

Научная статья

УДК 574.58(265.51)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60



**МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА КОРМОВОЙ БАЗЫ
И ПИЩЕВОЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ НЕКТОНА ВЕРХНЕЙ
ЭПИПЕЛАГИАЛИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ.
СООБЩЕНИЕ 2. ПИЩЕВАЯ ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ НЕКТОНА**

С.В. Найденко, А.А. Сомов*

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

Аннотация. Рассматривается межгодовая динамика условий нагула нектона в верхней эпипелагиали различных районов западной части Берингова моря летом и осенью 2002–2020 гг. Летом потребление кормовых ресурсов рыб и кальмаров составляет в глубоководных котловинах от 0,01 до 0,10 и в наваринском районе от 0,01 до 0,38 т/км² в сутки. Осенью объемы суточного потребления пищи повышаются, изменяясь в глубоководных районах от 0,03 до 0,14 т/км², а в наваринском от 0,01 до 0,53 т/км². При высокой биомассе нектона и одновременно пониженной биомассе зоопланктона обилие пищи на единицу массы потребителей уменьшается (в глубоководных районах в 2–3 раза), а пресс на планктонные ресурсы, особенно эвфаузиид, гипериид и птерпод, увеличивается. При пониженных показателях пищевой обеспеченности в некоторые годы снижается интенсивность питания лососей, а в составе их рациона повышается доля нектонной и второстепенной пищи (например, сагитт). В то же время увеличение в рационе лососей доли молоди рыб и кальмаров чаще всего происходит при высоком их обилии в верхнем слое эпипелагиали. Коэффициенты корреляции между накормленностью лососей и обилием пищи или их численностью показывают слабую зависимость между этими параметрами. Достоверной связи между условиями нагула осенью в глубоководных котловинах и численностью возвратов производителей на следующий год, в частности горбуши, не обнаруживается. Хорошие возвраты производителей горбуши от высокоурожайных поколений, нагуливающих при разной пищевой обеспеченности, указывают на то, что кормовые условия молоди осенью не являются определяющим фактором снижения численности рыб, вернувшихся на нерест. У других видов нектона в годы с пониженными показателями пищевой обеспеченности заметных изменений в питании не прослеживается. Выедание продукции зоопланктона рыбами и кальмарами за летне-осенний период в глубоководных котловинах в пределах 2–5 % (а при высокой биомассе потребителей и низком обилии планктона в пределах 5–7 %) свидетельствует о невысокой степени использования зоопланктонных ресурсов эпипелагическим нектоном. В наваринском районе среднемноголетнее выедание продукции зоопланктона выше и составляет летом и осенью соответственно 5 и 21 %. В целом в 2002–2020 гг. при различном соотношении кормовой базы и ее потребителей значительных изменений в составе и обилии планктона и нектона не произошло. Сделан вывод,

* Найденко Светлана Васильевна, кандидат биологических наук, заведующая сектором, svetlana.naydenko@tinro-center.ru; Сомов Алексей Александрович, заведующий сектором, aleksey.somov@tinro-center.ru.

что при современном уровне численности рыб и кальмаров запасы кормовых ресурсов являются достаточными для стабильного функционирования nektonных сообществ различных районов Берингова моря.

Ключевые слова: nekton, зоопланктон, биомасса, продукция, пищевая обеспеченность, индексы наполнения желудков, верхняя эпипелагиаль, Берингово море.

Для цитирования: Найденко С.В., Сомов А.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности nektona верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 2. Пищевая обеспеченность nektona // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 34–60. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60.

Original article

Long-term dynamics of forage base and food supply for nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea. Part 2. Food supply for nekton

Svetlana V. Naydenko*, Aleksey A. Somov**

*, ** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley,
Vladivostok, 690091, Russia

* Ph.D., head of sector, svetlana.naydenko@tinro-center.ru

** head of sector, aleksey.somov@tinro-center.ru

Abstract. Interannual dynamics of feeding conditions for nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea is considered for the summer and fall seasons of 2002–2020. In the summers, daily consumption by fish and squids ranged from 0.01 to 0.10 t/km² in the deep-water basins and between 0.01–0.38 t/km² in the shelf area at Cape Navarin. In the falls, the consumption increased to 0.03–0.14 t/km² in the deep-water basins, and to 0.01–0.53 t/km² in the Navarin area. Summary in the summer-fall periods, the fish and squids consumed 2–5 % of zooplankton production (up to 5–7 % in some years) in the deep-sea basins that is rather low degree of the zooplankton resources usage. In the Navarin area, the consumption is considerably higher and is estimated as 5 % in summer and 21 % in fall season, on average. In cases of heightened nekton biomass and reduced zooplankton biomass in some years, the grazing pressure on plankton increased, in particular on euphausiids, hyperiids and pteropods, while the intensity of salmon feeding decreased, with extension the portions of nektonic food and other zooplankton groups, as arrowworms, in their diet. On the other hand, the portion of juvenile fish and squids in the salmon diet increased in cases of high abundance of this prey, too. Weak correlation was detected both between the salmon feeding and abundance of their prey and between the salmon feeding and abundance of salmon. The feeding conditions for pink salmon during their offshore migration did not determine the rate of their returns. Strong year-classes of pink salmon had large returns in conditions of either poor or rich food supply in fall season, so the feeding in fall was not important for the pink salmon survival in the ocean in winter. Feeding of other fish and squids species did not change noticeably in the years with reduced food supply. In general, abundance and species composition of plankton and nekton communities were rather stable in the western Bering Sea in the 2000–2010s, and this current state of the ecosystem provides stable functioning of nekton communities both in the deep-water and Navarin areas.

Keywords: nekton, zooplankton, biomass, production, food supply, stomach fullness, upper epipelagic layer, Bering Sea.

For citation: Naydenko S.V., Somov A.A. Long-term dynamics of forage base and food supply for nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea. Part 2. Food supply for nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 34–60. (In Rus.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-34-60.

Введение

При экосистемном подходе к анализу межгодовых изменений структурных характеристик пелагических nektonных сообществ определяющее значение имеют вопросы питания и обеспеченности кормовыми ресурсами рыб и кальмаров. В Беринговом море в этом направлении исследования ведутся уже давно, и за многолетний период собран

значительный массив данных о составе кормовой базы и обилии ее потребителей, позволяющий судить об условиях нагула рыб и кальмаров. Материалы этих исследований использованы в многочисленных публикациях и обобщены в ряде сводных и диссертационных работ [Шунтов и др., 1993, 2010; Дулепова, 2002, 2014; Чучукало, 2006; Найденко, 2007; Шунтов, Темных, 2008а, б, 2011; Волков, 2009, 2014, 2016а, б; Темных, 2009; Заволокин, 2014; Найденко, Сомов, 2019; и др.].

В последние годы обсуждение темы пищевой обеспеченности усилилось главным образом в связи с высокой численностью тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*), значительной динамикой биомассы минтая *Gadus chalcogramma* и других видов рыб. При этом в некоторых исследованиях делаются выводы о недостаточности обилия кормовых ресурсов для тихоокеанских лососей, а также о напряженных пищевых отношениях в пределах р. *Oncorhynchus* при высокой численности горбуши [Карпенко и др., 2013]. Другими авторами [Бугаев и др., 2020] при анализе оправдываемости прогнозов вылова тихоокеанских лососей высказываются предположения что в летне-осенний период для молоди лососей могут складываться неблагоприятные кормовые условия в связи с высокой численностью других рыб (трехиглой колюшки и молоди минтая), что негативно отражается на выживаемости и возвратах, в частности производителей горбуши. Дефицит пищи считают основной причиной относительно ранних обратных миграций минтая из северо-западной части моря в юго-восточном направлении [Степаненко, Грицай, 2016, 2018].

Причины разногласий существующих взглядов на одну и ту же проблему кроются, в первую очередь, в качестве исходных данных (либо их отсутствии), а также в сложности и недостаточной изученности некоторых вопросов функционирования пелагических сообществ. Так, представления об ограниченности пищи в морях и океанах для лососей и жесткой конкуренции за нее, получившие распространение еще в 1950–1960-е гг., базируются чаще всего на материалах, собранных в дрейфтерных рейсах, и не могут считаться полноценными. Данные же, полученные при проведении комплексных исследований, не всегда используются в полном объеме. Выводы о дефиците кормовых ресурсов для лососей, минтая и других видов рыб не подкреплены надежными количественными расчетами и делаются чаще всего на основании только косвенных показателей. Для того чтобы получить реальную картину пищевой обеспеченности nekтона, судить об условиях нагула промысловых рыб и обосновывать их прогнозы, нужны количественные оценки о состоянии кормовой базы, объемах выедания и степени ее использования. Только такие данные позволяют подтверждать или опровергать выводы о достаточности кормовой базы рыб и кальмаров в местах их обитания или нагула.

Целью данной статьи является оценка степени использования кормовой базы и пищевой обеспеченности nekтона при различном его обилии в верхнем слое эпипелагиали разных районов Берингова моря в летне-осенний период в 2002–2020 гг.

Материалы и методы

В статье используются материалы 22 комплексных экспедиций, проведенных в западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2020 гг. и ориентированных на изучение морского и океанического периодов жизни тихоокеанских лососей. Основным слоем преимущественного обитания и питания лососей является верхняя эпипелагиаль, поэтому сбор информации по ним и другим видам nekтона в экспедициях данной направленности осуществлялся в этом слое. Полученная для этого слоя информация не означает, что по ней можно судить о состоянии сообществ всей эпипелагиали, а дает представление о том, какие виды nekтона населяют именно верхний слой эпипелагиали, об их трофических взаимоотношениях, кормовой базе и степени ее использования. Наличие длительного ряда наблюдений позволяет оценить сезонную (в течение летне-осеннего периода) и межгодовую динамику состояния nekтонных сообществ данного биотопа.

Исследования в Командорской котловине, западной части Алеутской котловины и наваринском районе проводились летом в нечетные 2003–2015 гг., а осенью почти ежегодно, за исключением некоторых лет. Для облова nekтона использовался разноглубинный трал РТ 80/396 (среднее вертикальное раскрытие 33,7 м, горизонтальное — 39 м, в кутце вставка с ячеей 10 мм). Всего было выполнено 1098 тралений (с продолжительностью облова 60 мин).

Траловые уловы гидробионтов разбирали по видам. Видовые названия рыб приведены в соответствии с каталогом Эшмайера [<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>], список кальмаров — по CephBase, 2018 [<http://cephbase.eol.org>]. Во время сбора информации в рейсах гидробионтов просчитывали, у рыб измеряли длину по Смитту (АС), взвешивали и проводили полный биологический анализ массовых видов. Относительную численность (n , экз./км²) и биомассу (m , кг/км²) каждого вида для каждой траловой станции находили с учетом протраленной площади [Аксютин, 1968] с применением коэффициентов уловистости [Волвенко, 1998]. Следует отметить, что для мезопелагических видов, совершающих суточные вертикальные миграции и встречающихся в уловах только в ночное время, величины обилия были рассчитаны только по ночным тралениям.

Для оценки состояния кормовой базы nekтона использовали данные об удельной биомассе (на единицу обилия и площади, мг/м³ и т/км²), запасах и продукции зоопланктона, опубликованные в сообщении 1 [Найденко и др., наст. том].

Сбор и обработку проб на питание проводили в рейсах по стандартным методикам, принятым в Тихоокеанском филиале ВНИРО (ТИНРО), бывшем ТИНРО-центре [Руководство..., 1986; Чучукало, 2006; Волков, 2008б]. Интенсивность питания рыб определяли по наполнению желудочно-кишечного тракта в течение суток, для этого рассчитывали общий индекс наполнения как отношение массы всего пищевого комка к массе рыбы (ИНЖ, ‰). Всего было проанализировано 74 тыс. желудков рыб и кальмаров (табл. 1).

Все виды и группы nekтона, встречающиеся в пище рыб и кальмаров, объединены в группу «нектонная пища». К мелкоразмерному nekтону отнесены молодь рыб (минтая, северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* и др.), мелкие виды рыб (трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*, светлоперый стенобрахс *Stenobranchius leucopsarus*, дальневосточная серебрянка *Leuroglossus schmidtii*, охотский липолаг *Lipolagus ochotensis* и др.) и мелкие особи кальмаров.

