наряду с более мелкой вставкой в траловом мешке), почему молодежь *S. leucopsarus* «не выросла» в марте-апреле 2020 г. по сравнению с февралем-мартом 2019 г. и даже немного «уменьшилась» (рис. 6).

Высокое обилие светлоперого стенобраха в Беринговом море также свидетельствует в пользу более длительного периода нереста в районе Субарктического течения. В глубоководной части Берингова моря *S. leucopsarus* ночью мигрирует к поверхности моря, а слой дневного обитания совпадает с верхней частью теплой промежуточной водной массы на глубинах 300–350 м [Баланов, Радченко, 1995]. Несмотря на мнение А.А. Баланова [1995] о том, что нет достаточных аргументов считать Берингово море районом стерильного выселения светлоперого стенобраха, половозрелых или преднерестовых особей *S. leucopsarus* не отмечали здесь во все исследованные сезоны. При этом его биомасса в Беринговом море оценивается в 6,5 млн т в верхнем 1000-метровом

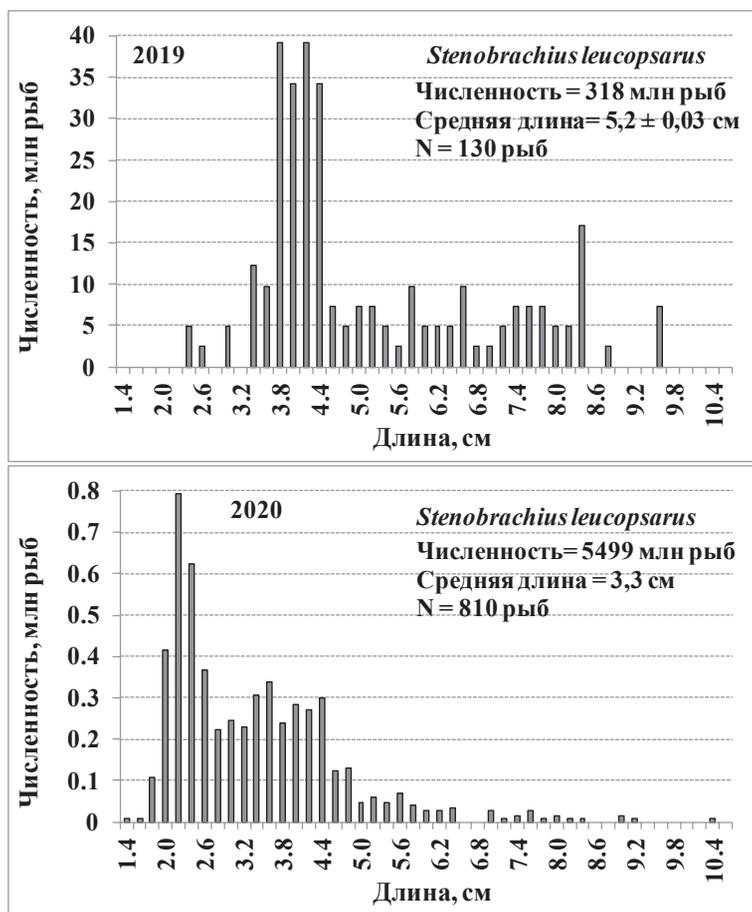


Рис. 6. Распределение длины тела светлоперого стенобраха в траловых уловах в феврале-марте 2019 и марте-апреле 2020 гг.

Fig. 6. Northern lampfish length frequency distribution in trawl catches in February-March 2019 and March-April 2020

слое [Radchenko, 2007], что предполагает в возрасте в среднем 3,3 года численность в 1,86 трлн рыб, рассчитанную исходя из средней длины 83,9 мм по формуле из работы Smoker и Pearcy [1970]. Для поддержания такого значительного уровня численности при отсутствии нереста необходим постоянный и массовый перенос молоди из сопредельных акваторий. С учетом оценки годовой адвекции воды Тихого океана в Берингово море в 7–15 Св [Stabeno et al., 1999] одна особь молоди *S. leucopsarus* должна содержаться в каждых 5–11 м³ воды, поступающей через проливы между Камчаткой и Аляской на всех глубинах. Сходная оценка получена для концентрации личинок диафа «короткой высокотелой формы» (в основном *Diaphus garmani*) в зоне течения Курошио — одна личинка в 3 м³ воды [Sassa et al., 2002].

Светлоперый стенобрах размером менее 50 мм часто встречается в восточной и северной частях Берингова моря [Nishimura et al., 1999], тогда как в западном районе большая часть уловов приходится на рыб размером более 60 мм. Молодь *S. leucopsarus* с длиной (SL) 22 мм (т.е. сразу после метаморфоза) была выловлена в юго-восточной части Берингова моря, что указывает на вероятный путь заноса личинок с юга через проливы Алеутской гряды. Несмотря на то что основная часть тихоокеанских вод попадает в Берингово море через Ближний пролив между Командорскими и Алеутскими островами, существенные уловы мелких особей светлоперого стенобраха в водах северной ветви Субарктического течения, дающей начало Аляскинскому течению,

показывают значимость этого пути переноса молоди данного вида. По нашему мнению, перенос молоди Аляскинским течением, а затем и приливными течениями у берегов является причиной попадания таких мезопелагических видов, как светлоперый стенобрах и серебрянка *Leuroglossus schmidti* в относительно мелководный прол. Айси-Стрейт (максимальная глубина 187 м) и в зал. Глейшер-Бэй (430 м) [Abookire et al., 2002]. Маловероятно, что эти мезопелагические виды могут там размножаться.

