

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК [574.583:597.153](265.24)

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-160-182

EDN: QNHDR

**ПЛАНКТОН ЗАЛИВА АЛЯСКА И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ПИТАНИИ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ ВЕСНОЙ 2020 Г.**

Н.А. Кузнецова*

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

Аннотация. Представлены результаты гидробиологических исследований в марте-апреле 2020 г. на НИС «Pacific Legacy № 1», выполненных в зал Аляска, включая ИЭЗ Канады. Общая биомасса зоопланктона составила 301,9 мг/м³, фитопланктона — 41,9 мг/м³. Доминировала крупная фракция зоопланктона — 71 % от общего количества. Доли мелкого и среднеразмерного зоопланктона составили 16 и 13 %. Вследствие развития весенних процессов наблюдалось увеличение биомассы фито- и зоопланктона с севера на юг: на севере района — 3,2 и 188,3 мг/м³, в центральной области и на юге — до 87,9–305,4 и 34,6–397,7 мг/м³. Биомассы мелкой и средней фракций зоопланктона возросли за счет копепод р. *Pseudocalanus*, *Oithona similis*, науплий и копеподитов I–II стадии развития, молоди птеропод, гипериид и эвфаузиид, личинок сифонофор. Биомасса крупной фракции повысилась от 118,9 на севере до 293,6 мг/м³ на юге. Доминировали 2 группы зоопланктона: копеподы (49 %) и сагитты (36 %). Основу биомассы копепод определяли бореальные виды: *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica*. В марте-апреле 2020 г. общий запас фитопланктона и зоопланктона составил 5525 и 39798 тыс. т, а в феврале-марте 2019 г. был 679 и 25517 тыс. т. Произошло увеличение биомассы всех фракций зоопланктона, особенно мелкой и средней, в 2–5 раз (6318–2764 и 5190–1103 тыс. т). Запас зоопланктона крупной фракции, в основном копепод и сагитт, увеличился и составил 28920 тыс. т (в 2019 г. — 21650 тыс. т). Запас эвфаузиид в 2020 г. был ниже, чем в 2019 г., когда преобладали океанические виды эвфаузиид р. *Thysanoessa* (795 и 2982 тыс. т). И только запас наиболее распространенной *Euphasia pacifica* был на уровне 2019 г. (543 и 590 тыс. т). Рацион питания тихоокеанских лососей согласуется с особенностями структуры и биомассы крупной фракции зоопланктона: преобладающими компонентами были эвфаузииды, птероподы, медузы, гиперииды и ойкоплевры. Основными потребителями пищевых ресурсов были имеющие высокую биомассу кета 35–60 см и кижуч 30–50 см, которые встречались в центральной части района и на юге. Наблюдалась высокая степень потребления всеми лососями эвфаузиид, в частности *E. pacifica* (67–80 % массы пищи), кетой 35–60 см — медуз (24,1 %), птеропод (13,7 %), ойкоплевр (20,4 %) и кижучем — кальмаров (77,6 %). Количество зоопланктона, потребляемого лососями за месяц, составило 30,175 тыс. т, что значительно меньше запаса зоопланктона крупной фракции. Кормовые условия вполне благоприятные, лососи имели возможность питаться предпочитаемой пищей.

* Кузнецова Наталья Алексеевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, natalia.kuznetsova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-8932-1744.

Ключевые слова: залив Аляска, зоопланктон, фракции, биомасса, распределение, запас, лососи, питание, рацион, потребление

Для цитирования: Кузнецова Н.А. Планктон залива Аляска и его значение в питании тихоокеанских лососей весной 2020 г. // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 160–182. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-160-182. EDN: QNHDR.L

Original article

Plankton in the Gulf of Alaska and its contribution to feeding of pacific salmons in spring of 2020

Natalia A. Kuznetsova

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
Ph.D., leading researcher, natalia.kuznetsova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0005-8932-1744

Abstract. Results of the plankton survey conducted in the Gulf of Alaska, including EEZ of Canada, aboard RV Pacific Legacy No. 1 in March-April of 2020 are presented. The samples of plankton were collected in regular grid of stations and processed according to the methodologies adopted in TINRO. The mean total biomass of zooplankton was estimated as 301.9 mg/m³, of phytoplankton — as 41.9 mg/m³. The large-sized fraction of zooplankton dominated (on average 214.6 mg/m³, or 71 % of the total biomass), the portions of the small- and medium-sized fractions were 16 % and 13 %, respectively. Because of spring blooming development, both phyto- and zooplankton biomasses were increased southward from 3.2 and 188.3 mg/m³ in the northern area of the gulf to 87.9–34.6 and 305.4–397.7 mg/m³ in its central and southern areas, on average. The biomass of small- and medium-sized fractions (presented by copepods *Pseudocalanus*, *Oithona similis*, eggs and nauplii of copepods, copepodites, juvenile pteropods, hyperiids and euphausiids, and larvae of siphonophore) had slightly increased in the southern area to 50–60 and 35–38 mg/m³, respectively, whereas the biomass of large-sized fraction presented mainly by copepods (49 %) and arrowworms (36 %) had increased from 118.9 mg/m³ in the north to 293.6 mg/m³ in the south. Boreal species, as *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri*, *Eucalanus bungii*, and *Metridia pacifica* dominated in the zooplankton biomass.

The total stock of zooplankton in the Gulf of Alaska in March-April of 2020 was amounted in 39798 · 10³ t that was higher than in February-March of 2019 (25517 · 10³ t), obviously because of the spring bloom beginning. Correspondingly, distribution density of phyto- and zooplankton was 8.5 and 61.4 t/km² in March-April of 2020 against 1.0 and 36.6 t/km² in February-March of 2019. The largest increasing was noted for the small-sized fraction (in 2 times, to 9.7 t/km²) and medium-sized fraction (in 4 times, to 8.0 t/km²), whereas the increasing for large-sized animals was moderate — from 31.0 t/km² in 2019 to 43.6 t/km² in 2020, and the density of euphausiids did not increase (0.8 t/km² in both years for *Euphasia pacifica*). The total stock of large-sized fraction had increased from 21650 · 10³ t in 2019 to 28920 · 10³ t in 2020.

The diet of pacific salmon corresponded with the species composition and biomass of the large-sized fraction of zooplankton, with predominance of euphausiids, pteropods, jellyfish, hyperiids, and oikopleura. The main consumers were the most abundant fish groups, as chum salmon with size of 35–60 cm and coho salmon of 30–50 cm found mainly in the central and southern areas of the gulf. *E. pacifica* were the favorite prey for all salmon species (67–80 % of food weight), except coho salmon — this species preferred squids (77.6 %). Monthly grazing of zooplankton by salmons in the Gulf of Alaska is estimated as 30.175 · 10³ tons that is an insignificant portion of its large-sized fraction stock, so the feeding conditions during the survey are considered as favorable for pacific salmons. However, the consumption is possibly underestimated because of low biomass of consumers in the winter-spring season. Spatial and temporal variations of fish aggregations driven by variability of water temperature and other abiotic factors should be accounted for adequate evaluation of the feeding conditions.

Keywords: Gulf of Alaska, zooplankton, size fraction, biomass, distribution density, stock, salmon, feeding, diet, consumption

For citation: Kuznetsova N.A. Plankton of the Gulf of Alaska and its contribution to feeding of pacific salmons in spring of 2020, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 160–182. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-160-182. EDN: QNHDR.L

Введение

В жизненном цикле тихоокеанских лососей период зимовки, который включает в себя и первые месяцы весны, считается одним из критических. Существуют разные точки зрения, одна из которых в том, что в зимне-весенний период наблюдаются неблагоприятные кормовые условия, «дефицит» пищи или питание менее калорийной пищей [Nagasava, 1999, 2000; Кловач, 2000; Gritsenko et al., 2000]. По мнению других исследователей, заниженная биомасса и продукция зоопланктона по методическим причинам не соответствует реальной картине [Шунтов, 2001; Шунтов, Темных, 2008]. В настоящее время признано, что в зимний период около трети всех тихоокеанских лососей обитает в зал. Аляска, однако факторы, влияющие на их выживание в критический зимний период, не изучены. В свете изменения экосистем океана есть острая необходимость исследования условий зимнего питания тихоокеанских лососей, особенно в северо-восточной части Тихого океана [Pakhomov et al., 2019; Somov et al., 2020]. В рамках программы «Международного года лосося» под эгидой северо тихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (NPAFC) в 2019 г. в зал. Аляска с 21 февраля по 15 марта на НИС «Профессор Кагановский» была проведена первая международная комплексная экспедиция по изучению зимнего периода жизни, которая стала первым крупным исследованием зимней экологии лосося в зал. Аляска. Комплексная съемка в зал. Аляска, выполненная в 2020 г. с 11.03 по 07.04. на R/V «Pacific Legacy № 1», стала продолжением первой научной работы. Основные цели экспедиций заключались в сборе информации об экологии тихоокеанского лосося, включая оценки биомассы конкретных запасов, пространственного распределения, питания лососей, биологических (здоровье рыб, наличие пищи и взаимодействие видов) и океанографических условий в их первую зиму в море [Радченко и др., 2019; Pakhomov et al., 2019; Somov et al., 2020]. По материалам первой экспедиции 2019 г. были определены состав пищи лососей и доминирующие группы зоопланктона в их рационах в сравнении с данными питания лососей в других районах Тихого океана в зимний период [Сомов и др., 2019]. А.Ф. Волков и А.М. Слабинский [2019] определили биомассу и запасы зоопланктона, его фракций, групп крупной фракции и видов, объем потребления отдельных групп зоопланктона лососями. Они оценили ситуацию с пищей в глубоководной части зал. Аляска как благополучную. Ранее комплексные исследования в северо-западной и центральной частях Тихого океана, проведенные в феврале-марте 2009–2011 гг., также указывали на достаточность пищевых ресурсов в зимне-весенний период [Найденко и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а; Найденко, 2022].