Пищевая обеспеченность гидробионтов определяется совокупностью ряда биотических и абиотических факторов, т.е. зависит от большого набора параметров. Поэтому стандартных методик по оценке условий нагула nekтона в трофологическом направлении не существует, а выбор методов исследований зависит от их информационной обеспеченности [Чучукало, Дулепова, 2002; Чучукало, 2006]. Наиболее широкое применение при оценке обеспеченности пищей находят показатели, основанные на количественных методах анализа: расчеты суточных, сезонных и годовых рационов, соотношения обилия пищи и ее потребителей, доли/степени потребления кормовых ресурсов от их запасов. Например, степень выедания зоопланктонных ресурсов от их запасов рассчитывалась при оценках пищевой обеспеченности пелагическим nekтоном в Охотском море [Горбатенко, 2018], а также различных районах северо-западной части Тихого океана [Шунтов и др., 2010; Найденко, Хоружий, 2014, 2017; Найденко, Сомов, 2019]. Информативным также является коэффициент использования кормовой базы, предложенный М.В. Желтенковой [1955а, б] и представляющий отношение суммарного рациона (в работах данного автора годового) рыб и кальмаров к биомассе кормовых ресурсов. Чем больше данный показатель стремится к единице, тем значительнее пресс nekтона на кормовые ресурсы. Данный коэффициент применялся при анализе использования кормовой базы nekтоном эпипелагиали Охотского и Берингова морей [Чучукало, 2006]. Количественное соотношение между биомассой nekтона и рационом

Таблица 1

Объем трофологического материала, собранного летом и осенью 2002–2020 гг. в Командорской котловине, западной части Алеутской котловины и наваринском районе.

Table 1

Volume of samples for nekton feeding collected in summer and autumn of the 2002–2020s in the Commander Basin, western Aleutian Basin, and in the shelf area at Cape Navarin

Год	Горбуша	Кета	Нерка	Прочие виды нектона	Все виды нектона
<i>Лето</i>					
2003	120	1 855	726	962	3 663
2005	972	1 335	433	167	2 907
2007	590	990	342	98	2 020
2009	1 382	1 483	272	105	3 242
2011	1 445	824	159	564	2 992
2013	374	824	233	549	1 980
2015	510	895	158	1 426	2 989
Всего	5 393	8 206	2 323	3 871	19 793
<i>Осень</i>					
2002	246	938	484	1 228	2 896
2003	496	996	787	2 104	4 383
2004	634	1 018	847	1 769	4 268
2006	774	2 021	1 095	3 910	7 800
2007	260	1 130	842	232	2 464
2008	783	1 652	828	1 172	4 435
2009	141	999	909	875	2 924
2010	636	1 529	779	287	3 231
2012	143	1 605	1 151	348	3 247
2013	492	2 929	1 743	582	5 746
2014	512	973	526	139	2 150
2017	445	614	471	439	1 969
2018	1 185	1 211	708	727	3 831
2019	619	693	592	264	2 168
2020	946	854	572	329	2 701
Всего	8 312	19 162	12 334	14 405	54 213

рыб (в частности двухмесячным) использовано при характеристике кормовых условий отдельных районов дальневосточных морей [Шунтов и др., 1993, 2007; Шунтов, 2016]. Кроме количественных показателей при анализе пищевой обеспеченности рыб часто используются и косвенные показатели, такие как интенсивность питания, состав рациона, ширина пищевого спектра, доля в рационе второстепенной пищи [Заволокин, 2011, 2014].

В настоящей статье для анализа изменений условий нагула и обеспеченности нектона кормовыми ресурсами использовали следующие показатели: соотношение зоопланктон/нектон, суммарный рацион рыб (сутки, сезон), степень выедания и коэффициент использования кормовой базы.

Одним из самых простых показателей, дающих общее представление об условиях нагула гидробионтов, является соотношение, показывающее сколько единиц пищевых ресурсов приходится на единицу массы их потребителей. Для расчета данного показателя использовали общую биомассу зоопланктона (т/км²) и биомассу нектона (т/км²) (далее по тексту индекс $Z_{\text{общ}}/H$). Это же соотношение находили для четырех наиболее важных кормовых групп (эвфаузиид, гипериид, птеропод и копепод), далее по тексту индекс $Z_{\text{гр}}/H$.

Объемы выедания нектоном кормовых ресурсов вычисляли по формуле $M_j = B_i \cdot R \cdot t$, где M_j — масса потребленного кормового организма (j -той жертвы), т;

B_i — биомасса вида-потребителя (i -го хищника), т; R — суточный рацион, % массы тела; t — период, сут. Суммируя величины выедания отдельных кормовых организмов, находили общую величину потребления пищи одним видом и всеми видами nekтона за сутки и сезон. Для корректного сравнения функциональных характеристик трофической структуры трех районов, имеющих неодинаковую площадь исследований, потребление пищи nekтоном рассчитали на единицу площади (т/км²).

Степень (%) выедания кормовой базы оценивали как долю потребленной рыбами и кальмарами пищи (за сутки и сезон) от ее запаса (или продукции).

Коэффициент использования (k_{use}) кормовой базы определяли как отношение суммарного рациона рыб и кальмаров (за сутки и сезон) к биомассе зоопланктона. При вычислении этого коэффициента для отдельных групп зоопланктона использовали объемы потребления и биомассу данной группы зоопланктона.

Результаты и их обсуждение

Состав и динамика биомассы nekтона. По видовому составу nekтонные сообщества глубоководных районов Берингова моря (Командорская котловина и западная часть Алеутской котловины) относятся к сообществам открытых вод, а наваринского шельфа — к надшельфовым [Радченко, 1994; Шунтов, 2016]. Хотя строгой границы разделения между сообществами нет, для каждого из них характерны свои определенные структурные особенности. Общей особенностью данных сообществ является то, что они формируются главным образом гидробионтами, населяющими эпипелагиаль временно — в течение определенного периода суток или сезона — либо проводящими здесь только часть жизненного цикла. К таковым относятся молодь различных донных, придонных и глубоководных рыб (северный одноперый терпуг *P. monopterygius*, минтай *G. chalcogramma*, угольная рыба *Anoplopoma fimbria* и др.), мезопелагические рыбы (в частности миктофиды), кальмары (северный *Boreoteuthis borealis*, камчатский *Gonatus kamtschaticus* и др.). К временным обитателям вышеуказанных nekтонных сообществ относятся также виды, выходящие из рек (трехиглая колюшка *G. aculeatus*) или совершающие нагульные или преднерестовые миграции (тихоокеанские лососи). Кроме этого, в конце лета — начале осени в юго-западную часть моря проникают представители низкобореально-субтропического и умеренно-бореального комплексов (японский морской лещ *Brama japonica*, катран *Squalus acanthias*, сайра *Cololabis saira*, сардина дальневосточная *Sardinops melanostictus*, анчоус *Engraulis japonicus* и др.).

Для nekтонных сообществ верхнего слоя эпипелагиали глубоководных и шельфовых берингоморских районов характерна выраженная межгодовая и сезонная изменчивость. Из имеющегося ряда летних исследований наиболее высокая биомасса nekтона в глубоководных котловинах наблюдалась в 2003, 2007 и 2009 гг., когда доминировали кета *Oncorhynchus keta*, горбуша *O. gorbuscha*, северный кальмар и в меньшей степени мезопелагические рыбы, а в наваринском районе — в 2003 и 2015 гг. при высоком обилии минтая и кеты. Низкую биомассу рыб и кальмаров одновременно в трех районах отмечали в 2013 г. (табл. 2, 3).

Осенью, при массовых миграциях минтая из восточной части моря в российские воды, а также высокой численности лососей или появлении урожайных поколений некоторых видов рыб (сельди, терпуга, трехиглой колюшки), межгодовые вариации обилия nekтона могут быть значительными. В частности, по осенним наблюдениям, в глубоководных котловинах разница между высокими и низкими показателями обилия nekтона составляет в среднем 3–4 раза, а в наваринском районе — 9 раз (табл. 2, 3).

В берингоморских районах основу кормовой базы и, соответственно, питания эпипелагических рыб и кальмаров формируют планктонные ресурсы [Дулепова, 2002; Ефимкин, 2003; Чучукало, 2006; Найдено, 2007; Волков, 2014–2016а, б; Шунтов, 2016]. Состав и динамика зоопланктона и nekтона взаимосвязаны.

Таблица 2

Межгодовая динамика состава и биомассы рыб и кальмаров в верхнем слое эпипелагиали западной части Берингова моря летом в 2003–2015 гг., тыс. т

Table 2

Interannual dynamics of species composition and biomass of fish and squids in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea in summer of the 2003–2015s, 10³ t

Вид, группа nekтона	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.
<i>Командорская котловина</i>							
Лососи (АС < 30 см)	201,2	177,7	146,9	287,0	125,7	41,2	90,2
Терпуг северный одноперый	0,7	1,5	0,8	0,8	0,2	0,3	1,9
Минтай	0,1	1,1	0,2	0,1	1,2	0,1	0,1
Сельдь	+	+	0,6	+	38,7	27,3	41,1
Мезопелагические рыбы	9,1	14,8	150,9	40,9	13,2	0,5	0,7
Прочие рыбы	0,3	6,9	0,9	0,9	1,1	1,0	2,5
Кальмары	94,2	203,7	243,3	231,2	87,7	21,6	91,8
<i>Западная часть Алеутской котловины</i>							
Лососи (АС < 30 см)	380,2	239,7	202,4	295,6	253,4	58,0	106,5
Терпуг северный одноперый	119,0	2,1	0,9	0,2	0,1	0,5	0,3
Минтай	+	0,2	+	–	–	–	2,3
Сельдь	–	—	–	–	–	0,2	88,3
Мезопелагические рыбы	23,1	1,4	18,4	5,6	0,4	0,1	0,9
Прочие рыбы	8,0	0,8	1,1	0,8	5,1	2,1	10,2
Кальмары	96,5	65,6	82,2	152,4	2,1	8,4	16,7
<i>Наваринский район</i>							
Лососи (АС < 30 см)	98,5	28,7	13,4	11,2	14,4	2,7	49,4
Минтай	0,4	18,2	+	+	51,4	+	193,9
Сельдь	0,1	+	+	+	1,9	+	27,1
Прочие рыбы	5,2	0,7	0,1	0,1	0,2	0,4	0,3
Кальмары	0,4	2,0	0,8	0,4	+	+	0,1

Примечание. Площади обследованных районов приведены в сообщении 1 С.В. Найденко с соавторами [наст. том], «+» — единичные случаи встречаемости.

Соотношение биомассы зоопланктона и nekтона. В верхнем 50-метровом слое эпипелагиали в глубоководных западной части Алеутской и Командорской котловинах биомасса зоопланктона летом меняется от 41 до 282 т/км², достигая в некоторые годы высоких значений (например, в 2015 г.), а среднеголетний показатель плотности в данных районах оценивается соответственно в 74 и 101 т/км² (табл. 4). Среднеголетняя плотность nekтона, потребителя планктонной пищи, летом невысокая и составляет в этих районах моря соответственно всего 1,4 и 1,7 т/км².

В Командорской котловине летом 2007 и 2009 гг., а также в западной части Алеутской котловины в 2003 и 2007 гг. произошло заметное снижение количества зоопланктона на единицу массы его потребителей. В эти годы на 1 т nekтона приходилось всего 24–28 т зоопланктона. Наиболее высоким (121–209) индекс $Z_{\text{обиц}}/H$ был летом 2013 г. (при низком обилии nekтона) и в 2015 г. (при высокой биомассе зоопланктона) (табл. 4).

Следует отметить, что в глубоководных берингоморских районах показатель обилия nekтона был в 2,5 раза ниже, а индекс $Z_{\text{обиц}}/H$ в 3,7 раза выше, чем, например, в тихоокеанских прикурильских водах [Найденко, Хоружий, 2017]. Это свидетельствует о том, что летом в глубоководной части Берингова моря на единицу массы nekтона приходится гораздо больше общих планктонных ресурсов, чем в прикурильской северо-западной части Тихого океана. В наваринском районе индекс $Z_{\text{обиц}}/H$ летом изменялся от 6 до 82, за исключением 2013 г., когда данное соотношение было очень высоким за счет очень низкой учтенной в верхней эпипелагиали биомассы nekтона.