Диаф-тета

В 2019 г. *D. theta* встречен в шести траловых уловах, в пяти из них вместе со светлоперым стенобрахом. Уловы варьировали от 2 до 105 экз./час, в среднем 53 экз. (0,178 кг), длина (SL) — от 49 до 89 мм, масса тела — в среднем 3,4 г.

В 2020 г. *D. theta* встречен в уловах 15 из 22 ночных тралений со средним уловом 36 особей (0,07 кг) в час. Общая биомасса и численность оценены в 1,14 тыс. т и 583 млн экз. Пространственное распределение диафа-теты имело сходные черты с таковым у *S. leucopsarus* с наибольшими уловами, наблюдавшимися на тех же станциях (см. рис. 2). Длина (SL) изменялась от 22 до 86 мм, при этом у большинства особей она составляла от 52 до 56 мм.

Некоторые авторы рассматривают диафа-тету как «облигатного мигранта» в отличие от «факультативного мигранта» *S. leucopsarus* [Percy et al., 1979b; Watanabe et al., 1999; Moku et al., 2000]. Ватанабе с соавторами [Watanabe et al., 1999] даже предполагают, что глубина распространения мигрирующих и немигрирующих популяций светлоперого стенобраха не пересекается. Наши наблюдения в северо-западной части Тихого океана и дальневосточных морях дают нам иное понимание пространственной структуры суточного перераспределения мезопелагических рыб. Непрерывные наблюдения за динамикой изменения глубины расположения звукорассеивающего слоя (ЗРС) показывают, что подъем ЗРС к поверхности моря начинается как раз с глубины дневного обитания. Если некоторый остаточный ЗРС еще можно проследить на этой начальной глубине, его плотность позднее значительно снижается, а затем может немного увеличиваться [Радченко, 1997]. Существование остаточного ЗРС, который рассматривается другими авторами как немигрирующая часть биомассы миктофид, может быть объяснено индивидуальным поведением рыб.

Многие миктофиды могут оставаться в нижних слоях пелагиали в течение нескольких дней [Горбатенко, Ильинский, 1991; Баланов, 1995], а в ходе вертикальной миграции не достигают поверхности моря или сезонного термоклина. Удачливые особи, встретившие пищу в слое дневного обитания или вскоре после того как начали подниматься, не имеют стимула двигаться дальше. Вертикальная миграция — тонко настроенный процесс, поддерживаемый изменениями плотности тела рыб [Radchenko, 2007]. Когда рыба поедает планктонных ракообразных и накапливает дополнительный вес в желудке и кишечнике, средняя плотность тела увеличивается, что облегчает процесс опускания на глубину. После нескольких часов переваривания пищи и последующей дефекации (фекальные пеллеты тонут) общая плотность тела миктофид уменьшается и способствует всплытию. Измерения показали, что плотность тела рыб в слое дневного нахождения круглосуточно меняется по синусоиде [Radchenko, 2007]. Если рассматривать суточные миграции миктофид как проявление группового поведения, подобные индивидуальные траектории поведения рыб остаются «за кадром». Помимо этого, различия в поведении мезопелагических рыб и в слоях их обитания могут наблюдаться в северной и южной частях ареалов вида, которые существенно различаются по структуре и характеристикам водных масс.

Диаф-тета обычно обитает на меньших глубинах, чем светлоперый стенобрах [Watanabe et al., 1999; Moku et al., 2000; Raring, Stevenson, 2010]. Эта экологическая характеристика подтверждается его относительно более высокой плавучестью (73,7 % воды в массе тела взрослых особей *D. theta* против 67,5 % у *S. leucopsarus* [Moku, Kawaguchi, 2008]). *D. theta* характеризуется более высокой интенсивностью питания

и пищевым рационом (1,5–3,2 % массы тела против 0,8–1,4 % у *S. leucopsarus* [Горбатенко, Ильинский, 1991; Баланов и др., 1994; Moku et al., 2000; Косенок и др., 2006]) и, соответственно, более разнообразным составом потребляемого планктона [Yang, 2011]. Таким образом, диаф-тета выглядит более активным потребителем планктонных ресурсов, чем светлоперый стенобрах, что предполагает более активные вертикальные миграции и значительно меньшее количество немигрирующих особей, если таковые вообще имеются. Это также объясняет, почему *D. theta*, будучи столь многочисленным в водах западной части Субарктического круговорота, очень редко встречаются в Беринговом море. Как более активный мигрант и потребитель пищевых ресурсов, диаф-тета должен проводить больше времени в холодном промежуточном слое (ХПС) с температурой воды менее 2 °С, обозначенной как нижняя граница ареала вида в дневное время [Watanabe et al., 1999]. В глубоководных районах Берингова море ХПС залегает на глубинах 50–200 м и глубже (см. рис. 2 (а) в работе Uchida с соавторами [2013]), как раз над предпочитаемыми глубинами дневного нахождения диафа-теты (300–500 м).

Калифорнийский симболофор

В 2019 г. в двух траловых уловах у южной и северной границ района съемки встречены три экземпляра калифорнийского симболофора *S. californiensis*. Длина тела симболофора варьировала от 91 до 106 мм. В 2020 г. *S. californiensis* также был самым малочисленным видом среди миктофид со средним уловом 0,7 экз. (0,01 кг)/час ночных тралений. Частота встречаемости составила 8 из 22 ночных тралений, все уловы отмечены у южной границы района исследований (рис. 2). Общая биомасса и численность были оценены в 0,09 тыс. т и 10,3 млн экз. Длина тела симболофора в 2020 г. изменялась от 90 до 150 мм.