Целью настоящей работы является оценка состояния планктонного сообщества как кормовой базы тихоокеанских лососей и обеспеченности их пищей в зал. Аляска в весенний период 2020 г.

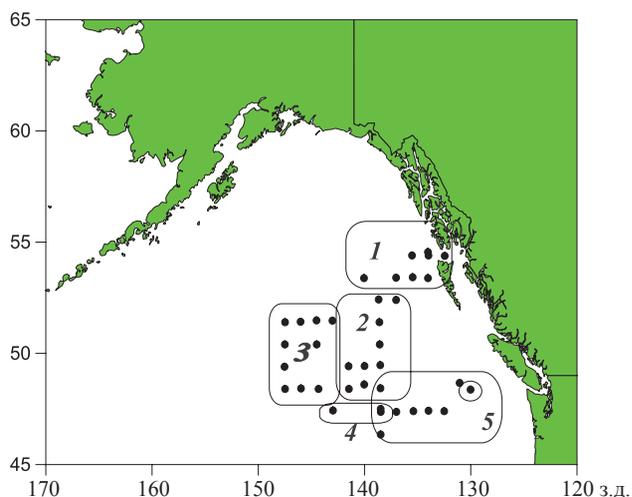
Материалы и методы

В марте-апреле 2020 г. район исследований в зал. Аляска, включая ИЭЗ Канады, находился в южной переходной зоне субарктического течения. В период съемки была обследована акватория площадью 648,5 тыс. км². В работе экспедиции на R/V «Pacific Legacy № 1» участвовали сотрудники Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) А.А. Сомов, А.Н. Канзепарова и сотрудник ВНИРО И.В. Григоров. Ими были проведены трофологические исследования и сбор проб зоопланктона (38 станций) (рис. 1).

Планктон облавливался сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м², капроновое сито № 49, размер ячеек 0,168 мм) в слое 0–200 м. Скорость подъема сетей везде была одинаковой — 0,7–1,0 м/с. Обработка проб проведена в лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб ТИНРО автором. Пробу зоопланктона разделяли на три размерные фракции: мелкая (от 0,2 до 1,2 мм), средняя (1,2–3,2 мм) и крупная (> 3,2 мм, но включали копепод р. *Neocalanus*, *Metridia*, *Calanus* на III–V ст. развития и половоз-

Рис. 1. Район работ и схема гидро-биологических станций в зал. Аляска в марте-апреле 2020 г.: 1 — северная область; 2 — центральная присваловая область; 3 — центральная океаническая область; 4 — южная область, март; 5 — южная область, апрель

Fig. 1. Scheme of the survey in the Gulf of Alaska in March-April, 2020: 1 — northern shelf area; 2 — central slope area; 3 — central deep-water area; 4 — southern deep-water area surveyed in March; 5 — southern deep-water area surveyed in April



релых более 2,5–3,0 мм). Численность мелкой и средней фракций подсчитывалась в камере Богорова, а крупной — тотально. В полученные результаты вводились поправки на недолов: для мелкой — 1,5; для средней — 2,0. Для планктона крупной фракции применялись группо-специфические поправки: для эвфаузиид, мизид и сагитт длиной до 10 мм — 2, 10–20 — 5, более 20 мм — 10; для гипериид длиной до 5 мм — 1,5, 5–10 — 3,0, более 10 — 5,0; для копепод длиной до 5 мм — 2, более 5 мм — 3; для полихет, мелких медуз, птеропод и других малоподвижных животных — 1 [Рекомендации..., 1984; Борисов и др., 2004; Волков, 2008].

Пробы на питание тихоокеанских лососей отбирали из промыслового трала (52 траления) в количестве 20–25 экз. рыб каждой размерной группы. Обработку желудочно-кишечных трактов проводили без предварительной фиксации [Руководство..., 1986; Волков, 2008]. Всего за период съемки проанализировано содержимое желудков следующих видов лососей: горбуши — 24 желудка/4 пробы, кеты — соответственно 108/22, нерки — 50/14, кижуча — 49/10, чавычи — 25/4. Поскольку данных для расчета рационов лососей оказалось недостаточно, значения их суточных пищевых рационов в весенний период взяты из литературных источников и усреднены [Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008; Кузнецова, 2010; Найденко и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а; Волков, Слабинский, 2019]. Пищевую обеспеченность оценивали по соотношению «биомассы макропланктона» и «объема его потребления» лососями [Шунтов, 2016].

Исследования в зал. Аляска в 2019–2020 гг. впервые проводились по методике принятой в ТИПРО: регулярная сетка станций, сбор проб зоопланктона сетью Джеди, а также обработка проб зоопланктона и материалов по питанию рыб. В 2019 г. работы выполнялись раньше на месяц — с 21 февраля по 15 марта, в 2020 г. с 11 марта по 7 апреля. Съемки существенно различались охватом акватории залива, в 2019 г. — от 47°40' до 56°40' с.ш., а в 2020 г. — от 46°30' до 55°00' с.ш. в прибрежье, в центральной части района съемки — до 54°00' с.ш. В 2020 г. в период съемки была обследована акватория площадью 648,5 тыс. км², в 2019 г. — 697,5 тыс. км². Кроме того, в 2020 г. все траловые работы в верхней эпипелагиали выполнялись разноглубинным тралом NPAFC 1142 (с мелкоячейной вставкой в кутце 4 мм), тогда как в 2019 г. был использован трал PT 80/396 (с мелкоячейной вставкой в кутце 10 мм) [Радченко и др., 2019; Pakhomov et al., 2019; Сомов и др., 2020; Somov et al., 2020].

Результаты и их обсуждение

В пределах обследованной акватории в зал. Аляска в слое 200–0 м биомасса зоопланктона оценена в 301,9 мг/м³, фитопланктона по уловам сетью Джеди — в 41,9 мг/м³. Основу зоопланктона формировала крупная фракция, составляющая 214,6 мг/м³, или 71 % от

общего количества зоопланктона, доминировали 2 группы — копеподы (49,3 %) и сагитты (35,9 %), третьими по значимости были кишечнорастворимые (4,7 %). Доля мелкого и среднеразмерного зоопланктона составила 16 и 13 % (47,9 и 39,4 мг/м³) (табл. 1).

В северной области (1) наблюдали незначительное развитие фитопланктона, средняя биомасса — 3,2 мг/м³, в центральной области наблюдалось «цветение» фитопланктона с максимальными биомассами 122,7–177,8 мг/м³ и биомасса возросла до 87,9 мг/м³. В основном встречались диатомовые водоросли рр. *Thalassiothrix*, *Rhizosolenia*, *Coscinodiscus* и *Ceratium*.

Неравномерное развитие фитопланктона показывает разный уровень весенних процессов в районе исследования, что в определенной степени сказывается и на развитии зоопланктона. Минимальные значения биомассы мелкой фракции зоопланктона наблюдались на севере (1) — 19,3 мг/м³, максимальные величины (71,8–98,3 мг/м³) — в центральной части района (рис. 2), а средние составляли в северной области 36,9 мг/м³ и на юге 49,1 мг/м³ (табл. 1). Для весеннего периода характерно появление яиц, науплий и копеподитов I–II стадии развития, молоди птеропод, гиперриид и эвфаузиид. Доминировали копеподы и аппендикулярии, в основном *Fritillaria borealis* (табл. 2). Из копепод преобладали *Oithona similis*, копеподы р. *Pseudocalanus*, копеподиты *Metridia pacifica* и *Neocalanus plumchrus/N. flemingeri*, причем их биомасса была выше и на юге (5) в апреле (табл. 2). Здесь же встречались теплолюбивые виды копепод р. *Calocalanus*, *Clausocalanus* и оболочники *Doliolum* sp.

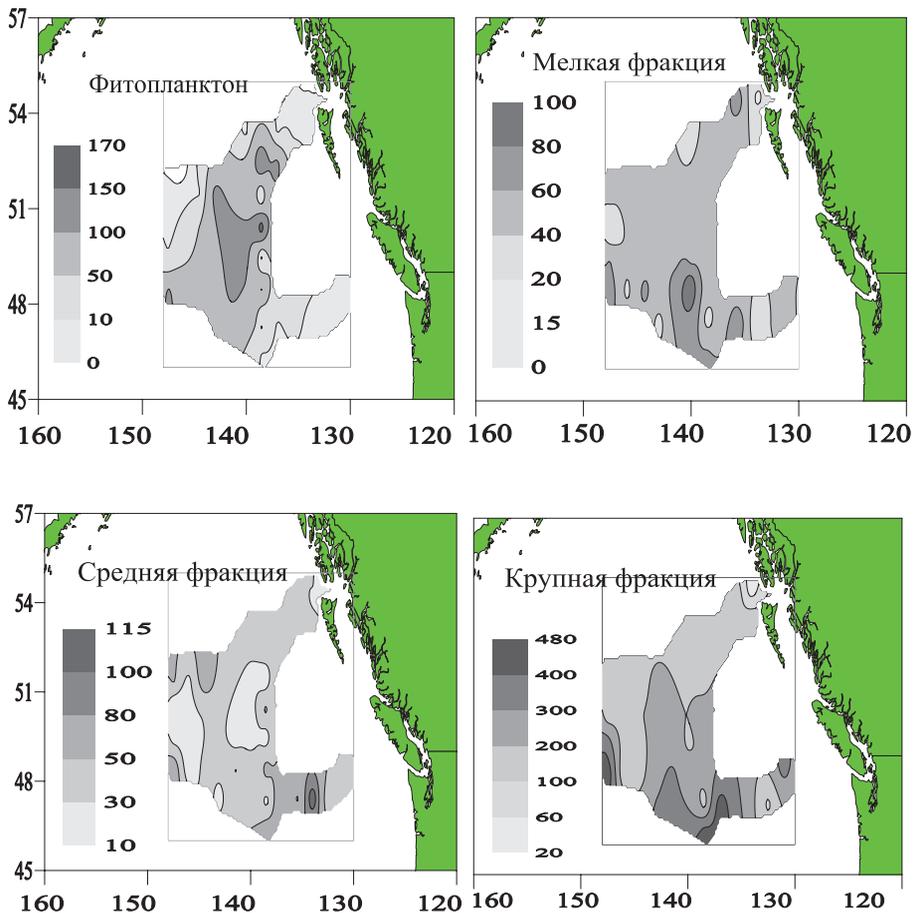


Рис. 2. Распределение фитопланктона и размерных фракций зоопланктона в зал. Аляска в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Fig. 2. Distribution of phytoplankton and zooplankton (by size fractions) in the Gulf of Alaska in March-April, 2020, mg/m³

Таблица 1

Table 1

Состав планктона в эпипелагиали зал. Аляска в марте-апреле 2020 г.