Таблица 3

Межгодовая динамика состава и биомассы рыб и кальмаров в верхнем слое эпипелагиали западной части Берингова моря осенью в 2002–2020 гг., тыс. т

Table 3

Interannual dynamics of species composition and biomass of fish and squids in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea in fall of the 2002–2020s, 10³ t

Вид, группа нектона	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
Командорская котловина															
Молодь лососей (< 30 см)	22,4	20,7	20,2	55,4	6,7	82,9	18,8	90,2	10,8	17,3	76,0	7,7	56,2	12,4	42,7
Лососи (> 30 см)	229,7	182,1	108,5	169,5	77,4	178,8	74,3	87,4	168,3	116,5	131,6	68,8	46,9	50,7	60,4
Терпуг северный одноперый	132,3	9,7	23,7	8,5	21,1	54,1	26,1	21,5	32,4	6,3	19,4	1,6	6,4	41,8	14,4
Сельдь	+	+	+	+	+	+	87,4	0,9	+	+	+	1,0	+	2,6	0,0
Трехиглая колюшка	+	0,2	0,9	13,4	0,3	15,8	0,5	0,6	7,4	23,3	10,4	6,0	6,1	23,2	24,9
Субтропические рыбы	0,0	3,3	0,0	120,5	0,0	10,0	0,0	0,0	40,1	9,3	3,6	27,8	0,3	0,1	0,0
Мезопелагические рыбы	133,1	62,9	7,9	48,4	19,9	33,2	0,8	4,0	1,8	6,0	1,7	0,2	78,5	0,8	2,5
Прочие рыбы	2,7	23,9	1,5	6,9	0,5	1,5	60,0	0,4	0,4	0,7	0,4	0,1	11,1	8,0	6,2
Кальмары	150,7	157,3	87,8	55,5	221,5	187,8	83,6	21,7	72,3	71,5	126,5	37,3	35,8	57,2	67,1
Западная часть Алеутской котловины															
Молодь лососей (< 30 см)	8,8	4,7	6,4	2,9	0,6	21,4	3,1	21,3	0,3	0,1	Н/д	1,3	27,0	3,4	46,1
Лососи (> 30 см)	284,6	178,2	149,6	293,9	49,4	121,2	116,7	65,6	231,2	142,0	Н/д	14,0	32,2	46,4	36,2
Терпуг северный одноперый	149,2	3,5	0,2	5,3	0,1	5,6	7,7	2,4	4,2	17,9	Н/д	0,1	3,2	9,1	13,2
Сельдь	–	–	+	–	–	–	+	33,5	0,6	0,3	Н/д	+	0,0	0,8	13,3
Трехиглая колюшка	–	0,4	+	–	–	0,3	2,1	–	+	+	Н/д	0,6	0,6	4,1	–
Субтропические рыбы	–	0,1	–	12,4	–	–	–	–	–	56,7	Н/д	0,3	0,1	–	–
Мезопелагические рыбы	917,1	8,5	7,9	110,5	3,3	24,2	13,3	4,8	54,3	6,7	Н/д	0,0	86,3	0,3	0,3
Прочие рыбы	1,3	0,5	1,3	5,0	0,2	0,6	1,8	0,4	1,0	1,0	Н/д	0,1	0,1	0,4	0,1
Кальмары	96,7	172,0	87,3	62,1	222,4	140,5	109,2	21,5	77,6	48,5	Н/д	1,4	10,3	53,9	22,7
Наваринский район															
Молодь лососей (< 30 см)	0,4	0,6	0,4	+	+	0,6	0,0	Н/д	0,2	0,1	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Лососи (> 30 см)	7,3	2,2	3,6	38,7	21,9	10,4	6,1	Н/д	12,0	9,5	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Прочие рыбы	1,6	10,6	1,3	0,3	0,8	0,2	11,9	Н/д	0,4	0,8	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Минтай	4,1	174,8	0,1	1,1	0,1	0,5	0,0	Н/д	1,5	0,0	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Сельдь	0,0	0,5	23,9	0,0	0,0	45,2	115,6	Н/д	16,1	0,1	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д
Кальмары	1,6	2,5	+	+	2,8	0,2	0,4	Н/д	0,2	0,1	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д	Н/д

Примечание. «+» — единичные случаи встречаемости; н/д — нет данных.

Таблица 4

Соотношение биомассы зоопланктона (т/км²) и нектона (т/км²) (индекс $Z_{общ}/H$) в верхнем слое эпипелагиали летом 2003–2015 гг. в западной части Берингова моря

Table 4

Ratio of zooplankton and nekton biomass in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea in summer of the 2003–2015s

Показатель	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Среднее
<i>Командорская котловина</i>								
Зоопланктон	91,1	78,4	58,7	53,3	58,4	64,4	110,7	73,6
Нектон	1,2	1,6	2,1	2,2	1,1	0,4	0,9	1,4
Индекс $Z_{общ}/H$	74	48	27	24	54	173	121	75
<i>Западная часть Алеутской котловины</i>								
Зоопланктон	77,9	97,4	41,3	76,9	66,4	64,1	281,7	100,8
Нектон	3,1	1,5	1,5	2,6	1,5	0,3	1,4	1,7
Индекс $Z_{общ}/H$	25	64	28	30	45	188	209	84
<i>Наваринский район</i>								
Зоопланктон	17,2	43,3	48,4	26,0	49,0	47,1	95,0	46,6
Нектон	2,8	1,3	0,7	0,3	1,8	0,1	7,3	2,0
Индекс $Z_{общ}/H$	6	32	73	82	27	–	13	39*

* Среднее рассчитано без 2013 г.

В осенний период индекс $Z_{общ}/H$ изменялся в глубоководных районах от 10 (2002 г.) до 106 (2017 г.), а в наваринском районе — от 4 (2003 г.) до 154 (2002 г.) (табл. 5). В некоторые годы соотношение биомассы пищи и ее потребителей было пониженным, главным образом за счет высокого обилия рыб и кальмаров. Например, в глубоководных районах в 2002 (несмотря на повышенную удельную биомассу планктона) и в 2006, 2012 и 2014 гг. индекс $Z_{общ}/H$ был низким. В 2017 г. в обоих глубоководных районах и в 2020 г. в юго-западной части Алеутской котловины, напротив, обилие нектона было низким, а планктона — высоким, соответственно, $Z_{общ}/H$ был высоким (табл. 5).

Осенью соотношение запасов кормовых ресурсов и обилия нектона ниже, чем летом. Это обусловлено главным образом сезонным уменьшением количества планктона и его перераспределением по вертикали. Кроме этого, в глубоководных районах от раннего лета (июнь) к лету (август-сентябрь) происходит увеличение биомассы рыб и кальмаров, а затем ее снижение в октябре-ноябре [Сомов, 2017]. Соответственно, в сентябре соотношение зоопланктон/нектон снижается. В наваринском районе биомасса нектона осенью в некоторые годы заметно увеличивается за счет минтая.

С учетом биомассы мелкоразмерных рыб и кальмаров, являющихся пищей более крупному нектону, соотношение общего запаса кормовой базы к биомассе ее потребителей меняется лишь на десятые доли, поскольку обилие планктонных ресурсов многократно превышает обилие мелкоразмерного нектона.

В беринговоморских котловинах и наваринском районе самыми важными кормовыми группами зоопланктона являются крупноразмерные эвфаузииды, амфиподы, птероподы и копеподы, среднемноголетняя доля которых составляет 65 % общего рациона рыб и кальмаров. В глубоководных котловинах наибольшее значение имеют эвфаузииды (доля которых в питании в течение летне-осеннего периода меняется от 18 до 41 %), гиперииды (с долей от 8 до 30 %), птероподы (от 7 до 25 %) и копеподы (от 3 до 6 %). В наваринском районе доля эвфаузиид в питании рыб в течение летне-осеннего периода увеличивается с 18 до 46 %, а копепод — снижается с 42 до 29 %.

В глубоководных районах среднемноголетнее соотношение биомассы этих четырех групп планктона и нектона ($Z_{гр}/H$) летом составило 33, а осенью — 14. Это означает, что в этих районах важных кормовых групп планктона на единицу массы потребителей приходится в среднем в 3 раза меньше, чем общих зоопланктонных ресурсов (рис. 1). В наваринском районе индекс $Z_{гр}/H$ также был ниже, чем $Z_{общ}/H$, в среднем в 2 раза, составив летом 62 (без учета 2013 г. — 29) и осенью — 22.

Суточное потребление нектоном пищи. Суточное потребление кормовых ресурсов нектоном летом в верхней эпипелагиали Командорской котловины в разные годы составляло от 4 до 19 тыс. т (или от 0,014 до 0,078 т/км²), а в западной части Алеутской котловины — от 4 до 29 тыс. т (или от 0,013 до 0,142 т/км²). Летом основными потребителями ресурсов верхней эпипелагиали являются лососи и кальмары, на долю которых приходится в среднем соответственно 55 и 34 % общего потребления пищи. Осенью потребление пищи нектоном возрастает, изменяясь в разные годы в Командорской котловине от 12 до 26 тыс. т (или от 0,047 до 0,105 т/км²), а в западной части Алеутской котловины от 9 до 38 тыс. т (или от 0,043 до 0,186 т/км²). При этом среднеголетняя доля лососей в общем потреблении ресурсов снижается до 42 %, а кальмаров остается почти на том же уровне (31 %). Кроме лососей и кальмаров, заметную долю в использовании кормовой базы в осенний период занимают молодь северного одноперого терпуга и трехиглая колюшка (соответственно 6 и 5 %). Вклад мезопелагических рыб в использование ресурсов верхнего слоя эпипелагиали берингоморских районов не так велик, как в других регионах, и, вероятно, занижен, так как эти рыбы не всегда хорошо облавливаются во время их суточных вертикальных миграций. Тем не менее в отдельные годы они имеют большое значение в общем потреблении пищи. Например, осенью 2002 г. в западной части Алеутской и летом 2007 г. в Командорской котловинах доля мезопелагических рыб, главным образом светлоперого стенобраха, в общих объемах потребления пищи составила соответственно 11 и 35 %.

Таблица 5
Соотношение биомассы зоопланктона (т/км²) и нектона (т/км²) (индекс $3_{\text{общ}}/H$) в верхнем слое эпипелагиали осенью 2002–2020 гг. в западной части Берингова моря

Table 5
Ratio of zooplankton and nekton biomass in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea in autumn of the 2002–2020s

Показатель	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011 г.	2012	2013	2014	2017	2018	2019	2020	Среднее
Командорская котловина																		
Зоопланктон	88,5	63,9	36,1	—	48,2	56,6	66,8	35,0	62,2	—	42,0	57,2	43,8	64,2	—	40,7	61,4	54,8
Нектон	2,7	1,8	1,0	—	1,9	1,4	2,3	1,4	0,9	—	1,3	1,0	1,7	0,6	1,0	0,8	0,8	1,4
Индекс $3_{\text{общ}}/H$	33	35	36	—	25	41	30	25	68	—	32	57	26	106	—	52	75	46
Западная часть Алеутской котловины																		
Зоопланктон	70,3	53,4	29,0	—	54,0	34,6	37,2	43,5	47,7	—	43,2	47,6	—	50,1	—	31,7	74,4	47,4
Нектон	7,1	1,8	1,2	—	2,4	1,4	1,5	1,2	0,8	—	2,1	1,6	—	0,5	1,9	1,1	0,9	1,8
Индекс $3_{\text{общ}}/H$	10	30	23	—	22	26	24	35	58	—	21	29	—	92	—	29	87	37
Наваринский район																		
Зоопланктон	62,0	18,2	19,0	—	38,8	39,4	54,7	29,7	—	—	32,7	30,4	—	—	—	—	—	36,1
Нектон	0,4	5,2	0,8	—	1,1	0,7	1,5	3,6	—	—	0,8	0,3	—	—	—	—	—	1,6
Индекс $3_{\text{общ}}/H$	154	4	24	—	36	57	36	8	—	—	40	107	—	—	—	—	—	52

* В 2012–2020 гг. обследовалась не вся акватория западной части Алеутской котловины.