Вероятно, зал. Аляска является северной границей распространения калифорнийского симболофора в северо-восточной Пацифике. Когда НИС «Профессор Кагановский» после выполнения работ в 2019 г. направлялся в северо-западную часть Тихого океана, в переходной зоне субарктического фронта были выполнены три эпипелагических траления в сумеречное время. В уловах данных тралений численность и доля *S. californiensis* увеличивалась при продвижении в юго-западном направлении. В северо-западной части Тихого океана численность калифорнийского симболофора в верхней эпипелагиали в районе 36°30'–43°00' с.ш. 148°00'–170°30' в.д. зимой была на одном уровне с численностью западной тарлетонбении и диафа-теты [Макрофауна пелагиали..., 2012]. В целом *S. californiensis* считается субтропическим [<https://www.fishbase.org/>] или низкобореальным [Белова, 2008] видом. Бимиш и с соавторами [Beamish et al., 1999] определили *S. californiensis* как типичного обитателя северной переходной зоны между субтропическим и субполярным круговоротами. В то же время Сасса с соавторами [Sassa et al., 2004] относят его к южным транзитным водам. Помимо прочего, *S. californiensis* охарактеризован также как прибрежный вид системы апвеллинга северного Калифорнийского течения [Phillips et al., 2009]. Исходя из этого мы можем сделать вывод о широком распространении калифорнийского симболофора с довольно высокой численностью в северо-западной части Тихого океана между 40 и 45° с.ш. летом и в основном к югу от 40° с.ш. зимой [Атлас..., 2005].

Заключение

Сравнивая оценки численности и биомассы четырех распространенных видов миктофид на северо-востоке (табл. 1) и северо-западе Тихого океана (табл. 2), мы можем заключить, что оценки в целом сопоставимы. Единственное исключение состоит в том, что в северо-западной части Тихого океана отмечались пятна повышенных концентраций этих рыб, которые отсутствовали во время двух съемок в зал. Аляска. Следует также учитывать, что индексы обилия для северо-западной части Тихого океана рассчитывались для верхнего 50-метрового слоя, в то время как в зал. Аляска этот слой был ограничен 32 м в 2019 г. и 20 м в 2020 г.

Таблица 2

Встречаемость миктофид в верхней эпипелагиали в северо-западной части Тихого океана
[Макрофауна пелагиали..., 2012]

Table 2

Occurrence of myctophids in the upper epipelagic layer in the northwestern Pacific in winter
(from: [Pelagic macrofauna, 2012])

Биостатистический район	Частота встречаемости		Относительная численность, тыс. рыб/км ²			Относительная биомасса, кг/км ²		
	N	%	Min	Max	Среднее	Min	Max	Среднее
<i>Stenobranchius leucopsarus</i>								
5	2	15,38	0,164	1,354	0,117	0,219	8,844	0,697
6	2	15,38	1,520	1,658	0,244	2,294	3,316	0,432
6, молодежь	1	7,69	5,302	5,302	0,408	4,186	4,186	0,322
7	7	18,92	0,299	58,827	3,534	0,896	179,100	10,190
8	7	18,92	3,414	889,801	62,702	12,956	2773,780	198,671
10	19	29,23	0,032	2616,416	93,171	0,147	8594,908	304,251
11	2	2,06	1,292	2,014	0,034	8,785	12,698	0,221
12	8	4,82	0,027	125,622	1,028	0,190	288,915	2,782
13	8	14,29	0,070	8,313	0,402	0,210	29,142	1,161
<i>Diaphus theta</i>								
5	1	7,67	0,055	0,055	0,004	0,304	0,304	0,023
6	3	23,08	0,055	11,967	0,946	0,383	63,842	5,058
7	8	21,62	0,580	235,732	13,241	5,804	1001,449	62,675
8	7	18,92	787,886	1149,435	69,945	4,056	4515,981	286,633
10	24	36,92	28,525	458,416	30,381	0,043	2203,944	110,948
11	6	6,19	345,624	16,638	0,288	4,296	106,076	2,454
12	11	6,63	21,480	81,115	0,953	0,043	194,690	2,462
12, молодежь	1	0,60	8683,413	8,683	0,052	5,970	5,970	0,036
13	6	10,71	32,416	91,393	2,175	0,097	347,311	7,868
<i>Tarletonbeania crenularis</i>								
7	8	21,62	0,359	55,736	3,781	1,255	184,999	12,042
8	11	29,73	0,055	260,853	15,546	0,273	785,579	46,633
11	1	1,03	0,026	0,026	0,0003	0,103	0,103	0,001
12	20	12,05	0,021	51,012	0,628	0,064	168,304	1,945
13	8	14,29	0,037	8,117	0,218	0,074	21,073	0,532
<i>Symbolophorus californiensis</i>								
10	5	7,69	0,055	0,363	0,016	0,083	4,059	0,102
12	11	6,63	0,081	102,465	0,751	0,190	327,846	2,812
13	3	5,36	0,738	2,485	0,093	1,284	5,495	0,192

Примечание. «Молодь» означает наличие мелкой рыбы с длиной тела менее 3 см, которую невозможно эффективно вылавливать траловой сетью со вставкой 10 мм, для расчета их численности и биомассы применен коэффициент уловистости $k = 0,01$ (вместо 0,1).