Composition of plankton in the epipelagic layer in March-April, 2020

Состав планктона	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область		Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область			
			Присвальная (2)	Океаническая (3)	Присвальная (2)	Океаническая (3)			Присвальная (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)	Март (4)	Апрель (5)
Мг/м ³														
Фитопланктон	41,9	3,2	87,9	44,0	18,6	34,9		1,7	28,1	14,4	6,1	8,8		
Зоопланктон:	301,9	188,3	313,1	305,4	303,9	397,7	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0		
Мелкая фракция	47,9	36,9	59,5	50,1	32,1	49,1	15,9	19,6	19,0	16,4	10,6	12,3		
Средняя фракция	39,4	32,5	34,6	38,2	34,2	55,0	13,0	17,3	11,1	12,5	11,2	13,8		
Крупная фракция, в том числе	214,6	118,9	219,1	217,1	237,7	293,6	71,1	63,1	69,9	71,1	78,2	73,9		
Copepoda	105,8	68,6	104,6	111,5	84,4	145,5	49,3	57,7	47,8	51,4	35,5	49,5		
Amphipoda	2,1	3,3	0,9	3,1	1,0	1,3	1,0	2,8	0,4	1,4	0,4	0,5		
Euphausiacea	6,0	5,1	4,2	4,3	4,7	11,8	2,8	4,3	1,9	2,0	2,0	4,0		
Decapoda	0,5	0,2	0,4	0,0	0,9	1,6	0,2	0,1	0,2	0,0	0,4	0,5		
Chaetognatha	77,1	29,8	94,8	86,5	107,7	81,2	35,9	25,1	43,2	39,8	45,3	27,6		
Pteropoda	1,5	3,5	0,7	0,4	0,9	1,9	0,7	2,9	0,3	0,2	0,4	0,6		
Coelenterata	10,2	5,5	5,7	8,1	15,7	20,3	4,7	4,7	2,6	3,8	6,6	6,9		
Tunicata	3,1	1,0	2,5	1,0	2,3	8,8	1,5	0,8	1,1	0,5	0,9	3,0		
Polychaeta	2,8	1,4	2,5	1,0	6,0	5,5	1,3	1,2	1,2	0,4	2,5	1,9		
Ostracoda	2,1	0,4	1,4	1,2	4,8	4,7	1,0	0,3	0,6	0,5	2,0	1,6		
Heteropoda	2,3	-	0,9	-	6,5	7,5	1,1	-	0,4	-	2,8	2,6		
Gastropoda (larvae)	0,01	-	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Cephalopoda larvae	0,5	-	0,01	0,01	1,5	1,8	0,2	-	-	-	0,6	0,7		
Pisces (larvae, ova)	0,6	0,2	0,5	0,1	1,2	1,7	0,3	0,1	0,3	-	0,6	0,6		

Состав мелкой фракции зоопланктона в эпипелагиали зал. Аляска
в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Table 2

Species composition of the small-sized fraction of zooplankton in the epipelagic layer
in March-April, 2020, mg/m³

Вид и группа зоопланктона	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область	
			Присвальной (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)
Radiolaria	2,84	0,27	2,67	4,20	4,94	3,09
<i>Globigerina bulloides</i>	0,88	0,43	1,93	0,83	0,95	0,19
<i>Oithona similis</i>	15,55	17,09	14,29	21,72	5,67	11,43
<i>Metridia pacifica</i>	2,69	3,14	3,74	1,69	2,75	2,30
<i>Pseudocalanus</i> копеп.	4,28	3,10	5,34	3,71	3,55	5,27
<i>P. minutus</i>	1,23	2,67	0,68	0,59	0,96	1,32
<i>P. newmani</i>	1,49	1,20	1,19	1,06	0,78	2,93
Copepoda (nauplius)	1,43	1,05	1,90	2,31	0,54	0,54
<i>N. plumchrus</i>	1,17	1,32	0,70	1,52	0,86	1,26
Копеподиты Calanus	1,00	0,19	1,71	0,68	0,24	1,66
<i>Eucalanus bungii</i>	2,15	–	6,48	0,99	0,44	1,50
<i>Calocalanus styliremis</i>	0,94	–	0,62	0,77	1,68	2,19
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	0,91	0,37	1,05	1,61	0,72	0,46
Копеподиты I–II стадии	1,18	0,80	1,44	1,22	1,27	1,19
Прочие копеподы (16 видов)	3,50	2,13	3,67	2,88	3,72	5,34
Копеподы всего	37,52	33,06	42,81	40,75	23,18	37,39
<i>Fritillaria borealis</i>	2,99	0,88	8,27	1,65	0,35	1,82
<i>Themisto</i> juv.	0,44	–	1,04	–	–	0,94
<i>Paraphronima</i> sp.	0,19	0,89	–	–	–	–
Euphausiacea (nauplius)	0,33	0,11	0,67	0,14	0,34	0,42
Euphausiacea ova	0,22	0,20	0,44	0,13	0,10	0,13
Euphausiacea (calyptopis)	0,27	0,21	0,13	0,18	0,29	0,61
<i>Parasagitta elegans</i>	0,24	–	0,16	0,29	1,13	0,19
<i>Doliolum</i> sp.	0,53	–	–	–	–	2,51
<i>Clione limacina</i> (larvae)	0,12	0,03	0,23	0,11	0,08	0,10
<i>Limacina helicina</i>	0,47	0,62	0,27	0,67	0,22	0,41
Прочие 10 видов	0,89	0,20	0,89	1,14	0,56	1,29
Всего мелкая фракция	47,93	36,90	59,51	50,09	32,14	49,09

Биомасса среднеразмерного зоопланктона изменялась от 32,5 на севере (1) до 55,0 мг/м³ на юге (5) (см. табл. 1, 3). В пространственном распределении максимальные значения биомассы средней фракции (116 мг/м³) были отмечены на юге района в апреле за счет копепоид и сифонофор (в основном личинок *Agalma elegans*) (рис. 2). Доминировали копепоиды *N. plumchrus*/*N. flemingeri*, *M. pacifica*, копепоиды р. *Pseudocalanus*.

Средняя биомасса зоопланктона крупной фракции была наименьшей в северной области (1) района — 118,9 мг/м³, в присвальной (2) и океанической (3) областях она составляла 217,1–219,1 мг/м³, в южной (5) в апреле — уже 293,6 мг/м³. Возросли биомассы всех групп крупной фракции, например копепоид, с 68,6 мг/м³ на севере (1) до 104,6–111,5 мг/м³ в центральном районе и до 145,5 мг/м³ в южном (5) (табл. 1, 4). При пространственном распределении зоопланктона крупной фракции максимальные значения биомассы (445–430 мг/м³) наблюдались на юге за счет копепоид (287–297 мг/м³) и сагитт (158–131 мг/м³) (рис. 2, 3). Биомассу копепоид в районе исследований определяли в основном бореальные виды: *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri*, *E. bungii*, *M. pacifica*, которые составляли 45 % биомассы крупного зоопланктона (табл. 4). Среди копепоид *N. cristatus* и *N. plumchrus*/*N. flemingeri* доминировали рачки III–IV

Таблица 3

Состав средней фракции зоопланктона в эпипелагиали зал. Аляска
в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Table 3

Species composition of the medium-sized fraction of zooplankton in the epipelagic layer
in March-April, 2020, mg/m³

Вид и группа зоопланктона	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область	
			Присваловая (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)
<i>Neocalanus plumchrus</i>	12,58	14,0	7,12	16,84	4,93	14,84
<i>N. cristatus</i>	0,77	0,79	0,26	1,35	2,36	—
<i>Metridia pacifica</i>	3,92	1,92	2,59	4,18	3,90	7,10
<i>Eucalanus bungii</i>	0,59	0	1,05	0,33	0,50	1,02
<i>Pseudocalanus minutus</i>	1,77	4,49	1,32	0,80	0,53	1,25
<i>P. newmani</i>	1,09	0,77	1,75	0,99	0,53	1,01
<i>Calanus pacificus</i>	0,74	0,09	0,58	0,18	0,39	2,41
<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	1,09	0,17	1,85	1,16	2,45	0,55
Прочие копеподы (18 видов)	2,76	2,25	3,52	2,19	2,53	3,19
Копеподы всего	25,32	24,48	20,04	28,02	18,12	31,37
<i>Themisto pacifica</i>	0,90	0,64	0,01	0,25	6,21	0,99
Euphausiacea (furcilia)	0,45	0,09	0,88	0,18	0,29	0,73
<i>Clione limacina</i>	3,27	2,35	3,20	6,17	1,80	1,18
<i>Limacina helicina</i>	1,73	2,34	1,76	0,56	2,97	2,08
<i>Conchoecia</i> sp.	1,11	0,34	1,22	0,86	1,53	1,90
Siphonophora	4,15	1,46	4,53	0,73	1,95	11,53
<i>Doliolum</i> sp.	0,34	—	0,09	—	—	1,54
<i>Parasagitta elegans</i>	0,74	0,34	1,00	0,59	0,98	0,95
Прочие 8 видов	1,36	0,42	1,91	0,82	0,36	2,71
Всего средняя фракция	39,37	32,46	34,64	38,18	34,21	54,98