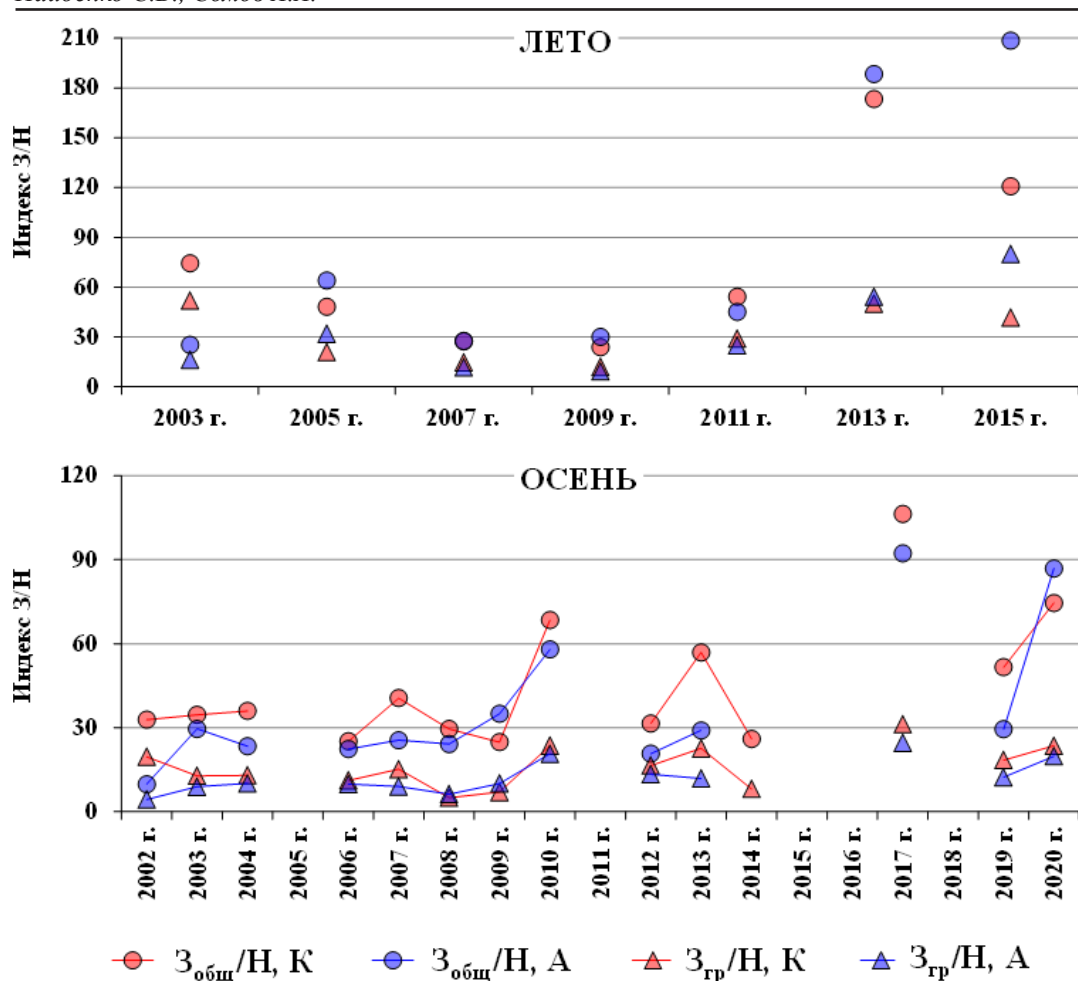


Рис. 1. Межгодовая динамика показателей $Z_{общ}/H$ и $Z_{гр}/H$ в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин летом и осенью в 2002–2020 гг.: K^{cp} — Командорская котловина, A — западная часть Алеутской котловины

Fig. 1. Interannual dynamics of the ratio between zooplankton biomass (total and by taxonomic groups) and nekton biomass in the upper epipelagic layer of the deep-water basins of the Bering Sea in summer and fall seasons of the 2002–2020s (K — Commander Basin, A — western Aleutian Basin)

В наваринском районе высокое потребление кормовых ресурсов определяется в первую очередь количеством нагуливающегося минтая и в меньшей степени лососей, сельди и мойвы, изменяясь летом от десятых долей до 14 тыс. т (или от 0,009 до 0,380 т/км²) и осенью — до 20 тыс. т (или от 0,009 до 0,525 т/км²) (рис. 2). Доля лососей в объемах потребления кормовых ресурсов в данном районе изменяется от 29 % летом до 7 % осенью. В то время как суммарная доля минтая, сельди и мойвы составляет 70 и 92 % соответственно летом и осенью. Максимальное за период исследований потребление пищи nektonом отмечали летом 2015 г. (за счет высокой биомассы минтая и в меньшей степени кеты и сельди) и осенью 2003 г. (за счет минтая и мойвы).

Оценка степени использования кормовой базы. В 2002–2020 гг. степень суточного выедания зоопланктона рыбами и кальмарами в верхнем слое эпипелагиали берингоморских районов была невысокой, составляя в разные годы 0,01–0,56 и 0,03–2,81 % соответственно летом и осенью. В сезонной динамике по среднееголетним данным

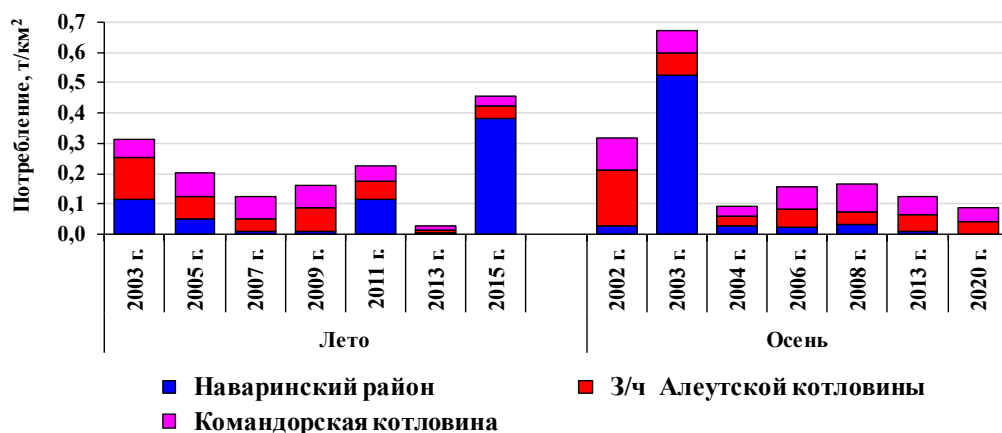


Рис. 2. Суточное потребление пищи рыбами и кальмарами в верхней эпипелагиали беринговоморских районов летом и осенью в 2002–2020 гг., т/км²

Fig. 2. Daily consumption of food by fish and squids in the upper epipelagic layer of the Bering Sea in summer and fall seasons of the 2002–2020s, t/km²

объемы потребления зоопланктонных организмов от раннего лета* (I декада июня) к лету (III декада июля — II декада сентября) в глубоководных котловинах возрастали в среднем в 2–3 раза. Осенью (III декада сентября — III декада октября) потребление пищи снижалось почти до уровня раннелетних значений [Найденко, Сомов, 2019]. В наваринском районе потребление ресурсов от раннего лета к осени может возрастать в десятки раз. Летом оно увеличивается за счет обилия нагуливающейся кеты или при высокой численности минтая, а осенью — главным образом за счет минтая и в некоторые годы сельди и мойвы.

В 2002–2007 гг. при высокой численности рыб и кальмаров за весь летне-осенний сезон в верхней эпипелагиали всей западной части Берингова моря потреблялось не более 9–11 % общего запаса (без учета продукции) зоопланктона [Найденко, 2007]. Среднемноголетний показатель выедания зоопланктона за лето и осень в верхнем слое эпипелагиали разных районов изменялся от 2 до 21 % его запаса.

В 2002–2020 гг. среднемноголетняя продукция зоопланктона составила соответственно 193 и 237 т/км² летом и 173 и 149 т/км² осенью в западной части Алеутской и Командорской котловинах (табл. 6, 7), а степень выедания продукции в этих районах оценена в 2,1 и 2,6 % за лето и в 2,5 и 2,8 % за осень. Но даже в годы высокого потребления nekтоном зоопланктона выедание его сезонной продукции не превышало 7 %.

В наваринском районе нагрузка на кормовую базу изменяется многократно. Летом продукции зоопланктона в разные годы потребляется от 0,1 до 15,2 %, а в осенние месяцы при обилии рыб и кальмаров на уровне 0,2–1,5 т/км² — от 0,2 до 2,6 %. Но при высокой биомассе nekтона (более 5 т/км²) степень выедания кормовых ресурсов может быть значительной, что наблюдалось в данном районе, например, в 2003 г.

Важным аспектом при анализе пищевой обеспеченности рыб и кальмаров является оценка потребления ими той пищи, которая является для них главной (или «предпочитаемой»). Коэффициент использования (k_{use}) эвфаузиид, амфипод, птеропод и копепод определяется условиями конкретных лет, которые по показателям обилия зоопланктона и количества его потребителей могут существенно различаться.

Так, k_{use} продукции эвфаузиид в верхней эпипелагиали Командорской котловины летом 2003, 2005 и 2007 и 2009 гг. был довольно высоким, составляя от 0,54 до 1,0, а в другие годы не превышал 0,04–0,25. В западной части Алеутской котловины ис-

* Периоды — раннелетний (с I декады июня по II декаду июля), летний (с III декады июля по II декаду сентября) и осенний (с III декады сентября по октябрь) выделены в зависимости от сроков миграций массовых видов рыб и кальмаров [Сомов, 2017].

Таблица 6

Продукция и потребление зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали
в западной части Берингова моря летом, т/км²

Table 6

Production and consumption of zooplankton in the upper epipelagic layer
of the western Bering Sea in summer, t/km²

Показатель	2003 г.	2005 г.	2007 г.	2009 г.	2011 г.	2013 г.	2015 г.	Среднее ± SE
<i>Командорская котловина</i>								
Продукция зоопланктона	341,6	195,5	140,4	131,6	134,7	155,7	254,7	193,5 ± 29,8
Потребление продукции	4,4	6,2	5,6	6,1	4,4	1,1	2,2	4,3 ± 0,7
<i>Западная часть Алеутской котловины</i>								
Продукция зоопланктона	289,4	247,5	108,8	177,2	157,7	144,1	536,3	237,3 ± 35,1
Потребление продукции	9,0	4,4	2,7	6,1	4,7	0,9	3,3	4,4 ± 0,9
<i>Наваринский район</i>								
Продукция зоопланктона	48,4	118,1	146,0	105,0	154,9	136,8	214,2	131,9 ± 19,1
Потребление продукции	6,9	2,8	0,5	0,7	6,9	0,2	32,5	7,2 ± 4,3

Примечание. Здесь и в табл. 7 среднее ± SE — среднемноголетнее значение ± ошибка средней.

Таблица 7

Продукция и потребление зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали
в западной части Берингова моря осенью, т/км²

Table 7

Production and consumption of zooplankton in the upper epipelagic layer
of the western Bering Sea in autumn, t/km²

Показатель	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2008 г.	2013 г.	2020 г.	Среднее ± SE
<i>Командорская котловина</i>								
Продукция зоопланктона	298,2	195,8	93,2	137,5	147,4	177,6	161,6	173,0 ± 24,2
Потребление продукции	6,5	4,7	2,5	3,4	6,1	2,5	3,2	4,1 ± 0,6
<i>Западная часть Алеутской котловины</i>								
Продукция зоопланктона	219,8	172,2	75,7	157,6	88,6	144,7	186,2	149,3 ± 19,5
Потребление продукции	14,2	4,6	2,4	3,4	1,9	2,4	2,8	4,5 ± 1,6
<i>Наваринский район</i>								
Продукция зоопланктона	151,8	39,5	50,7	105,3	153,7	70,4	—	95,2 ± 20,3
Потребление продукции	1,7	34,0	1,3	0,2	3,3	0,5	—	6,8 ± 5,4

пользование эвфаузиид было наибольшим (k_{use} 0,31 и 0,50) в 2003 и 2007 гг. и в обеих котловинах осенью в 2002–2003 гг. (k_{use} 0,32).

Амфиподы в значительном количестве выедались летом 2011 г., когда k_{use} продукции этих ракообразных составил 0,29 и 0,38 соответственно в Командорской котловине и западной части Алеутской котловины, а также осенью 2008 г. в Командорской котловине (k_{use} 0,27). Таким же высоким является потребление птеропод, достигающее в отдельных случаях 100 %, что отражает высокую степень нагрузки на данную группу планктона.

Копеподы, имеющие высокую биомассу и долю в планктоне, потребляются в меньших объемах. Летом в верхней эпипелагиали глубоководных районов продукция наиболее массовых видов копепод (*Eucalanus bungii*, *Neocalanus cristatus* и *N. plumchrus*, *Pseudocalanus newmani*, *Oithona similis*, *Metridia pacifica* и др.) в разные годы изменялась от 29,7 до 125,6 млн т, а осенью — от 9,0 до 87,6 млн т. Межгодовая изменчивость объемов выедания продукции копепод наиболее выражена была летом — от 0,032 до 0,653 млн т за сезон — и менее осенью — от 0,193 до 0,286 млн т. При таком соотношении запасов копепод и их низком потреблении nekтоном сезонный k_{use} продукции этих ракообразных не превышал 0,002.

Еще меньший коэффициент использования имеют сагитты. При их значительных биомассе и доле в планктонных сообществах берингоморских районов сагитты слабо выедаются эпипелагическим nekтоном, поэтому k_{use} их продукции составил в среднем всего 0,001.