Единственное исключение среди миктофид — западная тарлетонбения, которая оказалась более многочисленной в северо-восточной части Тихого океана, чем в северо-западной. Только район, примыкающий к границе исключительной экономической зоны России между 42 и 49° с.ш. (район 8), характеризовался сравнимой плотностью распространения *T. crenularis* в верхней эпипелагиали зимой. Далее на север тарлетонбения не встречалась, а к югу ее концентрация в СЗТО снижалась. Отметим, что авторы «Макрофауны пелагиали...» [2012], по-видимому, не признают валидность *T. taylori*, поскольку этот вид в книге не указан.

Согласно А.А. Баланову [1995] массовые виды миктофид используют всю акваторию северной части Тихого океана, включая Берингово море, в качестве района нагула,

при этом места их размножения смещены в более южные районы. Вместе с тем у таких видов, как западная тарлетонбения и светлоперый стенобрах, предположительно основные районы размножения смещены в юго-восточном направлении. Благодаря исключительно широкому распространению, высокой численности и суточным вертикальным миграциям с амплитудой в несколько сотен метров миктофиды играют значительную роль в пелагической пищевой сети, особенно в открытых удаленных районах океана. При этом исследования мезопелагической фауны фрагментарны и недостаточны, особенно в северо-восточной части Тихого океана. Существуют значительные пробелы в научных знаниях о величине запасов, жизненных циклах, времени нереста, а также распределении икры и личинок. Представления о горизонтальных перемещениях довольно приблизительно даже для массовых видов миктофид.

Большая международная тихоокеанская экспедиция по изучению зимней экологии тихоокеанских лососей под эгидой НПАФК в 2022 г. имеет большой потенциал для выявления более широкой картины о роли этой уникальной группы фуражных рыб в функционировании океанических экосистем. Детальное ихтиологическое исследование мезопелагических рыб должно быть включено в планы экспедиции.

Благодарности

Авторы признательны организаторам экспедиций по зимней экологии тихоокеанских лососей в зал. Аляска 2019 и 2020 гг. — Ричарду Дж. Бимишу и Брайану Э. Риделлу и секретариату НПАФК. Также авторы благодарны экипажу НИС «Профессор Кагановский» и RV «Pacific Legacy № 1» и международной научной группе двух экспедиций — Евгению Пахомову (Канада), Джерарду Фоули (США), Брайану П.В. Ханту (Канада), Аркадию Иванову (Россия), Хэ Кун Юнг (Южная Корея), Геннадии Кантакову (Россия), Антону Хлебородову (Россия), Крис Э.М. Невилл (Канада), Игорю Шурпа (Россия), Александру Слабинскому (Россия), Шигехико Урава (Япония), Анне Курносковой (Важовой) (Россия), Перумтхурухил С. Вишну (Канада), Чарльзу Д. Уотерсу (США), Лори А. Вейткамп (США), Михаилу Зуеву (Россия), Светлане Эсенкуловой (Канада), Кристоферу Дигу (Канада), Ребеке ЛаФордж (Канада), Тристану Блейну (Канада), Натали Махара (Канада), Джейкобу Лернеру (Канада), Вессу Страсбургеру (США), Тесси Миникуччи (США), Сабрине Гарсия (США).

Финансирование работы

Исследование частично проводилось на спонсорские деньги. Финансирование было предоставлено Fisheries and Oceans Canada, British Columbia Salmon Farmers Association, Province of British Columbia, Pacific Salmon Foundation и частными спонсорами. Нефинансовую поддержку оказали Pacific Biological Station, Федеральное агентство по рыболовству Российской Федерации (Росрыболовство), Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-Центр), University of British Columbia, University of Victoria и Hokkaido National Fisheries Research Institute.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

В.И. Радченко осуществил написание первой версии статьи, одобрил окончательную версию перед ее подачей для публикации, участвовал в сборе материала в 2019 г.

А.Н. Канзепарова, А.А. Сомов — сбор и обработка материала в 2019 и 2020 гг., редактирование рукописи. И.В. Григоров — сбор и обработка материала в 2020 г.