стадии, и лишь на юге единично были отмечены рачки на V стадии развития. Преобладание копепод III–IV стадии обусловлено биологией этого вида (зимняя генерация) [Бродский и др., 1983, Шебанова, 1997a]. Интерзональные виды копепод *N. cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri* размножаются в мезопелагиали в осенне-зимний период, и их ранние стадии поднимаются в верхние слои весной [Шунтов, 2001]. У копепод *E. bungii* с наступлением весны и началом вегетации фитопланктона в верхние слои поднимаются старшие копеподиты, которые переходят во взрослую стадию и приступают к размножению [Гейнрих, 1961]. Размножение *M. pacifica* также приурочено к периоду вегетации фитопланктона [Шебанова, 1997б]. Только в северной области (1) были отмечены холодноводные копеподы *Calanus glacialis* и *Metridia longa*. А на юге района встречались виды, характерные для зоны смешения вод, теплолюбивые виды *Pleuromamma scutullata*, *P. xiphias* и *P. abdominalis*, *Calanus pacificus*, *Candacia columbiae*, *Heterorhabdus tanneri*, *Lophothrix* sp., *Eucalanus californicus* и *Eucalanus elongatus*. В пространственном распределении максимальные значения биомассы копепод наблюдались в океанической (3) — 143–286 мг/м³ — и южной (4, 5) областях — 143–286 и 250–297 мг/м³ (рис. 2, 3).

Сагитты в планктонном сообществе составляли по району исследований 36 % от общей биомассы крупной фракции (см. табл. 1). Доминировали сагитты *Parasagitta elegans* длиной 5–20 мм и *Flaccisagitta maxima* 20–45 мм (108 и 81 мг/м³). Максимальные значения биомассы сагитт наблюдались в океанической области (3), а также на юге района в марте и апреле (4, 5) (рис. 2, 3, табл. 4). Биомасса эвфаузиид изменялась по областям от 4 до 5 мг/м³ (см. табл. 1, 4). Максимальное значение биомассы эвфаузиид — 57 мг/м³ — наблюдалось в районе антициклонического вихря

Состав крупной фракции зоопланктона в эпипелагиали зал. Аляска
в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Table 4

Species composition of the large-sized fraction of zooplankton in the epipelagic layer
in March-April, 2020, mg/m³

Вид и группа зоопланктона	Длина, мм	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область	
				Присваловая (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)
Copepoda		105,82	68,56	104,59	111,49	84,38	145,47
<i>Calanus glacialis</i>	3,0–4,4	0,51	2,41	–	–	–	–
<i>Neocalanus plumchrus/N. flemingeri</i> (IV ст. развития)	2,5–4,2	16,71	18,31	13,80	17,27	0,30	23,85
<i>N. plumchrus/N. flemingeri</i> (V ст., половозрелые)	4,0–5,0	0,01	–	–	–	0,10	–
<i>Neocalanus cristatus</i> (III ст. развития)	2,6–5,0	38,12	15,45	35,12	31,14	45,62	70,06
<i>N. cristatus</i> (IV ст. развития)	5,0–7,0	4,41	0,77	4,79	7,71	5,90	2,97
<i>N. cristatus</i> (V ст. развития)	7,1–8,0	5,26	5,53	2,41	12,0	0,67	1,48
<i>Metridia pacifica</i>	2,5–3,5	3,88	2,54	4,82	5,0	0,50	4,04
<i>M. longa</i>	3,1–4,0	0,67	3,21	–	–	–	–
<i>Eucalanus bungii</i>	3,0–6,0	22,31	9,48	25,26	29,15	11,25	27,43
<i>E. bungii</i>	6,1–8,0	5,69	2,54	13,39	3,26	2,59	4,36
<i>E. elongatus</i>	4,0–6,0	2,08	–	0,60	2,93	12,71	0,76
<i>E. californicus</i>	4,0–6,0	0,02	–	0,05	–	–	0,06
<i>Calanus pacificus</i>	2,5–3,5	1,55	1,01	0,87	0,02	1,87	4,65
<i>Pareuchaeta elongata</i>	3,1–8,0	2,04	3,62	1,61	1,70	–	2,14
<i>Pleuromamma scutullata</i>	3,1–4,0	0,95	2,23	0,85	0,20	0,19	1,0
<i>Lophothrix frontalis</i>	6,1–7,0	0,03	0,11	0,05	–	–	–
<i>Lophothrix</i> sp.	3,1–4,0	0,01	–	–	–	0,13	–
Прочие (19 видов)		1,57	1,35	0,97	1,11	2,55	2,67
Hyperiidae		2,08	3,36	0,90	3,06	0,98	1,32
<i>Themisto pacifica</i>	3–7	0,59	0,03	0,48	0,57	0,98	1,16
<i>Primno macropa</i>	3–10	0,55	0,37	–	1,77	–	0,05
<i>Hyperia galba</i>	7–10	0,10	–	0,42	–	–	–
<i>Paraphronima crassipes</i>	15–25	0,56	1,79	–	0,70	–	–
<i>Cyphocaris challengerii</i>	7–15	0,25	1,17	–	–	–	–
<i>Scina spinosa</i>	3–5	0,01	–	–	0,02	–	–
Прочие	5–7	0,02	–	–	–	–	0,11
Euphausiacea		6,02	5,13	4,19	4,33	4,70	11,78
Euphausiacea (furcilia)	3–6	0,83	0,04	1,51	0,31	1,06	1,42
<i>Thysanoessa spinifera</i>	10–15	0,69	1,61	–	–	–	1,69
<i>Euphausia pacifica</i>	4–10	0,32	–	0,98	–	–	0,43
<i>E. pacifica</i>	10–25	3,79	2,86	1,43	3,82	3,57	7,56
<i>Thysanoessa inspinata</i>	5–15	0,39	0,62	0,27	0,20	0,07	0,68
Decapoda		0,53	0,17	0,37	0,02	0,85	1,59
Decapoda (larvae)	3–5	0,08	0,17	0,03	–	0,38	0,03
Caridea (larvae)	5–15	0,45	–	0,34	0,02	0,47	1,56
Chaetognatha		77,07	29,84	94,81	86,46	107,66	81,18
<i>Eukrohnia hamata</i>	5–15	0,03	–	0,12	–	–	–
<i>Flaccisagitta maxima</i>	5–10	0,01	0,06	–	–	–	–
<i>F. maxima</i>	10–20	1,86	0,12	1,08	0,63	7,50	3,91

Вид и группа зоопланктона	Длина, мм	Весь район	Северная область (1)	Центральная область		Южная область	
				Присваловая (2)	Океаническая (3)	Март (4)	Апрель (5)
<i>F. maxima</i>	20–45	34,23	11,28	38,07	39,81	57,10	37,33
<i>Parasagitta elegans</i>	5–10	15,03	6,84	24,11	8,50	27,15	16,62
<i>P. elegans</i>	10–20	24,43	11,54	31,43	31,89	15,91	23,32
<i>P. elegans</i>	20–30	1,48	–	–	5,63	–	–
Pteropoda		1,48	3,47	0,66	0,44	0,95	1,89
<i>Clio</i> sp.	3,0–8,0	0,26	–	–	–	0,17	1,16
<i>Clione limacina</i>	3,0–10,0	0,53	0,94	0,52	0,44	0,26	0,35
<i>Limacina helicina</i>	3,0–7,0	0,68	2,53	0,14	–	0,42	0,38
<i>Pterotrachea</i> sp.	7,1–8,0	0,01	–	–	–	0,10	–
Cnidaria		9,39	4,76	5,15	7,33	14,72	19,28
Cnidaria spp.	3–8	0,65	1,55	0,62	0,17	0,48	0,42
<i>Aglantha digitale</i>	3–17	8,74	3,21	4,53	7,16	14,24	18,86
Siphonophora		0,78	0,70	0,58	0,78	0,97	1,02
<i>Dimophyes</i> sp.	5–10	0,33	–	0,13	0,68	0,60	0,30
<i>Diphyes</i> sp.	5–10	0,15	–	0,20	–	–	0,50
<i>Diphyes dispar</i>	15–20	0,14	0,68	–	–	–	–
Siphonophora spp.	3–8	0,16	0,02	0,25	0,10	0,37	0,22
Polychaeta		2,78	1,38	2,52	0,96	6,04	5,53
<i>Tomopteris pacifica</i>	5–20	1,71	1,38	2,39	0,94	6,04	5,45
<i>Sagitella</i> sp.	5–10	1,04	–	0,07	–	0	0,01
Polychaeta spp.	3–5	0,03	–	0,06	0,01	–	0,07
Tunicata		3,11	1,01	2,46	1,01	2,30	8,82
<i>Salpa</i> sp.	10–20	0,09	–	–	0,12	0,77	0
<i>Doliolum</i> sp.	5–20	1,95	0,03	1,90	0,05	0,49	6,84
Appendicularia (<i>Oikopleura</i> sp.)	5–15	1,06	0,98	0,56	0,84	1,04	1,98
Heteropoda		2,32	–	0,92	–	6,61	7,52
<i>Carinaria cristatus</i>	5–20	2,15	–	0,92	–	5,21	7,24
<i>C. japonica</i>	5–10	0,17	–	–	–	1,40	0,28
Gastropoda (larvae)	4–5	0,01	–	0,06	–	–	–
Ostracoda	3,0	2,08	0,36	1,37	1,19	4,77	4,73
Larvae, ova Pisces	3–15	0,61	0,15	0,46	0,05	1,20	1,69
Larvae Cephalopoda	5–10	0,50	–	0,01	0,01	1,48	1,79
Всего крупная фракция		214,58	118,89	219,05	217,13	237,61	293,61