В наваринском районе, где межгодовая динамика обилия nekтона и зоопланктона выражена значительно, чем в глубоководных районах, показатели использования кормовой базы в смежные годы (и даже в течение сезона) могут различаться в десятки и сотни раз. Так, в верхнем слое эпипелагиали среднесуточный показатель использования запасов эвфаузиид с учетом их продукции и потребления за лето оценивается в 0,47. Но межгодовые изменения летнего коэффициента достаточно велики и составляют от 0,01 до 1,12. Осенью при низком обилии рыб и кальмаров среднесуточный k_{use} эвфаузиид оценивается в 0,18, однако в годы высокого обилия потребителей или низких запасов эвфаузиид данный коэффициент возрастает в несколько раз, что, например, отмечалось в 2003 и 2013 гг.

Среднесуточный k_{use} амфипод и птеропод летом в данном районе составил соответственно 0,35 и 0,68. В межгодовой динамике потребления данных групп также отмечаются ситуации значительной нагрузки на их запасы со стороны потребителей: например, на амфипод — летом 2003 г. и осенью 2003, 2008 и 2013 гг. и на птеропод — летом 2007 и 2011 гг. и осенью 2008 г.

Потребление nekтоном копепод в наваринском районе выше, чем в глубоководных районах, тем не менее среднесуточный k_{use} этой группы зоопланктона за осенний сезон был невысоким и составил 0,16.

Значения коэффициентов, равные или выше единицы, не означают, что в верхнем слое воды происходит полное выедание тех или иных групп планктона. Во-первых, запасы зоопланктона верхнего слоя эпипелагиали постоянно пополняются за счет вертикальных миграций планктеров из нижних слоев пелагиали в течение суток и в течение сезона (разных его стадий и размерно-возрастных групп), что является общеизвестным и хорошо изученным фактом. В слое 50–200 м рассматриваемых районов имеются высокие запасы зоопланктона [Найденко и др., наст. том]. Во-вторых, следует учитывать, что многокомпонентность циркуляционной системы течений Берингова моря, наличие круговых потоков, теплых и холодных вод способствуют формированию локальных условий нереста, развития и выживания планктеров, а также обуславливают их неравномерное распределение, а местами механическое накопление и перенос, что создает благоприятные кормовые условия на определенных участках. Например, в наваринском районе в некоторые годы заметное пополнение запасов эвфаузиид и амфипод происходит за счет их транспорта вдольсклоновым течением из восточной части Берингова моря [Волков, 2014, 2016б; Шунтов, Иванов, 2019], и масштабы этих перемещений оценить сложно. В-третьих, в литературе [Чебанов, 1965; Волков, 1996, 2003, 2008а; Чучукало, Напазаков, 1998; Чучукало и др., 1999; и др.] уже неоднократно подчеркивалось, что многие гидробионты образуют плотные и узкие по вертикали скопления в приповерхностных слоях эпипелагиали (например, амфиподы), а для некоторых планктеров (птероподы, эвфаузииды) характерно сложное и мозаичное вертикальное и пространственное распределение.

Следует также учитывать, что большинство видов nekтона, в том числе и массовых, довольно активны в перемещениях между районами и выборе мест для более успешного нагула, а некоторые из них в поисках пищи не ограничиваются только верхней эпипелагиалью [Чучукало, 2006].

Питание nekтона при разной пищевой обеспеченности. Для суждения об обеспеченности пищей используются и некоторые косвенные показатели, в частности интенсивность питания, состав рациона и доли главной и второстепенной пищи. Межгодовые изменения данных показателей проследили на примере питания лососей и других видов рыб и кальмаров.

Среди лососей у горбуши, кеты и нерки (как половозрелых, так и неполовозрелых нагульных рыб) одновременное понижение накормленности наблюдалось летом 2003, 2007 и 2009 гг. (рис. 3). В 2003 г. в глубоководных котловинах при высоком обилии лососей, но биомассе всего nekтона ниже, а зоопланктонной пищи выше среднесуточных

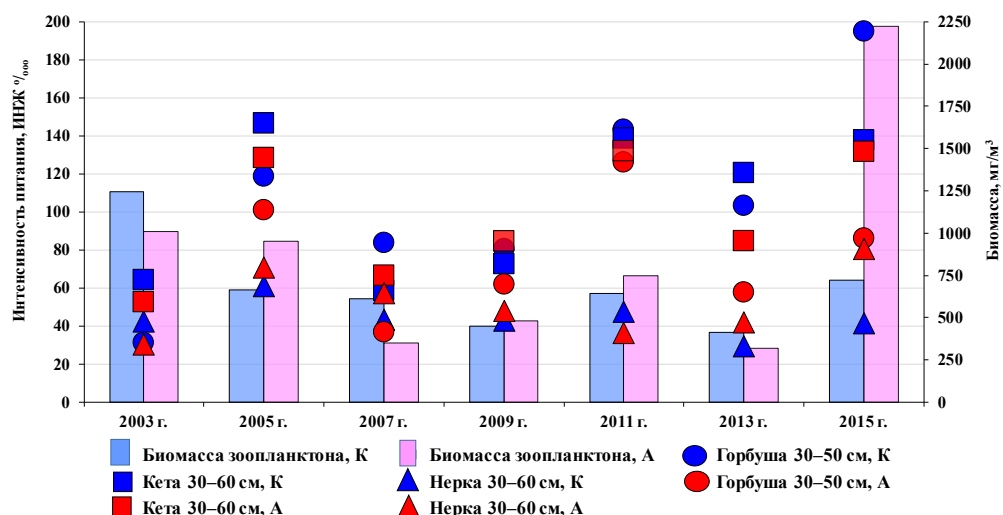


Рис. 3. Межгодовая динамика биомассы зоопланктона и интенсивности питания лососей разных размерных групп в глубоководных котловинах летом 2003–2015 гг. Сокращения как на рис. 1

Fig. 3. Interannual dynamics of zooplankton biomass and feeding intensity of Pacific salmon (by size groups) in the deep-water basins of the Bering Sea in summer of the 2003–2015 (K — Commander Basin, A — western Aleutian Basin)

значений, лососи всех размерных групп питались слабо. Так, в Командорской котловине средний ИНЖ горбуши летом 2003 г. составил всего 11 и 51 ‰ у рыб размером соответственно 30–40 и 40–50 см. В 2007 и 2009 гг. снижение накормленности лососей происходило на фоне повышенного обилия потребителей и пониженных показателей пищевой обеспеченности. В 2007 г. в Командорской котловине из всех лососей только горбуша имела наибольший ИНЖ (рис. 3). Следует отметить, что летом в этом районе лососи обычно питаются более интенсивно, чем в западной части Алеутской котловины, в которой биомасса мигрирующих и нагуливающих лососей по среднемноголетним данным выше почти в 2 раза. Повышенная интенсивность питания этой группы рыб отмечалась летом 2005, 2011 и 2015 гг. при разном уровне обилия планктонных ресурсов, в том числе когда численность лососей была высокой, а биомасса зоопланктона пониженной, например в 2011 г.

Наиболее заметные изменения состава рациона лососей связаны с увеличением доли второстепенной или нектонной пищи. При этом увеличение мелкоразмерного нектона в рационе лососей чаще всего было обусловлено его доступностью и высоким обилием в верхней эпипелагиали. Например, летом 2003 г., когда биомасса северного одноперого терпуга в глубоководных котловинах составила 120 тыс. т и его молодь присутствовала в питании не только планктоноядных горбуши, кеты и нерки (составляя от 15 до 90 % рациона), но и у нектоноядной чавычи (варьируя в питании от 40 до 67 %). Кроме молоди рыб летом в эпипелагиали глубоководных котловин появляется большое количество молоди кальмаров, и их доля в питании нектона в это время возрастает. В 2013 в Командорской котловине и в 2005, 2007 и 2015 гг. в западной части Алеутской котловины молодь кальмаров в рационе горбуши изменялась от 18 до 28 % (рис. 4).

В отдельных случаях увеличение доли нектонной пищи в рационе лососей совпадает с низким обилием зоопланктона в слое питания этих рыб. Так, в 2013 г. в Командорской котловине нектонная пища в рационе горбуши (размером 40–50 см) достигала 57 % (рис. 4). Биомасса зоопланктонной пищи на единицу массы потребителей (Z_{cp}/H) в этом районе была в 1,7 раза выше среднемноголетнего значения. Но удельная биомасса эвфаузиид, амфипод и птеропод в светлое время суток (когда происходит ос-

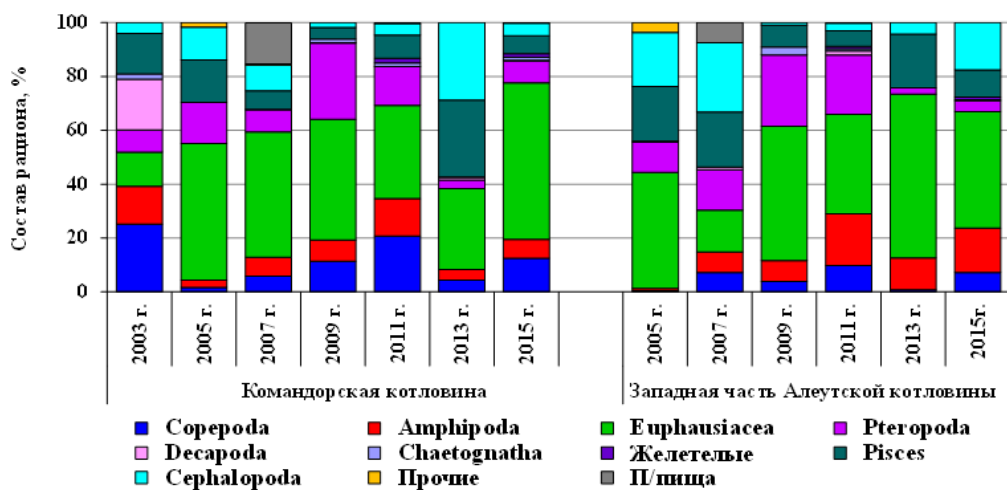


Рис. 4. Межгодовая динамика состава рациона горбуши (длиной 40–50 см) в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин Берингова моря летом 2003–2015 гг.

Fig. 4. Interannual dynamics of the pink salmon (length 40–50 cm) diet in the upper epipelagic layer of the deep-water basins of the Bering Sea in summer of the 2003–2015s

новное питание лососей) была в 11 раз ниже, чем в темное. Таким образом, увеличение доли нектонной пищи в рационе лососей является отражением изменений в составе их кормовой базы и не обязательно связано со снижением пищевой обеспеченности этих рыб. Значительное обилие и доступность молоди нектона можно считать благоприятными факторами для нагула лососей, особенно при пониженном количестве зоопланктонной пищи.

В осенний период снижение интенсивности питания у горбуши, кеты и нерки наблюдалось при различных показателях обилия кормовой базы и плотности нектона, в том числе лососей. Так, питание рыб было пониженным в Командорской котловине в 2006, 2008 и 2014 гг. (рис. 5), когда биомасса лососей и других видов нектона была высокой, а количество планктонной пищи на единицу потребителей было низким, в связи с чем нагрузка на кормовую базу повышалась. В 2010 г. при высокой численности лососей в этом районе (табл. 8) и биомассе зоопланктона выше среднеемноголетней также отмечали низкую интенсивность питания этих рыб. В 2017 г. при низком обилии потребителей, в том числе лососей, и высоком индексе Z_{ep}/H (см. рис. 1) в обеих котловинах наблюдали низкую накормленность рыб, а у горбуши ИНЖ были самыми низкими за период с 2002 по 2020 г. (рис. 5). В то же время в 2007, 2009, 2013, 2018 и 2020 гг. при разном соотношении нектона и планктона интенсивность питания лососей была повышенной.

Сопряженность изменения характера питания и повышения в рационе доли нектонной или второстепенной пищи наблюдалась у лососей лишь в отдельные годы. Например, в западной части Алеутской котловины в 2006 г. в питании молоди горбуши в заметном количестве присутствовали эвфаузииды, копеподы и молодь декапод (рис. 6). В этот год у молоди горбуши и кеты отмечали нехарактерную для лососей суточную ритмику питания, что может быть следствием изменения кормовой обеспеченности и переходом на питание копеподами и эвфаузиидами в поздневечернее время [Заволокин, 2014].