Список литературы

- Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2005. — 1082 с.
- Баланов А.А.** Состав и структура nekтонного сообщества мезопелагиали Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВО РАН, 1995. — 24 с.
- Баланов А.А., Горбатенко К.М., Горелова Т.А.** Суточная динамика питания мезопелагических рыб Берингова моря в летний период // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, вып. 4. — С. 534–541.
- Баланов А.А., Радченко В.И.** Состав и распределение рыб в мезо- и батипелагиали Берингова и Охотского морей // Комплексные исследования экосистемы Берингова моря. — М. : ВНИРО, 1995. — С. 335–343.
- Беккер В.Э.** Миктофовые рыбы Мирового океана : моногр. — М. : Наука, 1983. — 248 с.
- Белова Г.В.** Сравнительная характеристика репродуктивной биологии массовых мезопелагических рыб дальневосточных морей и сопредельных вод северной Пацифики : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 23 с.
- Горбатенко К.М., Ильинский Е.Н.** Питание массовых мезопелагических рыб в Беринговом море // Вопр. ихтиол. — 1991. — Т. 31, № 5. — С. 816–821.
- Косенок Н.С., Чучукало В.И., Савиных В.Ф.** Характеристика питания диафа-тета *Diaphus theta* (Myctophidae) в северо-западной части Тихого океана в летне-осенний период // Вопр. ихтиол. — 2006. — Т. 46, № 5. — С. 636–642.
- Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009** / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — 616 с.
- Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 544 с.
- Радченко В.И.** Суточная динамика и состав фауны звукоассеивающего слоя в эпипелагиали южной части Охотского моря летом 1994 г. // Океанол. — 1997. — Т. 37, № 5. — С. 698–704.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — Т. 2. — 604 с.
- Abookire A.A., Piatt J.F., Speckman S.G.** A nearsurface, daytime occurrence of two mesopelagic fish species (*Stenobranchius leucopsarus* and *Leuroglossus schmidti*) in a glacial fjord // Fish. Bull. — 2002. — Vol. 100. — P. 376–380.
- Aron W.** The distribution of animals in the eastern North Pacific and its relationship to physical and chemical conditions : Tech. Rep. 63. — Univ. of Washington, Dept. of Oceanography, 1960. — 230 p.
- Beamish R.J., Leask K.D., Ivanov O.A. et al.** The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres // Progress in Oceanography. — 1999. — Vol. 43, Iss. 2. — P. 399–442. DOI: 10.1016/S0079-6611(99)00017-8.
- Bystydzińska Z.E., Phillips A.J., Linkowski T.B.** Larval stage duration, age and growth of blue lanternfish *Tarletonbeania crenularis* (Jordan and Gilbert, 1880) derived from otolith microstructure // Environ. Biol. Fish. — 2010. — Vol. 89. — P. 493–503. DOI: 10.1007/s10641-010-9681-2.
- Catul V., Gauns M., Karuppasamy P.K.** A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae // Rev. Fish Biol. Fish. — 2011. — Vol. 21. — P. 339–354. DOI: 10.1007/s11160-010-9176-4.
- Davison P.C., Checkley D.M. Jr., Koslow J.A., Barlow J.** Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean // Prog. Oceanogr. — 2013. — Vol. 116. — P. 14–30. DOI: 10.1016/j.pocean.2013.05.013.
- Frost B.W., McCrone L.E.** Vertical distribution, diel vertical migration, and abundance of some mesopelagic fishes in the eastern subarctic Pacific Ocean in summer // Fish. Bull. — 1979. — Vol. 76, № 4. — P. 751–770.
- Kozlov A.N.** Review of the trophic role of mesopelagic fish of the family Myctophidae in the Southern Ocean ecosystem // CCAMLR Science. — 1995. — Vol. 2. — P. 71–77.

McCormick J.M., Laurs R.M., McCauley J.E. Hydroid parasite of myctophid fishes // Kulm S., Merten D. (eds) Research activities : Progr. Rep. 20. — Dept Oceanography, Oregon, 1967. — P. 43.

Methot R.D. Jr. Spatial covariation of daily growth rates of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, and northern lampfish, *Stenobranchius leucopsarus* // Rapp. et Proc.-Verb. Cons. Int. Explor. Mer. — 1981. — Vol. 178. — P. 424–431.

Moku M., Kavaguchi K. Chemical composition of three dominant myctophid fish, *Diaphus theta*, *Stenobranchius leucopsarus*, and *S. nannochir*, in the Subarctic and transition waters of the western North Pacific // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. — 2008. — Vol. 88(4). — P. 843–846. DOI: 10.1017/S002531540800132X.

Moku M., Kavaguchi K., Watanabe H., Ohno A. Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobranchius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2000. — Vol. 207. — P. 129–140.

Moser H.G., Ahlstrom E.H. Myctophidae: lanternfishes // The early stages of fishes in the California Current Region : California COFI. Atlas № 33 / ed. H.G. Moser. — Lawrence : Allen Press Inc., 1996. — P. 387–475.

Nelson J.S. Fishes of the world. — Third edition. — N.Y. : John Wiley & Sons, Inc., 1994. — 600 p.

Nielsen N.H., Teilmann J., Heide-Jørgensen M.P. Indications of mesopelagic foraging by a small odontocete // Mar. Biol. — 2019. — Vol. 166, № 78. DOI: 10.1007/s00227-019-3525-1.

Nishimura A., Nagasawa K., Asanuma T. et al. Age, growth, and feeding habits of lanternfish, *Stenobranchius leucopsarus* (Myctophidae), collected from the near-surface layer in the Bering Sea // Fish. Sci. — 1999. — Vol. 65, Iss. 1. — P. 11–15. DOI: 10.2331/fishsci.65.11.

Ohizumi H., Isoda T., Kishiro T., Kato H. Feeding habits of Baird's beaked whale *Berardius bairdii*, in the western North Pacific and Sea of Okhotsk off Japan // Fish. Sci. — 2003. — Vol. 69, Iss. 1. — P. 11–20. DOI: 10.1046/j.1444-2906.2003.00582.x.

Ohizumi H., Kuramochi T., Miyazaki N. Stomach contents of Dall's porpoises (*Phocaenoides dalli*) in the North Pacific Ocean // PICES-VI Annual Meeting : abstracts. — Pusan, 1997. — P. 33–34.

Pakhomov E.A., Deeg C., Esenkulova S. et al. Summary of preliminary findings of the International Gulf of Alaska expedition onboard the R/V *Professor Kaganovskiy* during February 16–March 18, 2019 : NPAFC Doc. 1858. — 2019. — 25 p.

Paxton J.R. Nominal genera and species of lanternfishes (Family Myctophidae) // Contrib. Sci., Nat. Hist. Mus. LA County. — 1979. — Vol. 322. — P. 3–28.

Pearcy W.G., Krygier E.E., Mesecar R., Ramsey F. Vertical distribution and migration of oceanic micronekton off Oregon // Deep-Sea Res. — 1977. — Vol. 24, № 3. — P. 223–245.

Pearcy W.G., Nemoto T., Okiyama M. Mesopelagic fishes of the Bering Sea and adjacent northern North Pacific Ocean // J. Oceanogr. Soc. Japan. — 1979a. — Vol. 35. — P. 127–135. DOI: 10.1007/BF02114305.