в присваловой области (2), доминировали крупные рачки 15–25 мм *Euphasia pacifica* (рис. 2, 3, табл. 4). Гиперииды были представлены 6 видами. На их долю от общей биомассы крупной фракции зоопланктона приходилось в среднем около 1,0 %, от 0,4 до 3,0 % в северной области (см. табл. 1, 4). Биомасса гипериид *Themisto pacifica* была выше на юге, но на севере (1) встречались другие виды гипериид и их биомасса составляла 3 мг/м³ за счет крупных особей *Paraphronima crassipes* 15–25 мм и *Cyphocaris challengerii* (7–15 мм) (рис. 2, 3, табл. 4). Из кишечнотолостных преобладали медузы, в основном мелкие *Aglantha digitale* 3–10 мм (табл. 4). Максимальные биомассы медуз (21,6–60,0 мг/м³) отмечены на юге района в марте и апреле (рис. 3). Другие группы зоопланктона были относительно немногочисленны. Биомасса птеропод была низкой, и их доля в крупной фракции составляла во всех районах 0,1 %. На севере (1) повышенная биомасса отмечена за счет крупных лимацин 5–6 мм и клион 5–10 мм, на юге,

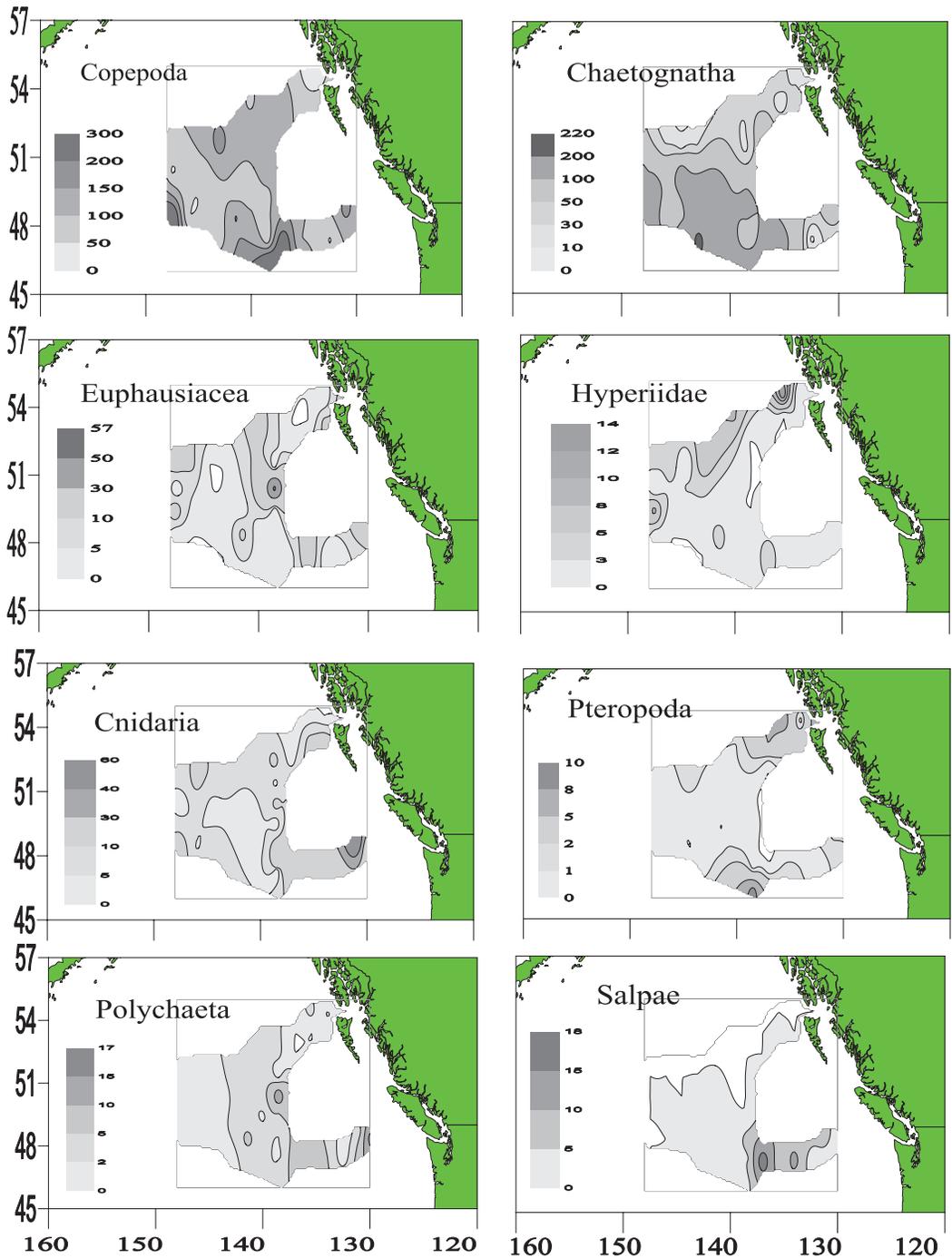


Рис. 3. Распределение групп зоопланктона крупной фракции в зал. Аляска в марте-апреле 2020 г., мг/м³

Fig. 3. Spatial distribution of the large-sized fraction of zooplankton (by taxonomic groups) in the Gulf of Alaska in March-April, 2020, mg/m³

кроме лимацин и клион, встречались *Clio* sp. (5 мм). Полихеты, в основном *Tomopteris pacifica*, преобладали на юге и в марте, и в апреле. Из туникат оболочники (*Doliolum* sp.) встречались повсеместно, сальпы — только на юге района. Здесь наблюдались гетероподы *Carinaria cristatus* и *C. japonica* (табл. 4, рис. 3).

На основании полученных данных по биомассе зоопланктеров были определены запасы и плотность зоопланктона (39798 тыс. т и 61,4 т/км²), его размерных фракций и групп крупной фракции. По сравнению с данными, полученными в 2019 г., общая биомасса, запасы зоопланктона в 2020 г. были выше, несмотря на меньшую площадь исследования (табл. 5). В марте-апреле 2020 г. экспедиция проводилась на месяц позже и в более продуктивных областях: шельфовой и присваловой и в незначительной части океанической акватории, тогда как в феврале-марте 2019 г. — в основном в океанических водах. В 2020 г. температура поверхностных вод была на 0,82 °С холоднее, чем в 2019 г., в то время как в южной части зал. Аляска (45–52° с.ш.) поверхностные воды в 2020 г. были на 0,06 °С теплее, чем в 2019 г. В оба года шельфовые и присваловые воды отличались отрицательными аномалиями температуры воды, и в 2020 г. они были выражены сильнее [Сомов и др., 2020]. Увеличение биомассы зоопланктона наблюдалось вследствие развития весенних процессов, хотя похолодание в данном случае повлияло на темп сукцессии планктона в разных областях района наблюдений. Данные по запасам и плотности зоопланктона, полученные в 2020 г., — 39798 тыс. т и 61,4 т/км², были выше, чем в 2019 г., — 25517 тыс. т и 36,6 т/км² (табл. 5). Плотность мелко- и среднеразмерного планктона увеличилась в два-пять раз (табл. 5). В мелкой фракции возросли биомассы копепод *O. similis*, р. *Pseudocalanus*, яиц и науплий копепод, в средней — биомассы копепод *N. cristatus*, *N. plumchrus*, *M. pacifica* (рис. 4). В 2020 г. наблюдались виды переходной зоны и тепловодные. В мелкой фракции это были *Calocalanus styliremis*, *Paracalanus parvus*, в средней фракции — *Mesocalanus tenuicornis*, копеподы р. *Clausocalanus*, копеподиты р. *Candacia* и др. (рис. 4).

Таблица 5

Общие показатели планктона в эпипелагиали зал. Аляска в 2020 и 2019 гг.

Table 5

General indices of plankton in the epipelagic layer of the Gulf of Alaska in 2020 vs 2019

Состав планктона и групп крупной фракции	Биомасса, мг/м ³		Запас, тыс. т		Плотность, т/км ²	
	2020 г.	2019 г.*	2020 г.	2019 г.*	2020 г.	2019 г.*
Фитопланктон	41,9	4,6	5525	679	8,5	1,0
Зоопланктон	301,9	177,0	39798	25517	61,4	36,6
Мелкая фракция	47,9	20,0	6318	2764	9,7	4,0
Средняя фракция	39,4	8,0	5190	1103	8,1	1,6
Крупная фракция	214,6	149,0	28290	21650	43,6	31,0
Группы крупной фракции						
Copepoda	105,8	72,0	13952	10420	21,5	14,9
Euphausiacea	6,0	19,0	795	2982	1,2	4,3
Amphipoda	2,1	1,6	274	260	0,4	0,4
Pteropoda	1,5	1,0	194	147	0,3	0,2
Chaetognatha	77,1	47,0	10162	6662	15,7	9,6
Coelenterata	10,2	6,7	1338	901	1,9	1,3
Polychaeta	2,8	0,8	366	104	0,6	0,1
Salpae	2,0	0,1	269	8,4	0,4	0,0
Appendicularia	1,1		140		0,2	
Decapoda	0,5	0,9	72	147	0,2	0,2
Ostracoda	2,1	0,1	275	19	0,4	0,0
Heteropoda	2,3	–	306	–	0,5	–
Gastropoda larvae	0,0	–	2	–	0,0	–
Cephalopoda larvae	0,5	–	65	–	0,1	–
Pisces larvae, ova	0,6	–	80	–	0,2	–

* Данные А.Ф. Волкова, А.М. Слабинского [2019].