В 2008, 2010, 2018 и 2020 гг. заметную долю в питании молоди горбуши имели сагитты, а в 2007, 2009, 2017 и 2019 гг. значительную часть рациона составляли рыбы и молодь кальмаров (рис. 6). Но, несмотря на снижение в рационе предпочитаемых зоопланктонных объектов, в большинстве случаев интенсивность питания оставалась высокой либо на среднем уровне, например у молоди горбуши в 2007 и 2009 гг. (см. рис. 5). Следует отметить, что осенью сеголетки горбуши в глубоководных котловинах

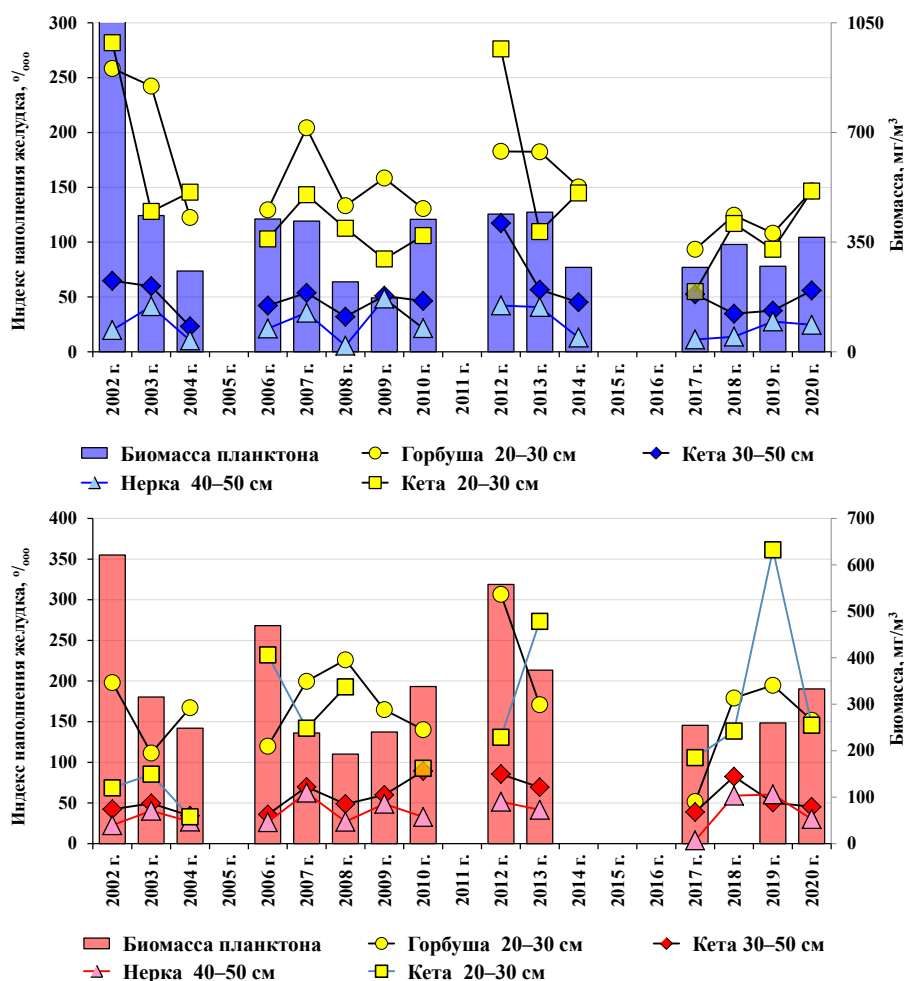


Рис. 5. Межгодовая динамика биомассы зоопланктона и интенсивности питания лососей разных размерных групп в Командорской котловине (**вверху**) и западной части Алеутской котловины (**внизу**) осенью 2002–2020 гг.

Fig. 5. Interannual dynamics of zooplankton biomass and feeding intensity of pacific salmon (by size groups) in the Commander Basin (**upper panel**) and the western Aleutian Basin (**bottom panel**) in autumn of the 2002–2020

питаются главным образом гипериидами (рис. 6), но интенсивность питания при этом может быть разной.

В отдельные годы снижение интенсивности питания лососей происходило при их высокой численности. Однако коэффициент корреляции между этими параметрами, в частности у молоди горбуши в Командорской котловине, составил $-0,32$ (критерий значимости $p < 0,05$), т.е. зависимость была достоверной и слабоотрицательной.

По мнению ряда исследователей [Карпенко, 1998; Коваль, 2009; Карпенко и др., 2013; Бугаев и др., 2020], при высокой численности и одновременном нагуле молоди лососей (особенно высокоурожайных поколений горбуши) и других рыб обостряются конкурентные отношения за пищу, и пищевая обеспеченность нектона ухудшается. Это в итоге сказывается на продукционных показателях, а также выживаемости и численности отдельных поколений лососей. Такие выводы базируются в основном на косвенных показателях. Однако система косвенных показателей (численность, темп роста, изменчивость длины и массы тела) дает представление об условиях нагула на протяжении всего жизненного цикла лососей, включая пресноводный, прибрежный,

Таблица 8

Численность лососей в глубоководных котловинах Берингова моря осенью 2002–2020 гг., тыс. экз./км²*

Table 8

Abundance of pacific salmon in the upper epipelagic layer of the deep-water basins of the Bering Sea in autumn of the 2002–2020, 10³ ind./km²

Вид	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.	2008 г.	2009 г.	2010 г.	2012 г.	2013 г.	2014 г.	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.
<i>Командорская котловина</i>															
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (сеголетки)	273,3	139,4	181,3	616,3	49,2	1 069,5	120,1	816,1	88,4	119,4	619,3	85,1	682,7	123,0	521,7
<i>Oncorhynchus keta</i> (полов.)	2,8	2,0	1,7	6,7	1,2	4,7	1,9	2,4	2,9	2,0	0,3	0,8	0,8	0,7	0,8
<i>Oncorhynchus keta</i> (непол.)	151,1	132,7	68,2	107,4	42,8	118,3	23,7	69,3	102,0	74,6	103,8	37,8	26,6	16,8	44,4
<i>Oncorhynchus keta</i> (сеголетки)	15,5	25,7	19,2	25,0	9,3	54,7	8,8	38,8	14,3	8,2	62,7	5,9	76,3	14,8	31,5
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (полов.)	0,1	4,5	–	–	–	–	0,1	0,0	–	0,1	0,1	–	0,1	0,1	0,1
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (покатники)	6,5	–	5,1	9,9	3,3	3,3	2,3	7,8	7,3	4,4	4,2	4,1	2,8	4,3	5,4
<i>Oncorhynchus nerka</i> (непол.)	75,3	68,2	48,2	62,4	37,4	16,4	45,2	27,4	77,2	40,1	45,4	33,1	22,5	38,8	29,4
<i>Oncorhynchus nerka</i> (покатники)	7,7	5,9	9,6	7,8	2,7	6,2	11,9	8,6	3,6	5,1	17,8	3,9	6,2	13,3	6,5
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (непол.)	1,7	1,5	2,6	2,7	0,3	2,1	0,6	0,9	1,4	1,9	0,3	0,6	1,0	0,5	1,1
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (покатники)	5,8	9,2	11,1	4,9	5,3	7,4	5,7	4,9	3,6	7,8	3,8	2,8	4,5	9,0	6,7
Все лососи	539,8	389,2	347,0	843,2	151,6	1 282,6	220,1	976,1	300,6	263,6	857,6	174,1	823,5	221,2	647,7
Площадь, тыс. км²	249,46	249,46	249,46	249,46	249,46	249,46	249,46	249,46	250,07	249,46	219,60	249,46	249,46	249,46	265,0
<i>Западная часть Алеутской котловины</i>															
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (сеголетки)	95,0	7,0	37,7	25,0	0,4	192,6	1,2	174,6	0,5	0,1	н/д	15,3	281,6	27,3	435,1
<i>Oncorhynchus keta</i> (полов.)	1,1	0,7	1,1	3,9	0,3	1,8	0,6	0,3	0,7	0,9	н/д	–	0,2	0,4	0,5
<i>Oncorhynchus keta</i> (непол.)	297,8	204,0	116,9	261,4	53,4	65,6	82,1	60,1	243,7	127,1	н/д	9,2	22,7	42,7	22,3
<i>Oncorhynchus keta</i> (сеголетки)	0,2	0,4	0,8	0,6	0,9	2,7	–	12,2	0,6	0,2	н/д	0,2	15,3	0,2	4,5
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (полов.)	–	7,1	–	0,1	–	–	0,0	0,0	0,1	–	н/д	–	–	–	0,1
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (покатники)	0,7	–	0,7	0,3	0,6	1,3	8,0	1,3	0,5	5,4	н/д	1,3	1,2	2,2	5,5
<i>Oncorhynchus nerka</i> (непол.)	76,6	30,1	72,9	94,0	10,7	61,8	51,2	19,7	39,3	41,2	н/д	6,8	19,6	14,9	28,1
<i>Oncorhynchus nerka</i> (покатники)	3,5	1,9	2,9	3,3	0,7	5,9	0,3	3,8	0,6	0,2	н/д	0,3	1,4	0,1	3,6
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (непол.)	8,9	10,8	3,2	5,3	0,8	1,3	2,3	1,2	0,7	0,9	н/д	0,1	0,2	0,4	1,0
<i>Oncorhynchus tshawytscha</i> (покатники)	0,5	1,3	1,9	0,0	0,8	0,6	1,2	1,0	0,1	0,3	н/д	0,4	1,8	0,6	0,4
Все лососи	484,1	263,6	237,9	394,1	68,6	333,5	147,0	274,2	286,6	176,1	н/д	33,6	344,1	88,9	501,1
Площадь, тыс. км²	203,96	203,96	203,96	203,96	203,96	203,96	203,96	181,63	177,15	166,72	–	32,60	85,40	110,0	154,0

* Численность лососей приведена по данным траловых учетных съемок, результаты которых опубликованы в 2005–2020 гг. в ежегодных Бюллетенях изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке.

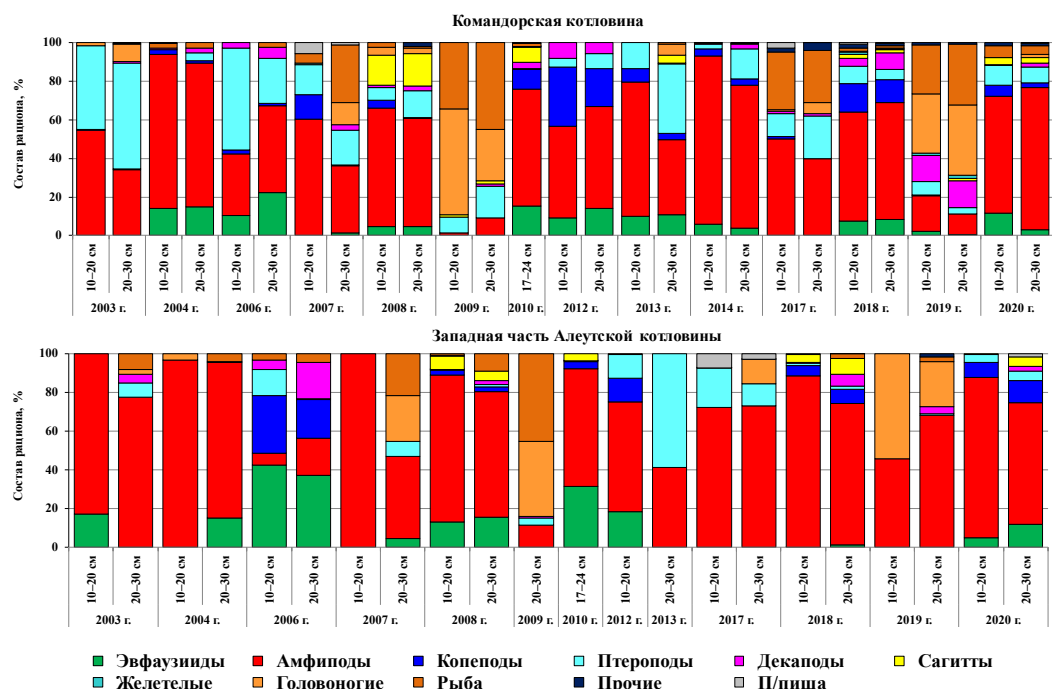


Рис. 6. Межгодовая динамика состава рациона молоди горбуши (длиной 10–20 и 20–30 см) в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин Берингова моря осенью в 2003–2020 гг.

Fig. 6. Interannual dynamics of the juvenile pink salmon (length 10–20 and 20–30 cm) diet in the upper epipelagic layer of the deep-water basins of the Bering Sea in autumn of the 2003–2020s

ранний морской, морской и океанический этапы. Поэтому достоверной связи между кормовыми условиями только в осенний период в глубоководных котловинах и численностью возвратов производителей на следующий год, в частности горбуши, не обнаруживается.