Pearcy W.G., Lorz H.V., Peterson W. Comparison of the feeding habits of migratory and non-migratory *Stenobranchius leucopsarus* (Myctophidae) // Mar. Biol. — 1979b. — Vol. 51. — P. 1–8. DOI: 10.1007/BF00389025.

Phillips A.J., Brodeur R.D., Suntsov A.V. Micronekton community structure in the epipelagic zone of the northern California Current upwelling system // Prog. Oceanogr. — 2009. — Vol. 80(1–2). — P. 74–92.

Radchenko V.I. Mesopelagic fish community supplies «biological pump» // The Raffles Bulletin of Zoology. — 2007. — Suppl. № 14. — P. 247–253.

Raring N.W., Stevenson D.E. A brief survey of the mesopelagic fishes of the Gulf of Alaska // Calif. Fish Game. — 2010. — Vol. 96(3). — P. 188–200.

Sassa C., Kawaguchi K., Oozeki Y. et al. Distribution patterns of larval myctophid fishes in the transition region of the western North Pacific // Mar. Biol. — 2004. — Vol. 144(3). — P. 417–428. DOI: 10.1007/s00227-003-1214-5.

Sassa C., Moser H.G., Kawaguchi K. Horizontal and vertical distribution patterns of larval myctophid fishes in the Kuroshio Current region // Fish. Oceanogr. — 2002. — Vol. 11(1) — P. 1–10. DOI: 10.1046/j.1365-2419.2002.00182.x.

Smoker W.W., Pearcy W.G. Growth and reproduction of the lanternfish *Stenobranchius leucopsarus* // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1970. — Vol. 27. — P. 1265–1275. DOI: 10.1139/f70-148

Somov A.A., Blaine T., Deeg C.M. et al. Preliminary findings of the second salmon Gulf of Alaska expedition onboard the R/V *Pacific Legacy*, March 11 — April 7, 2020 as part of the International Year of the Salmon : NPAFC Doc. 1930. — 2020. — 49 p.

Stabeno P.J., Schumacher J.D., Ohtani K. The physical oceanography of the Bering Sea // Dynamics of the Bering Sea. — Fairbanks : Alaska Sea Grant College Program, 1999. — P. 1–28.

Uchida R., Kuma K., Omata A. et al. Water column iron dynamics in the subarctic North Pacific Ocean and the Bering Sea // J. Geophys. Res. Oceans. — 2013. — Vol. 118, Iss. 3. — P. 1257–1271. DOI: 10.1002/jgrc.20097.

Volvenko I.V. Problems in estimation of fish abundance by trawl sampling : NPAFC Doc. 506. — 2000. — 29 p.

Watanabe H., Moku M., Kawaguchi K. et al. Diel vertical migration of myctophid fishes (family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific // Fish. Oceanogr. — 1999. — Vol. 8, № 2. — P. 115–127. DOI: 10.1046/j.1365-2419.1999.00103.x.

Yang M.-S. Diet of nineteen mesopelagic fishes in the Gulf of Alaska : NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-229. — U.S. Dep. Commer., 2011. — 67 p.

Yasuma H., Takao Y., Sawada K. et al. Target strength of the lanternfish, *Stenobrachius leucopsarus* (family Myctophidae), a fish without an airbladder measured in the Bering Sea // ICES J. Mar. Sci. — 2006. — Vol. 63, Iss. 4. — P. 683–692. DOI: 10.1016/j.icesjms.2005.02.016.

References

Atlas kolichestvennogo raspredeleniya nektona v severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana (Atlas of Nekton Species Quantitative Distribution in the North-Western Part of the Pacific Ocean), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2005.

Balanov, A.A., Composition and structure of nekton community in the mesopelagic zone of the Bering Sea, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Inst. Biol. Morya, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 1995.

Balanov, A.A., Gorbatenko, K.M., and Gorelova, T.A. Diurnal dynamics of nutrition of mesopelagic fish in the Bering Sea in summer, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1994, vol. 34, no. 4, pp. 534–541.

Balanov, A.A. and Radchenko, V.I. Composition and distribution of fish in the meso- and bathypelagic zones of the Bering and Okhotsk seas, in *Kompleksnyye issledovaniya ekosistemy Beringova morya* (Complex Studies of Ecosystem of the Bering Sea), Moscow: VNIRO, 1995, pp. 335–343.

Bekker, V.E., *Miktofovye ryby Mirovogo okeana* (Myctophid Fishes of the World Ocean), Moscow: Nauka, 1983.

Belova, G.V., Comparative characteristics of reproductive biology of mass mesopelagic fish of the Far Eastern seas and adjacent waters of the northern Pacific, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008.

Gorbatenko, K.M. and Ilyinsky, E.N., Feeding of Massive Mesopelagic Fish in the Bering Sea, *Vopr. Ikhtiolog.*, 1991, vol. 31, no. 5, pp. 816–821.

Kosenok, N.S., Chuchukalo, V.I., and Savinykh, V.F., Feeding characteristics of *Diaphus theta* (Myctophidae) in the northwestern part of the Pacific Ocean in the summer-autumn period, *Vopr. Ikhtiolog.*, 2006, vol. 46, no. 5, pp. 636–642.

Shuntov, V.P., Bocharov, L.N., Volvenko, I.V., and Kulik, V.V., *Makrofauna pelagiali severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1979–2009* (Pelagic Macrofauna of the Northwestern Pacific: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1979–2009), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012.

Nekton severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana. Tablitsy chislennosti, biomassy i sootnosheniya vidov (Nekton of the Northwestern Pacific. Abundance, Biomass and Species Ratio), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.