В 2020 г. плотность зоопланктона крупной фракции составила 43,6 т/км², в основном за счет копепод и сагитт (21,5 и 15,7 т/км²), что выше, чем в 2019 г., — 31 т/км²

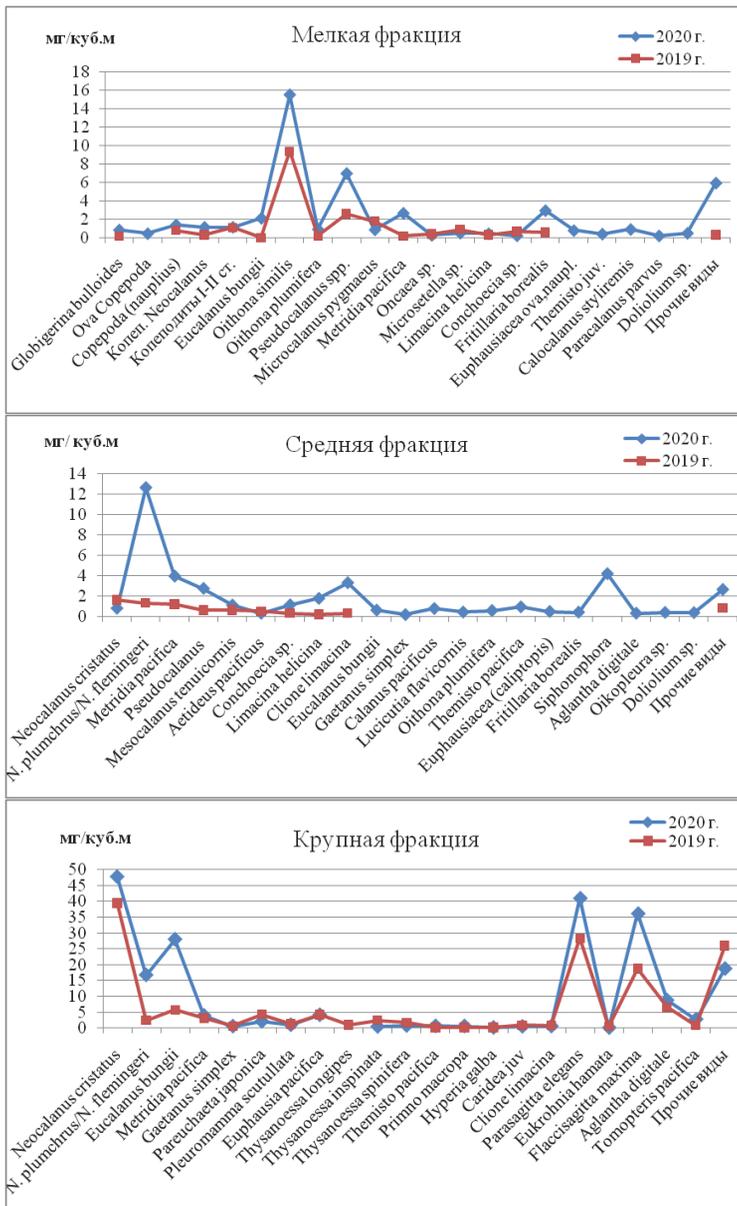


Рис. 4. Состав и биомасса видов мелкой, средней и крупной фракций зоопланктона в 2020 и 2019 гг., мг/м³ (2019 г. — по: Волков, Слабинский, 2019)

Fig. 4. Species composition and biomass of small-, medium- and large-sized fractions of zooplankton in 2020 vs 2019, mg/m³ (2019 — Volkov and Slabinskiy, 2019)

(табл. 5, рис 4). Плотность других групп зоопланктона — кишечнорастных, птеропод, остракод, оболочников, полихет — также увеличилась, за исключением эвфаузиид (табл. 5). В 2019 г. запас и плотность эвфаузиид были выше за счет океанических видов *Th. longipes*, *Th. inopinata* и эндемика приамериканских вод *Th. spinifera*, обычного для зал. Аляска. В 2020 г. *Th. longipes* не встречался, так как район исследования охватывал незначительную часть океанической акватории, не отмечен и бореальный мезопелагический вид *Tessarobranchion oculatus*. Но запасы и плотность наиболее многочисленной у американского континента как в океанических, так и в прибрежных водах, в частности в зал. Аляска, эвфаузииды *E. pacifica* в 2020 г. составили 543 тыс. т и 0,83 т/км² и были на уровне 2019 г. (590 тыс. т и 0,84 т/км²) [Волков, Слабинский, 2019].

Однако в 2020 г. в присваловой зоне и на шельфе в водах с поверхностной температурой $< 7^\circ\text{C}$ в ночных траловых уловах в среднем вылавливали 9,1 кг эвфаузиид (преимущественно *E. pacifica* и *Thysanoessa* spp.), что значительно больше, чем в 2019 г., — 0,1 кг/час. Такое различие в уловах возможно из-за меньшего размера ячеи трала, который использовался в 2020 г. (4 мм) против 2019 г. (10 мм) [Somov et al., 2020]. Высокая биомасса эвфаузиид *E. pacifica* в присваловой области, вероятно, связана с формированием преднерестовых скоплений, здесь же по уловам сетью Джеди максимальная биомасса эвфаузиид за счет *E. pacifica* достигала 57 мг/м^3 . В зоне смешения вод *E. pacifica* начинает нереститься в конце мая — в июне при температуре $15\text{--}17^\circ\text{C}$ [Пономарева, 1963; Кузнецова, 1980].

По материалам, полученным по питанию тихоокеанских лососей, основными компонентами рациона лососей были эвфаузииды, птероподы, кишечнополостные, гиперииды, ойкоплевры, сагитты и мелкий нектон. Интенсивность питания сеголеток лососей была высокой, индексы наполнения желудков (ИНЖ) составляли $150\text{--}191\text{‰}$, ИНЖ лососей других размерных групп были средними или низкими (рис. 5) [Сомов и др., 2020; Somov et al., 2020].

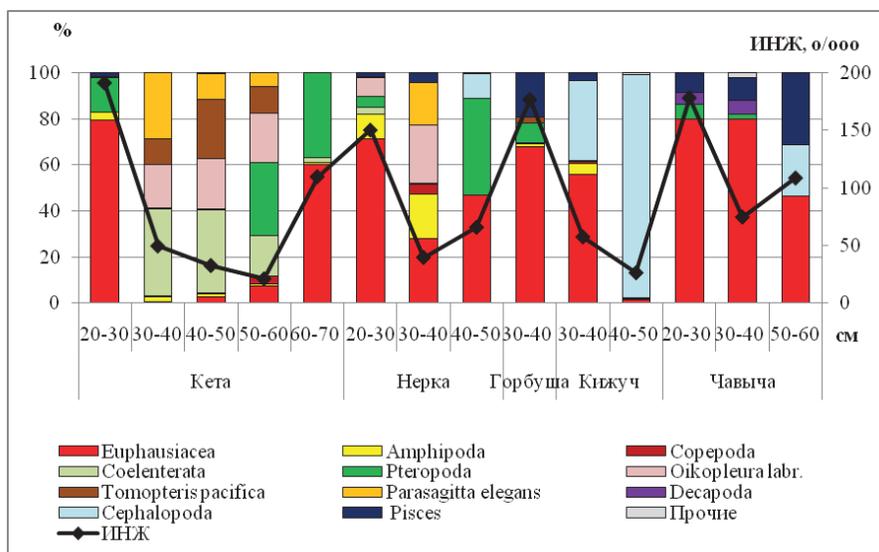


Рис. 5. Состав пищи тихоокеанских лососей в эпипелагиали зал. Аляска в весенний период 2020 г. [Сомов и др., 2020]

Fig. 5. Species composition of food for pacific salmon from the epipelagic layer in the Gulf of Alaska in spring of 2020 [from: Somov et al., 2020]

Состав доминирующих групп в рационах менялся в районе исследования с севера на юг. Такая же ситуация наблюдалась в зимний период в северной части Тихого океана [Волков, 2006]. У молоди горбуши в рационе на севере района преобладали эвфаузииды и икра рыб, на юге крупная горбуша питалась молодью рыб, полихетами и медузами. У молоди и крупных рыб кеты основной рацион на севере составляли эвфаузииды и птероподы. В центральной области, где встречалась в основном крупная кета (40–60 см), в пище доминировали сагитты, полихеты (томоптерис), ойкоплевры, гиперииды, а на юге — медузы и ойкоплевры. В рационе нерки всех размерных групп преобладали эвфаузииды, на севере — также птероподы и молодь кальмаров, а в центральной области — гиперииды, сагитты, ойкоплевры. Как отмечено выше, повышенная биомасса полихет, ойкоплевр и медуз наблюдалась в центральной и южной частях района, а птеропод — и на севере, и на юге, гипериид — на севере и в центральной океанической области. В питании кижуча 30–40 см доминировали эвфаузииды, более крупные рыбы длиной 40–50 см питались исключительно кальмарами. У молоди чавычи (20–30 см) в пище преобладали эвфаузииды, у крупных рыб (30–60 см) — эвфаузииды и нектон.