Самую высокую учетную по траловым уловам численность молоди горбуши в пределах западной части Алеутской и Командорской котловин отмечали в 2008, 2010, 2018 и 2020 гг. (0,96–1,26 млрд экз.) и несколько меньшую — в 2006 и 2014 гг. (0,64 и 0,62 млрд экз.) (табл. 8) [Найденко и др., 2020]. Эти высокочисленные поколения горбуши нагуливались осенью в глубоководной части моря при разных кормовых условиях и, как уже отмечалось выше, имели разную накормленность, в том числе и низкую. Однако высокие возвраты (99–310 млн экз., рис. 7) производителей горбуши (от поколений указанных лет ската) свидетельствуют о том, что пониженные показатели пищевой обеспеченности во время осеннего нагула молоди в берингоморских котловинах не оказали значительного влияния на численность данных поколений.

В то же время, несмотря на хорошую выживаемость осенью и в зимне-весенний период и высокую численность возвратившихся рыб, масса производителей восточнокамчатской горбуши осенью 2009, 2011 и 2019 гг. была ниже среднемноголетнего показателя (рис. 7).

Снижение размеров горбуши в высокоурожайных поколениях связывают с нехваткой основного корма и переходом на низкокалорийную пищу в местах скоплений и совместного нагула рыб [Андриевская, 1975, 1998; Коваль, 2009; Карпенко и др., 2013]. Следует отметить, что изменение продукционных показателей горбуши урожайных поколений отмечалось и ранее, в период невысокой численности лососей, когда потребление кормовых организмов всей массой нагуливающих рыб было заметно ниже, чем в 2000–2020 гг., а соотношение пищи и ее потребителей выше, и, соответственно, кормовые условия были лучше.

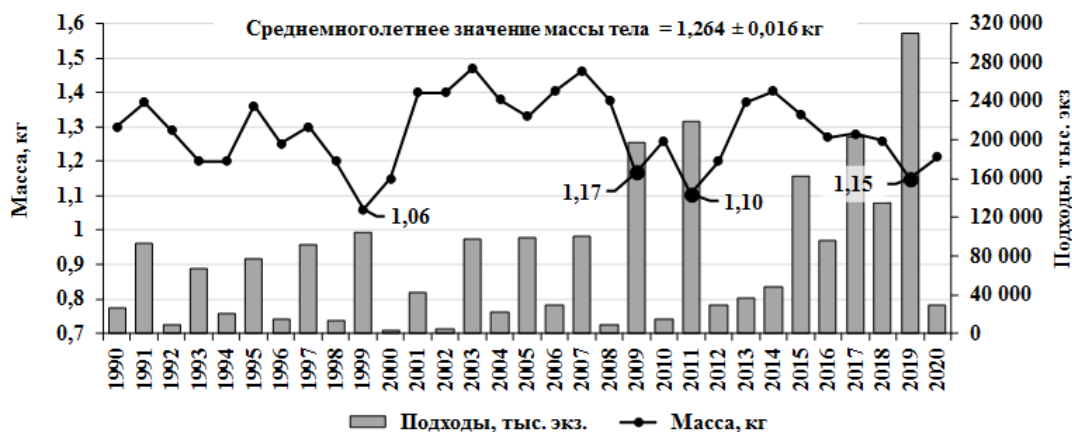


Рис. 7. Межгодовая изменчивость подходов и массы тела производителей горбуши*
Fig. 7. Interannual dynamics of the pink salmon spawners returns and their body weight

В 2008, 2010 и 2018 гг. условия нагула и интенсивность питания многочисленной молоди горбуши в берингоморских котловинах различались, а в 2008 г. в западной части Алеутской и в 2018 г. в обеих котловинах накормленность молоди была даже высокой (см. рис. 5). Но масса тела вернувшихся на следующий год производителей горбуши была ниже среднеемноголетнего значения (рис. 7). Вероятно, в годы нагула высокочисленных поколений горбуши не кормовые условия являются определяющими при формировании ее продукционных показателей.

Как уже отмечалось выше, лососи не являются единственными потребителями ресурсов верхнего слоя эпипелагиали. В глубоководных районах заметную долю в нектонном сообществе имеют кальмары, в некоторые годы — молодь северного терпуга, минтая, сельди, трехиглой колюшки, а также мезопелагические и другие рыбы. Среднеемноголетняя суммарная доля этих групп и видов нектона в общем потреблении пищи в верхней эпипелагиали составляет 45 % летом и 58 % осенью. При анализе имеющихся для берингоморских районов данных пищевая активность вышеуказанных видов и групп нектона даже при значительной их численности оставалась высокой либо находилась на уровне среднеемноголетних значений, а в составе рациона замены главных кормовых объектов на второстепенные не наблюдалось.

Например, летом 2003 г. при высоком обилии потребителей (3,1 т/км²) многочисленная молодь северного одноперого терпуга питалась исключительно копеподами (главным образом *N. plumchrus*), а средний ИНЖ составил соответственно 216 и 128 ‰ в Командорской котловине и западной части Алеутской котловины. Осенью 2017 и 2018 гг. при разных показателях пищевой обеспеченности рацион молоди терпуга был разнообразным и включал копепод, гипериид, птеропод и сагитт, а интенсивность питания была на среднем уровне. В составе рациона трехиглой колюшки при различной ее численности доминировали главным образом гиперииды (*T. pacifica*) и мелкие копеподы (молодь *N. cristatus*, виды р. *Pseudocalanus*). Питание мезопелагических рыб в верхней эпипелагиали сопряжено с суточными вертикальными миграциями планктона, и, в отличие от лососей, они питаются в темное время суток, когда биомасса многих видов зоопланктона в поверхностных слоях увеличивается. При разной доле мезопелагических рыб в нектоне в составе их рациона, в частности серебрянки и светлоперого стенобраха, доминировали гиперииды (у мелких рыб) и эвфаузииды (у

* Приведены официальные данные подходов горбуши (вылов и заполнение нерестилищ) и весовых показателей, предоставленные региональными филиалами ФГБНУ «ВНИРО» и опубликованные в Бюллетене изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке за 2009–2020 гг.; вылов по статистическим данным NPAFC; www.npafc.org.

более крупных), а ИНЖ в разные годы находились в пределах от 50 до 133 ‰ и были наиболее высокими у мелких рыб. Основу рациона разных видов кальмаров формировали преимущественно эвфаузииды, при этом у молоди кальмаров интенсивность питания была очень высокой. Минтай, биомасса которого в верхней эпипелагиали наваринского района осенью 2003 г. составила 175 тыс. т (главным образом за счет его молоди), потреблял эвфаузиид, копепод и амфипод, а крупные рыбы — нектонную пищу. При этом молодь размером 5–10 см имела высокие ИНЖ (200 ‰), а у других размерно-возрастных групп индексы варьировали от 43 до 219 ‰. Летом 2015 г., при биомассе минтая 194 тыс. т, обилие зоопланктонных ресурсов на единицу массы нектона было пониженным. Однако преобладающей группой в рационе мелко- и среднеразмерного минтая были копеподы, доминирующие в этот год в планктонном сообществе, у крупных рыб — эвфаузииды, а ИНЖ изменялись от 87 до 140 ‰.

Таким образом, понижение в некоторые годы показателей пищевой обеспеченности не достигало такого уровня, при котором бы существенно изменилось питание рыб и кальмаров.

Заключение

Результаты исследований показали, что выедание рыбами и кальмарами продукции зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали глубоководных котловин в летне-осенний период изменяется от 1 до 7 %, составляя в среднем 2–3 %, что свидетельствует о невысокой степени использования зоопланктонных ресурсов эпипелагическим нектоном. Тем не менее в рассматриваемых районах в некоторые годы показатели пищевой обеспеченности рыб и кальмаров снижаются. При биомассе нектона более 1,4–2,0 т/км² и биомассе зоопланктона менее 70 и 50 т/км² летом и осенью обилие пищи на единицу массы потребителей уменьшается, а использование зоопланктонных ресурсов, в частности эвфаузиид, гипериид и птеропод, увеличивается. В глубоководных котловинах такие ситуации отмечались летом в 2003, 2007 и 2009 гг. и осенью в 2002, 2004, 2006, 2008 и 2014 гг. В наваринском районе при высоком обилии рыб, особенно молоди минтая, потребление зоопланктонной продукции может достигать значительной величины, в частности летом 2003, 2011 и 2015 гг. и осенью 2003 г. В этом районе снижение пищевой обеспеченности рыб не всегда совпадало с повышенным их обилием и наблюдалось летом в 2003 и 2015 гг., а осенью в 2003 и 2009 гг.

Однако уменьшение обилия кормовой базы (в глубоководных котловинах в среднем в 2–3 раза, а в наваринском районе до 8–10 раз) не во всех случаях отражалось на питании рыб и кальмаров, степени их накормленности и составе рациона. В частности, у лососей лишь в отдельные годы при пониженных показателях пищевой обеспеченности, а также при высокой их биомассе снижалась интенсивность питания и в составе рациона повышалась доля нектонной и второстепенной пищи (например, сагитт). Но коэффициенты корреляции между накормленностью лососей, обилием пищи и их численностью показали слабоотрицательную зависимость между этими параметрами. Достоверной связи между условиями нагула осенью в глубоководных котловинах и численностью возвратов производителей на следующий год, в частности горбуши, также не установлено. Хорошие возвраты производителей горбуши от высокоурожайных поколений, нагуливающих осенью при разной пищевой обеспеченности, указывают на то, что кормовые условия осеннего нагула не являются фактором, определяющим численность рыб, вернувшихся на нерест.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что современный уровень пищевой обеспеченности рыб и кальмаров является достаточным для стабильного функционирования нектонных сообществ верхней эпипелагиали рассматриваемых районов Берингова моря. В то же время при значительных концентрациях рыб и кальмаров возможно значительное выедание зоопланктона и снижение обеспеченности их пищей. Однако понижение в некоторые годы показателей пищевой

обеспеченности не достигало такого уровня, чтобы лимитировать численность рыб, в частности лососей.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают искреннюю благодарность всем участникам экспедиций за сбор и обработку первичных материалов, которые вошли в ихтиологическую, гидро-биологическую и трофологическую базы данных и положены в основу настоящей публикации.

Authors express their sincere gratitude to all participants of marine surveys for the samples collection and processing, which data were included in the ichthyological, planktological and trophological databases and used in this study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsorship.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional principles for the use of animals have been implemented.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

С.В. Найденко — концепция статьи, расчет количественных показателей, анализ результатов, написание текста, А.А. Сомов — расчет количественных показателей.

S.V. Naidenko — concept of the study, calculation of quantitative indices, analysis of results, writing the text, A.A. Somov — calculation of quantitative indices

Список литературы

Аксютин З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.

Андривская Л.Д. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — 28 с.

Андривская Л.Д. Условия формирования продукции поколений горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) в юго-западной части Берингова моря // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — 1998. — Вып. 4. — С. 94–97.

Бугаев А.В., Ленская Е.В., Коваль М.В. и др. Обзор итогов лососевой путины-2020 в Камчатском крае (сообщение 2): анализ оправдываемости прогнозов и возможных причин их несоответствия // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2020. — С. 148–178.

Волвенко И.В. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съемок // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 473–500.

Волков А.Ф. Введение в трофологию минтая // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 183. — С. 166–185. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-183-166-185.

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. Крылоногие моллюски (Pteropoda) Охотского моря: биомасса, численность, запас // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 314–330.

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

Волков А.Ф. Среднегодовые характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Изв. ТИНРО. — 2008б. — Т. 152. — С. 253–270.

Волков А.Ф. Состав и распределение зоопланктона и питание тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря и СЗТО в осенний период 2002–2008 гг. (результаты съемок по программе «BASIS») // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 226–242.

Волков А.Ф. Состояние кормовой базы тихоокеанских лососей в Беринговом море в 2003–2012 гг. (по результатам работ международных экспедиций BASIS-1 и 2) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 250–271. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-179-250-271.

Волков А.Ф. Таблицы и графики по трофологии минтая западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2016а. — Т. 185. — С. 175–184. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-185-175-184.

Волков А.Ф. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды // Изв. ТИНРО. — 2016б. — Т. 187. — С. 162–186. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186.

Горбатенко К.М. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — 47 с.

Дулепова Е.П. Динамика продукционных показателей зоопланктона как основы кормовой базы нектона в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 236–249. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-179-236-249.

Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.

Ефимкин А.Я. Питание лососей западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002 г. // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 134. — С. 120–134.