Radchenko, V.I., Diel dynamics and fauna composition of sound-scattering layer in the Southern Okhotsk Sea of epipelagial in summer 1994, *Okeanologiya*, 1997, vol. 37, no. 5, pp. 698–704.

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

Abookire, A.A., Piatt, J.F., and Speckman, S.G., A nearsurface, daytime occurrence of two mesopelagic fish species (*Stenobrachius leucopsarus* and *Leuroglossus schmidti*) in a glacial fjord, *Fish. Bull.*, 2002, vol. 100, pp. 376–380.

Aron, W., *The distribution of animals in the eastern North Pacific and its relationship to physical and chemical conditions: Tech. Rep. 63*, Univ. of Washington, Dept. of Oceanography, 1960.

Beamish, R.J., Leask, K.D., Ivanov, O.A., Balanov, A.A., Orlov, A.M., and Sinclair, B., The ecology, distribution, and abundance of midwater fishes of the Subarctic Pacific gyres, *Prog. Oceanogr.*, 1999, vol. 43, no. 2, pp. 399–442. doi 10.1016/S0079-6611(99)00017-8

Bystydzieńska, Z.E., Phillips, A.J., and Linkowski, T.B., Larval stage duration, age and growth of blue lanternfish *Tarletonbeania crenularis* (Jordan and Gilbert, 1880) derived from otolith microstructure, *Environ. Biol. Fishes*, 2010, vol. 89, pp. 493–503. doi 10.1007/s10641-010-9681-2

Catul, V., Gauns, M., and Karuppasamy, P.K., A review on mesopelagic fishes belonging to family Myctophidae, *Rev. Fish Biol. Fish.*, 2011, vol. 21, pp. 339–354. doi 10.1007/s11160-010-9176-4

Davison, P.C., Checkley, D.M. Jr., Koslow, J.A., and Barlow, J., Carbon export mediated by mesopelagic fishes in the northeast Pacific Ocean, *Prog. Oceanogr.*, 2013, vol. 116, pp. 14–30. doi 10.1016/j.pocean.2013.05.013

Frost, B.W. and McCrone, L.E., Vertical distribution, diel vertical migration, and abundance of some mesopelagic fishes in the eastern subarctic Pacific Ocean in summer, *Fish. Bull.*, 1979, vol. 76, no. 4, pp. 751–770.

Kozlov, A.N., Review of the trophic role of mesopelagic fish of the family Myctophidae in the Southern Ocean ecosystem, *CCAMLR Science*, 1995, vol. 2, pp. 71–77.

McCormick, J.M., Laurs, R.M., and McCauley, J.E., Hydroid parasite of myctophid fishes, in *Research activities*, Kulm S., Merten D., eds, *Progr. Rep. 20*, Dept Oceanography, Oregon, 1967, p. 43.

Methot, R.D. Jr., Spatial covariation of daily growth rates of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, and northern lampfish, *Stenobrachius leucopsarus*, *Rapp. et Proc.-Verb. Cons. Int. Explor. Mer.*, 1981, vol. 178, pp. 424–431.

Moku, M. and Kavaguchi, K., Chemical composition of three dominant myctophid fish, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus*, and *S. nannochir*, in the Subarctic and transition waters of the western North Pacific, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 2008, vol. 88, no. 4, pp. 843–846. doi 10.1017/S002531540800132X

Moku, M., Kavaguchi, K., Watanabe, H., and Ohno, A., Feeding habits of three dominant myctophid fishes, *Diaphus theta*, *Stenobrachius leucopsarus* and *S. nannochir*, in the subarctic and transitional waters of the western North Pacific, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2000, vol. 207, pp. 129–140.

Moser, H.G. and Ahlstrom, E.H., Myctophidae: lanternfishes, in *The early stages of fishes in the California Current Region*, *California COFI. Atlas*, Moser, H.G., ed., Lawrence: Allen Press Inc., 1996, no. 33, pp. 387–475.

Nelson, J.S., *Fishes of the world*, 3rd ed., New York: John Wiley & Sons, Inc., 1994.

Nielsen, N.H., Teilmann, J., and Heide-Jørgensen, M.P., Indications of mesopelagic foraging by a small odontocete, *Mar. Biol.*, 2019, vol. 166, no. 78. doi 10.1007/s00227-019-3525-1

Nishimura, A., Nagasawa, K., Asanuma, T., Aoki, H., and Kubota, T., Age, growth, and feeding habits of lanternfish, *Stenobrachius leucopsarus* (Myctophidae), collected from the near-surface layer in the Bering Sea, *Fish. Sci.*, 1999, vol. 65, no. 1, pp. 11–15. doi 10.2331/fishsci.65.11

Ohizumi H., Isoda T., Kishiro, T., and Kato, H., Feeding habits of Baird's beaked whale *Berardius bairdii*, in the western North Pacific and Sea of Okhotsk off Japan, *Fish. Sci.*, 2003, vol. 69, no. 1, pp. 11–20. doi 10.1046/j.1444-2906.2003.00582.x

Ohizumi, H., Kuramochi, T., and Miyazaki, N., Stomach contents of Dall's porpoises (*Phocaenoides dalli*) in the North Pacific Ocean, *PICES-VI Annual Meeting: abstracts*, Pusan, 1997, pp. 33–34.