Сеголетки лососей интенсивно питались, в их рационе доминировали эвфаузииды, в основном *E. pacifica* (рис. 6) [Сомов и др., 2020; Кузнецова и др., 2021].

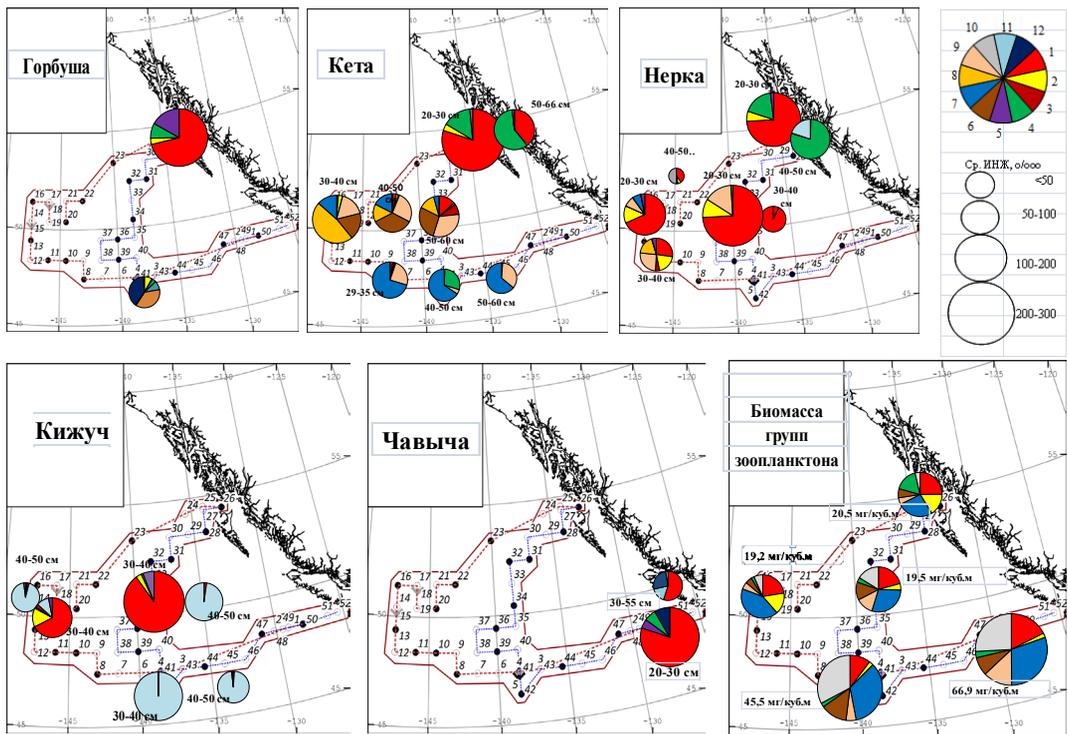


Рис. 6. Схема траловых станций и состав пищи тихоокеанских лососей в эпипелагиали и распределение групп зоопланктона крупной фракции, отмеченных в их рационе (кроме копепоид и сагитт) в зал. Аляска в марте-апреле 2020 г.: 1 — эвфаузииды; 2 — гиперииды; 3 — копепоиды; 4 — птероподы; 5 — декаподы; 6 — полихеты; 7 — желетелье; 8 — сагитты; 9 — ойкоплевры; 10 — прочие; 11 — кальмары; 12 — рыбы

Fig. 6. Food composition for pacific salmon caught from the epipelagic layer and spatial distribution of the large-sized zooplankton groups (except copepods and arrowworms) found in the diet of pacific salmon on the background of the scheme of trawl survey in the Gulf of Alaska in March-April, 2020: 1 — euphausiids; 2 — hyperiid; 3 — copepods; 4 — pteropods; 5 — decapods; 6 — polychaetes; 7 — jellyfishes; 8 — arrowworms; 9 — oicopleurae; 10 — others; 11 — squids; 12 — fishes

В 2019 г. также в составе пищи тихоокеанских лососей доминировали эвфаузииды (41,4–71,9 %), за исключением кижуча, у которого две трети пищи составляли птероподы *Clio pyramidata* (48,8 %) и *Clione limacina* (16,4 %). У кижуча в северо-западной части съемки в основном доминировали эвфаузииды, в юго-восточной и южной частях — птероподы или кальмары и рыбы. Пространственное разделение компонентов питания наблюдалось не только у кижуча, но и у прочих лососей. В водах субарктической структуры в северо-западной части съемки у горбуши и кеты в пище преобладали эвфаузииды, в трансформированных водах в юго-восточной части кета в питании отдавала предпочтение кишечнорастворимым, горбуша — гипериидам и молодым рыбам, в небольшом количестве отмечены птероподы (*C. pyramidata*). Нерка пространственно приурочена к субарктическим водам, и в ее рационе доля других видов незначительна, доминировали эвфаузииды. Питание кижуча птероподами *C. pyramidata* объясняется некоторым сходством с кальмарами. Птероподы *C. pyramidata* — субтропический вид, который образует плотные скопления, к тому же это малоподвижные животные. По ловам сети Бонго биомасса птероподы *C. pyramidata* была весьма значительной, вследствие отдельных скоплений крупных особей в районе антициклонических образований [Сомов и др., 2019]. Вероятно, концентрация птеропод в пространстве совпала с миграцией кижуча.

В 2020 г. основными потребителями пищевых ресурсов были кета (35–60 см), кижуч (30–50 см), которые по биомассе преобладали в центральной части района и на юге (рис. 6, табл. 6). Всего объем потребления кормовых организмов лососями за сутки и за месяц составил соответственно 1,006 и 30,175 тыс. т (табл. 6). В рационах планктоноядных лососей, горбуши, кеты и нерки, преобладал зоопланктон — 81–100 %, доля молоди рыб была заметной у горбуши — 19 %. Среди потребляемых групп зоопланктона в рационах всех планктоноядных лососей лидировали эвфаузииды, в основном *E. pacifica*. У хищных лососей количество зоопланктона в пище достигало 91,5 % у молоди чавычи и 57,6 % у крупных рыб, на нектон приходилось 42,0 %, лишь у кижуча доминировали кальмары (77,6 %), а эвфаузииды составляли в пище 17,3 % (табл. 7).

Таблица 6
Биомасса лососей, СПР (% массы тела), количество потребленной пищи в зал. Аляска в весенний период 2020 г., тыс. т

Table 6

Biomass of pacific salmon, their daily ration (% of body weight), and consumption in the Gulf of Alaska in spring of 2020, 10³ t

Вид	Длина, см		Биомасса рыб	СПР	Потребление	
	Min	Max			За сутки	За месяц
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	27,5	38,5	3,45	4,7	0,162	4,865
<i>O. keta</i>	25,4	35,8	3,06	4,6	0,141	4,223
	35,8	59,1	9,06	2,8	0,254	7,610
	60,8	70,2	1,15	3,0	0,035	1,035
<i>O. nerka</i>	23,2	34,5	0,61	4,5	0,027	0,824
	36,0	47,8	1,10	2,5	0,028	0,825
<i>O. kisutch</i>	31,5	46,1	8,24	4,0	0,330	9,888
<i>O. tshawytscha</i>	31,0	54,4	0,85	1,9	0,016	0,485
	23,5	29,4	0,36	3,9	0,014	0,421
Всего			27,88		1,006	30,175

Таблица 7

Доля групп и видов зоопланктона в месячном рационе лососей, %

Table 7

Percentage of zooplankton groups and species in the monthly diet of pacific salmon

Группа, вид	Горбуша	Кета			Нерка		Кижуч	Чавыча		Всего, тыс. т
		25,4	35,8	59,1	70,2	23,2		36,0	31,5	
Min/max, см	27,5 38,5	25,4 35,8	35,8 59,1	59,1 70,2	23,2 34,5	36,0 47,8	31,5 46,1	23,5 29,4	31,0 54,4	
Euphausiacea	67,9	69,1	4,5	60,0	71,5	37,3	17,3	80,0	55,3	10,392
Amphipoda	1,1	3,1	1,2	1,0	10,4	9,9	2,9	–	–	0,739
Copepoda	0,1	0,1	1,7	–	0,1	2,1	0,4	–	–	0,198
Pteropoda	8,4	13,1	13,7	37,0	5,0	20,9	0,3	6,5	0,5	2,651
Coelenterata	0,7	9,9	24,1	2,0	2,8	0,2	–	–	–	2,333
Appendicularia	–	3,4	20,7	–	8,2	12,7	–	–	–	1,892
Polychaeta	2,7	–	18,4	–	0,1	0,1	–	–	–	1,658
Chaetognatha	–	–	15,5	–	–	9,1	–	–	–	1,255
Прочие	0,1	–	0,2	–	0,1	0,3	0,3	5,0	1,8	0,083
Зоопланктон	81,0	98,7	100	100	98,2	92,6	21,2	91,5	57,6	21,201
Cephalopoda	–	–	–	–	–	5,3	77,6	–	16,5	7,799
Larvae pisces	19,0	1,3	–	–	1,8	2,1	1,2	8,5	25,9	1,175
Нектон	19,0	1,3	–	–	1,8	7,4	78,8	8,5	42,4	8,974
Всего, тыс. т	4,865	4,223	7,610	1,034	0,824	0,825	9,888	0,421	0,485	30,175

Сопоставление общих запасов зоопланктона крупной фракции (28290,0 тыс. т) и объема его выедания лососями (30,175 тыс. т) показало, что запас зоопланктона значительно превышал потребляемое количество (табл. 8). Наблюдалась высокая

Соотношение запаса зоопланктона и рациона лососей за месяц в эпипелагиали
зал. Аляска в весенний период 2020 г.