Желтенкова М.В. Критическая оценка современных методов изучения питания рыб в естественных условиях // Тр. совещ. по методике изучения кормовой базы и питания рыб. — М. : АН СССР, 1955а. — С. 22–39.

Желтенкова М.В. Питание и использование кормовой базы донными рыбами Азовского моря // Тр. ВНИРО. — 1955б. — Т. 31, вып. 1. — С. 306–336.

Заволокин А.В. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 48 с.

Заволокин А.В. Сравнительная характеристика пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) в Беринговом море в 2002–2006 гг. // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 51, № 2. — С. 218–230.

Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей : моногр. — М. : ВНИРО, 1998. — 165 с.

Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — 303 с.

Коваль М.В. Особенности нагула и преднерестовых миграций тихоокеанских лососей в прикамчатских водах летом 2009 г. // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 150–158.

Найденко С.В. Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 214–239.

Найденко С.В., Кузнецова Н.Н., Шебанова М.А. и др. Условия нагула молоди горбуши в осенний и зимне-весенний периоды 2019/2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — 2020. — С. 171–195.

Найденко С.В., Сомов А.А. Сезонная трофодинамика нектонного сообщества верхней эпипелагиали западной части Берингова моря // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 5. — С. 600. DOI: 10.1134/S0042875219050126.

Найденко С.В., Сомов А.А., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Многолетняя динамика кормовой базы и пищевой обеспеченности нектона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря. Сообщение 1. Состав и обилие зоопланктона и мелкоразмерного нектона // Наст. том. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-3-33.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Пищевая обеспеченность нектона эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 16–36. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-176-16-36.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Трофодинамика нектонных сообществ эпипелагиали северо-западной части Тихого океана в летний и зимний периоды // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 188. — С. 181–203. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-188-181-203.

Радченко В.И. Состав, структура и динамика nekтонных сообществ эпипелагиали Берингова моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1994. — 24 с.

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

Сомов А.А. Сезонная динамика обилия и видового состава nekтона верхней эпипелагиали западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. — С. 3–24. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-189-3-24.

Степаненко М.А., Грицай Е.В. Межгодовая изменчивость экологических условий и пространственная дифференциация минтая в Беринговом море // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 174. — С. 6–20.

Степаненко М.А., Грицай Е.В. Состояние ресурсов, пространственная дифференциация и воспроизводство минтая в северной и восточной частях Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 16–30. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-185-16-30.

Темных О.С. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических экосистемах субарктической Пацифики // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 235–241.

Чебанов С.М. Распределение гипериид в поверхностном слое южной части Берингова моря и прилегающих районов Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 53. — С. 85–90.

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

Чучукало В.И., Дулепова Е.П. Методы оценки пищевой обеспеченности промысловых объектов и ее роль в рыбохозяйственных исследованиях дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 465–473.

Чучукало В.И., Напазаков В.В. Распределение и некоторые черты биологии крылоногих моллюсков в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 584–601.

Чучукало В.И., Напазаков В.В., Борисов Б.М., Самко Е.В. Сезонное распределение и некоторые черты биологии массовых видов гипериид пелагиали Охотского моря и прилегающих вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 529–551.

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

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. и др. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в дальневосточной российской экономической зоне // Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.

Шунтов В.П., Иванов О.А. Климатические изменения и современное состояние биоты российских вод дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 197. — С. 83–107. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-83-107.

Шунтов В.П., Темных О.С. Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщение 1. Ретроспективный анализ и обзор представлений о закономерностях в динамике популяций и сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 155. — С. 3–32.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008б. — 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.

Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено С.В. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы nekтона // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 161. — С. 25–52.

References

Aksyutina, Z.M., *Elementy matematicheskoi otsenki rezul'tatov nablyudenii v biologicheskikh i rybokhozyaistvennykh issledovaniyakh* (Elements of Mathematical Evaluation of the Results of Observations in Biological and Fishery Research), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1968.

Andrievskaya, L.D., Nutrition of Pacific salmon during the marine period of life, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO, 1975.

Andrievskaya, L.D., Conditions for the production of fruits of pink salmon *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum) (Salmonidae) in the southwestern part of the Bering Sea, *Issledovaniye biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb zapadnokamchatskogo shel'fa*, 1998, no. 4, pp. 94–97.

Bugayev, A.V., Lepskaya, Ye.V., Koval', M.V., Tepnin, O.B., Zikunova O.V., and Fel'dman, M.G., Review of the results of the salmon route-2020 in the Kamchatka Territory (message 2): analysis of the reliability of forecasts and possible reasons for their discrepancy, in *Byull. 'N 15 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 15 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2020, pp. 148–178.

Volvenko, I.V., Problems in quantitative estimation of fish abundance by trawl sampling, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 473–500.

Volkov, A.F., Introduction to trophology of walleye pollock, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 183, pp. 166–185. doi 10.26428/1606-9919-2015-183-166-185

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., Pteropods of the Okhotsk Sea: numbers, biomass, resources, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 314–330.

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.

Volkov, A.F., Quantitative parameters of zooplankton communities in the Okhotsk and Bering Seas and North-West Pacific (biomass, composition, dynamics), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 152, pp. 253–270.

Volkov, A.F., Structure and distribution of zooplankton and feeding of pacific salmon in the western Bering Sea and North-West Pacific falls 2002–2008 (results on the surveys under BASIS program), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 159, pp. 226–242.

Volkov, A.F., State of forage base for pacific salmon in the Bering Sea in 2003–2012 (by results of surveys of the international expeditions BASIS-1 and 2), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 179, pp. 250–271. doi 10.26428/1606-9919-2014-179-250-271

Volkov, A.F., Tables and diagrams on trophology of walleye pollock in the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 185, pp. 175–184. doi 10.26428/1606-9919-2016-185-175-184

Volkov, A.F., Elementary trophic ecology of pacific salmon in the Bering Sea. Species and regional differences. Provision with food in different environments, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 162–186. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186

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

Dulepova, E.P., Dynamics of production parameters for zooplankton as the main component of forage base for nekton in the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 179, pp. 236–249. doi 10.26428/1606-9919-2014-179-236-249

Dulepova, E.P., *Sravnitel'naya bioproduktivnost' makroekosistem dal'nevostochnykh morei* (Comparative Bioproductivity of Macroecosystems in Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2002.

Efimkin, A.Ya., Salmon feeding in the western Bering Sea in summer — autumn of 2002, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 134, pp. 120–134.

Zheltenkova, M.V., Critical Appraisal of Modern Methods for Studying Fish Nutrition in Special Conditions, in *Trudy soveshchaniya po metodike izucheniya kormovoy bazy i pitaniya ryb* (Proceedings of the meeting on the methodology for studying the food base and nutrition of fish), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1955, pp. 22–39.

Zheltenkova, M.V., Feeding and use of food supply by bottom fish of the Sea of Azov, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1955, vol. 31, no. 1, pp. 306–336.

Zavolokin, A.V., Food availability for Pacific salmon during the period of feeding in sea and ocean, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Zavolokin, A.V., Comparative characteristics of food supply of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the Bering Sea from 2002 to 2006, *Vopr. Ikhtiol.*, 2011, vol. 51, no. 2, pp. 218–230.

Karpenko, V.I., *Ranniy morskoy period zhizni tikhookeanskikh lososey* (Early marine life of Pacific salmon), Moscow: VNIRO, 1998.

Karpenko, V.I., Andrievskaya, L.D., and Koval', M.V., *Pitaniye i osobennosti rosta tik-hookeanskikh lososei v morskikh vodakh* (Feeding Habits and Pattern of Growth of Pacific Salmon in Marine Waters), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2013.

Koval, M.V., Features of feeding and pre-spawning migrations of Pacific salmon in Kamchatka waters in the summer of 2009, in *Byull. N 4 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoï 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. 150–158.

Naydenko, S.V., Implication of pacific salmon in trophic structure of the upper epipelagic layer in the western bering sea in summer-autumn of 2002–2006, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 151, pp. 214–239.

Naydenko, S.V. and Somov, A.A., Seasonal Trophodynamics of the Upper Epipelagic Nekton Community in the Western Bering Sea, *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 5, pp. 786–804. doi 10.1134/S0032945219050096

Naydenko, S.V., Somov, A.A., Kuznetsova, N.A., and Shebanova, M.A., Long-term dynamics of forage base and food supply for nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea. Part 1. Composition and abundance of zooplankton and small-sized nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 3–33. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-3-33

Naydenko, S.V. and Khoruzhiy, A.A., Species structure and year-to-year dynamics of nekton biomass in the upper epipelagic layer of the Pacific waters at Kuril Islands in summer periods of the 2000s, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 16–36. doi 10.26428/1606-9919-2014-176-16-36

Naydenko, S.V. and Khoruzhiy, A.A., Trophodynamics of nekton communities in the epipelagic layer of the north-west Pacific in summer and winter seasons, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 188, pp. 181–203. doi 10.26428/1606-9919-2017-188-181-203

Radchenko, V.I., Composition, structure, and dynamics of nekton communities in the epipelagic layer of the Bering Sea, *Extended Abstract of Cand. (Biol.) Sci. Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1994.

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

Somov, A.A., Seasonal dynamics in abundance and species composition of nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 189, pp. 3–24. doi 10.26428/1606-9919-2017-189-3-24

Stepanenko, M.A. and Gritsai, E.V., Interannual variability of environmental conditions and spatial differentiation of walleye pollock in the Bering Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 174, pp. 6–20.

Stepanenko, M.A., and Gritsai, E.V., Assessment of stock, spatial distribution, and recruitment of walleye pollock in the northern and eastern Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 185, pp. 16–30. doi 10.26428/1606-9919-2016-185-16-30

Temnykh, O.S., Current Status of Pacific Salmon in Pelagic Ecosystems of the Subarctic Pacific, in *Byull. N 4 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoï 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. 235–241.

Chebanov, S.M., Distribution of hyperiids in inflammation foci in the southern part of the Bering Sea and the threat of approach to the Pacific Ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1965, vol. 53, pp. 85–90.

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. and Dulepova, E.P., Methods for assessing the food supply of commercial objects and its role in fisheries research of the Far Eastern seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 465–473.

Chuchukalo, V.I. and Napazakov, V.V., Distribution and some features of the biology of pterygoids in the Sea of Okhotsk and the Bering Sea and adjacent waters of the Pacific Ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 584–601.

Chuchukalo, V.I., Napazakov, V.V., Borisov, B.M., and Samko, Ye.V., Sezonnoye nakopleniye i nekotoryye osobennosti bimassovykh vidov giperiid pelagialii Okhotskogo morya i vmeshchayushchikh vod Tikhogo okeana, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 529–551.

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., Volkov, A.F., Temnykh, O.S., and Dulepova, E.P., *Mintai v ekosistemakh dal'nevostochnykh morei* (Walleye Pollock in Ecosystems of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1993.

Shuntov, V.P., Dulepova, E.P., Temnykh, O.S., Volkov, A.F., Naidenko, S.V., Chuchukalo, V.I., and Volvenko, I.V., The status of biological resources in connection with dynamics of macroecosystems in the Far Eastern economic zone of Russia, in *Dinamika morskikh ekosistem i sovremennye problemy sokhraneniya bioresursnogo potentsiala morei Rossii* (Dynamics of Marine Ecosystems and the Current Problems of Conservation of the Bioresource Potential of the Russian Seas), Vladivostok: Dal'nauka, 2007, pp. 75–176.

Shuntov, V.P. and Ivanov, O.A., Climate changes and current state of biota in the Russian waters of the Far-Eastern Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 197, pp. 83–107. doi 10.26428/1606-9919-2019-197-83-107

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., Long-term dynamics of biota in the Bering Sea macroecosystems and its determinant factors. Communication 1. Retrospective analysis and review of conceptions for patters in dynamics of the Bering Sea populations and communities, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 155, pp. 3–32.

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.

Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., Naidenko, S.V., Zavolokin, A.V., Dolganova, N.T., Volkov, A.F., and Volvenko, I.V., To substantiation of carrying capacity of the Far-Eastern Seas and Subarctic Pacific for pacific salmon pasturing. Report 4. Effect of density-dependent interactions on pacific salmon food supply and role of the salmon in consumption of nekton's forage base, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 161, pp. 25–52.

Fricke, R., Eschmeyer, W.N., Van der Laan, R., Catalog of fishes: genera, species, references, 2018. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain>. Cited January 27, 2018.

Поступила в редакцию 29.12.2021 г.

После доработки 18.02.2022 г.

Принята к публикации 25.02.2022 г.

*The article was submitted 29.12.2021; approved after reviewing 18.02.2022;
accepted for publication 25.02.2022*