Pakhomov, E.A., Deeg, C., Esenkulova, S., Foley, G., Hunt, B.P.V., Ivanov, A., Jung, H.K., Kantakov, G., Kanzeparova, A., Khleborodov, A., Neville, C., Radchenko, V., Shurpa, I., Slabinsky, A., Somov, A., Urawa, S., Vazhova, A., Vishnu, P.S., Waters, C., Weitkamp, L., Zuev, M., and Beamish, R., Summary of preliminary findings of the International Gulf of Alaska expedition onboard the R/V *Professor Kaganovskiy* during February 16–March 18, 2019, *NPAFC Doc. 1858*, 2019.

Paxton, J.R., Nominal genera and species of lanternfishes (family Myctophidae), *Contrib. Sci., Nat. Hist. Mus. LA County*, 1979, vol. 322, pp. 3–28.

Pearcy, W.G., Krygier, E.E., Mesecar, R., and Ramsey, F., Vertical distribution and migration of oceanic micronekton off Oregon, *Deep-Sea Res.*, 1977, vol. 24, no. 3, pp. 223–245.

Pearcy, W.G., Nemoto, T., and Okiyama, M., Mesopelagic fishes of the Bering Sea and adjacent northern North Pacific Ocean, *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, 1979, vol. 35, pp. 127–135. doi 10.1007/BF02114305

Pearcy, W.G., Lorz, H.V., and Peterson, W., Comparison of the feeding habits of migratory and non-migratory *Stenobrachius leucopsarus* (Myctophidae), *Mar. Biol.*, 1979, vol. 51, pp. 1–8. doi: 10.1007/BF00389025

Phillips, A.J., Brodeur, R.D., and Sunstov, A.V., Micronekton community structure in the epipelagic zone of the northern California Current upwelling system, *Prog. Oceanogr.*, 2009, vol. 80, no. 1–2, pp. 74–92.

- Radchenko, V.I.**, Mesopelagic fish community supplies «biological pump», *The Raffles Bulletin of Zoology*, 2007, suppl. no. 14, pp. 247–253.
- Raring, N.W. and Stevenson, D.E.**, A brief survey of the mesopelagic fishes of the Gulf of Alaska, *Calif. Fish Game*, 2010, vol. 96, no. 3, pp. 188–200.
- Sassa, C., Kawaguchi, K., Oozeki, Y., Kubota, H., and Sugisaki, H.**, Distribution patterns of larval myctophid fishes in the transition region of the western North Pacific, *Mar. Biol.*, 2004, vol. 144, no. 3, pp. 417–428. doi 10.1007/s00227-003-1214-5
- Sassa, C., Moser, H.G., and Kawaguchi, K.**, Horizontal and vertical distribution patterns of larval myctophid fishes in the Kuroshio Current region, *Fish. Oceanogr.*, 2002, vol. 11, no. 1, pp. 1–10. doi 10.1046/j.1365-2419.2002.00182.x
- Smoker, W.W. and Pearcy, W.G.**, Growth and reproduction of the lanternfish *Stenobrachius leucopsarus*, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1970, vol. 27, pp. 1265–1275. doi: 10.1139/f70-148
- Somov, A.A., Blaine, T., Deeg, C.M., Esenkulova, S., Frost, T.J., Garcia, S., Grigorov, I.V., Hunt, B.P.V., Kanzeparova, A., LaForge, R.V., Lerner, J.E., Mahara, N., Neville, C., Pakhomov, E.A., Riddell, B., Strasburger, W.W., and Beamish, R.J.**, Preliminary findings of the second salmon Gulf of Alaska expedition onboard the R/V *Pacific Legacy*, March 11 — April 7, 2020 as part of the International Year of the Salmon, *NPAFC Doc. 1930*, 2020.
- Stabeno, P.J., Schumacher, J.D., and Ohtani, K.**, The physical oceanography of the Bering Sea, *Dynamics of the Bering Sea*, Loughlin, T.R., and Ohtani, K., Eds., Fairbanks: Alaska Sea Grant College Program, 1999, pp. 1–28.
- Uchida, R., Kuma, K., Omata, A., Ishikawa, S., Hioki, N., Ueno, H., Isoda, Y., Sakaoka, K., Kamei, Y., and Takagi, S.**, Water column iron dynamics in the subarctic North Pacific Ocean and the Bering Sea, *J. Geophys. Res. Oceans*, 2013, vol. 118, no. 3, pp. 1257–1271. doi 10.1002/jgrc.20097
- Volvenko, I.V.**, Problems in estimation of fish abundance by trawl sampling, *NPAFC Doc. 506*, 2000.
- Watanabe, H., Moku, M., Kawaguchi, K., Ishimaru, K., and Ohno, A.**, Diel vertical migration of myctophid fishes (family Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific, *Fish. Oceanogr.*, 1999, vol. 8, no. 2, pp. 115–127. doi 10.1046/j.1365-2419.1999.00103.x
- Yang, M.-S.**, Diet of nineteen mesopelagic fishes in the Gulf of Alaska, *NOAA Tech. Memo. NMFS-AFSC-229*, U.S. Dep. Commer., 2011.
- Yasuma, H., Takao, Y., Sawada, K., Miyashita, K., and Aoki, I.**, Target strength of the lanternfish, *Stenobrachius leucopsarus* (family Myctophidae), a fish without an airbladder measured in the Bering Sea, *ICES J. Mar. Sci.*, 2006, vol. 63, no. 4, pp. 683–692. doi 10.1016/j.icesjms.2005.02.016
- Froese, R. and Pauly, D.**, FishBase. World Wide Web Electronic Publication. www.fishbase.org, version (3/2020).

Поступила в редакцию 11.05.2021 г.

После доработки 19.05.2021 г.

Принята к публикации 21.05.2021 г.