Ratio of the zooplankton stock and monthly consumption of pacific salmon
in the epipelagic layer in Gulf of Alaska in spring of 2020

Группа зоопланктона	Запас крупной фракции зоопланктона, тыс. т	Потребление зоопланктона, тыс. т	Соотношение запас/потребление	Доля потребления зоопланктона от его запаса, %
Крупная фракция, в том числе:	28290	21,2	1334	0,1
Euphausiacea	795	10,4	77	1,3
Amphipoda	274	0,7	371	0,3
Copepoda	13953	0,2	70456	0,0
Pteropoda	194	2,7	73	1,4
Coelenterata	1338	2,3	574	0,2
Appendicularia	140	1,9	74	1,4
Polychaeta	366	1,7	221	0,5
Chaetognatha	10162	1,3	8094	0,0
Прочие	1068	0,1	12856	0,0

степень потребления всеми лососями эвфаузиид, в частности *E. pacifica*, особенно молодь (см. рис. 5, табл. 7). Доступность эвфаузиид *E. pacifica* в районе наблюдений, вероятно, связана с ее преднерестовыми скоплениями. Возможно, их оцененная биомасса занижена вследствие образования локальных скоплений и недолова эвфаузиид сетью Джеди. Значительная доля запаса зоопланктона — копеподы и сагитты. Но лишь сагитты составляли 9,1–15,5 % рациона крупной нерки и кеты в центральном районе (см. рис. 6, табл. 7).

Копеподы в пище лососей составляли наименьшую долю, так как лососи предпочитают питаться более крупными объектами. Возможно, в апреле уже более крупные копеподы *N. cristatus* (на V ст. развития) могут быть одними из компонентов в рационе лососей. В зоне Субарктического фронта в весенний период копеподы *N. cristatus* на V ст. развития доминировали не только в зоопланктоне, но и в пище лососей [Кузнецова, 2010; Найдено и др., 2010; Кузнецова и др., 2011б]. В центральной области и на юге заметно потребление кетой и неркой птеропод, полихет и гипериид в пределах 10–24 % (табл. 7). Гиперииды и птероподы, образующие на локальных участках плотные скопления, могут быть доступны для потребления их лососями, несмотря на низкую биомассу [Чучукало, Напазаков, 1998; Чучукало и др., 1999]. Как отмечалось ранее, у кеты положительная избирательность в отношении кишечнорастворимых и, вероятно, к ойкоплеврам [Волков, 2007]. Кета активно ими питалась в центральном районе и особенно на юге, где наблюдались повышенные биомассы желетелых (см. рис. 5). Но, возможно, из-за повреждений при захвате рыбой и быстрого переваривания количество желетелых в пище лососей недоучитывается [Волков, 2022а, б]. Кроме того, кормовая база лососей включает в качестве резервной пищи также мелкий нектон. Рыбы имели возможность питаться предпочитаемой пищей в соответствии с их избирательностью и вследствие доступности отдельных групп и видов планктона, что свидетельствует о благоприятных кормовых условиях [Шунтов, Темных, 2008]. Однако необходимо учитывать концентрацию во времени и пространстве скоплений рыб вследствие их миграционной активности, распределение зоопланктона, что зависит от температурных и других абиотических факторов. В зимний период 2019 г. в глубоководной части зал. Аляска А.Ф. Волков и А.М. Слабинский [2019] оценили ситуацию с пищей как благополучную, так как минимальный запас зоопланктона был равным для Euphausiacea — 6 месячных рационов, для Amphipoda — 12, Pteropoda — 3, Coelenterata — 44, прочие — 5 и практически нетронутыми остались пищевые резервы Copepoda и Chaetognatha.

В 2020 г. в эпипелагиали было отмечено изобилие миктофидовых рыб [Радченко и др., 2021]. С учетом питания этих видов рыб и другого нектона, кальмаров, а также хищного зоопланктона, рацион которых включает копепод, гипериид, эвфаузиид и др., уровень выедания зоопланктона должен быть выше. Но все же кормовая база молоди лососей не ухудшится, поскольку по сравнению с лососями у них более низкие биомассы или их суточные рационы незначительны [Дулепова, 1998]. В районе исследования биомасса рыб оценена в 39,38 тыс. т, по биомассе доминировали тихоокеанские лососи — 27,88 тыс. т (70,9 %), а биомасса мезопелагических видов составляла 10,08 тыс. т (25,6 %), кальмаров — 17,74 тыс. т [Радченко и др., 2019, 2021; Сомов и др., 2020]. В зимне-весенние месяцы объем суточного потребления пищи нектоном может быть низким и за счет низкой биомассы потребителей, например в зоне Субарктического фронта в этот период эти показатели оказались ниже летних в среднем в 4,5 раза [Найденко, 2022].

Следует отметить, что лососи питались калорийной и богатой белком пищей. Среди видов зоопланктона наиболее калорийными являются эвфаузииды (1200 кал/г для *E. pacifica* в марте-апреле). Калорийность копепод, гипериид, птеропод несколько ниже (900–1000 кал/г), а наибольшая (1000–1500 кал/г) — у представителей мелкого нектона (миктофид, молоди рыб и кальмаров) [Шершнева, Коваль, 2004; Лаженцев, Мазникова, 2015]. Несмотря на заметную долю низкокалорийных желетелых в пище кеты, ее жирность в период нагула не ниже, чем горбуши, а в ряде случаев даже выше, чем у нерки и кижуча. Вероятно, гидроидные медузы, гребневики, сальпы и аппендикулярии питаются мелким планктоном, который оказывается доступным для лососей не напрямую, а только опосредованно [Волков, 2022б].

Заключение

В марте-апреле 2020 г. на исследованной акватории в зал. Аляска в слое 200–0 м величина биомассы зоопланктона оценена в 301,9 мг/м³, фитопланктона — в 41,9 мг/м³. Доминировала крупная фракция (71 %) за счет копепод (49 %) и сагитт (36 %), на долю кишечнорастворимых и эвфаузиид приходилось 4,8 и 2,8 % биомассы крупной фракции. Основу биомассы копепод определяли бореальные виды: *N. cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri* и *E. bungii*, *M. pacifica*. На севере района состояние планктонного сообщества можно охарактеризовать как зимнее. Вследствие развития весенних процессов биомасса фитопланктона с 3,2 мг/м³ на севере возросла в центральной части района и на юге до 34,6–87,9 мг/м³, а общая биомасса зоопланктона — с 188,3 до 305,4–397,7 мг/м³. Увеличились биомассы зоопланктона всех фракций: мелкой — от 36,9 на севере до 49,1 мг/м³ на юге; средней — соответственно от 32,5 до 34,2–55,0 мг/м³ и крупной — от 118,9 до 237,6–293,6 мг/м³. Основу биомассы копепод определяли бореальные виды — *N. cristatus*, *N. plumchrus*/*N. flemingeri* и *E. bungii*, *M. pacifica*.

В марте-апреле 2020 г. в результате развития весенних процессов биомасса и запасы зоопланктона составили 301,9 мг/м³ и 39798 тыс. т, что выше, чем в феврале-марте 2019 г., — 177 мг/м³ и 25517 тыс. т. Плотность фито- и зоопланктона увеличилась до 8,5 и 61,4 т/км², в 2019 г. — 1,0 и 36,6 т/км². Значительно возросла плотность мелкого и среднеразмерного зоопланктона. Плотность зоопланктона крупной фракции увеличилась до 43,6 т/км² (в 2019 г. 31,0 т/км²) за счет копепод и сагитт, кроме эвфаузиид. Запасы и плотность эвфаузиид были выше в 2019 г. за счет океанических видов р. *Thysanoessa*, а биомасса и плотность эвфаузииды *E. pacifica* в 2020 г. находились на уровне 2019 г. (543 тыс. т, 0,8 т/км² и 590 тыс. т, 0,8 т/км²).

Рацион питания тихоокеанских лососей координируется с особенностями структуры и биомассы крупной фракции зоопланктона. В рационе лососей доминировали на севере — эвфаузииды, птероподы, молодь рыб и кальмаров; в центральной части — эвфаузииды, медузы, гиперииды, сагитты, ойкоплевры, полихеты и молодь кальмаров; на юге — медузы, полихеты, ойкоплевры, молодь рыб и кальмаров; в прибрежье на юге эвфаузииды только в пище чавычи.

В марте-апреле 2020 г. общий запас крупной фракции зоопланктона (28290 тыс. т) значительно превышал количество потребляемого зоопланктона (30,175 тыс. т). Объем потребления пищи нектоном может быть низким и за счет низкой биомассы потребителей. Наблюдалась высокая степень потребления всеми лососями эвфаузиид, кетой — медуз, птеропод, ойкоплевр, неркой — птеропод и ойкоплевр. Доля эвфаузиид, в частности *E. pacifica*, в месячном рационе лососей составляла 68–80 % массы пищи. Кормовые условия вполне благоприятные, так как запасы зоопланктона в несколько раз превосходили их месячные рационы, например эвфаузиид — в 77 раз.

Благодарности (ACKNOWLEDGMENTS)

Автор глубоко признателен сотрудникам Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) А.А. Сомову, А.Н. Канзепаровой и сотруднику ВНИРО И.В. Григорову, участвовавшим в экспедиции в марте-апреле 2020 г. на НИС «Pacific Legacy № 1» в зал. Аляска и собравшим пробы зоопланктона, в том числе за первичные данные по питанию лососей, использованные в работе, а также членам научной группы и экипажа, помогавшим и принимавшим участие в сборе проб зоопланктона.

The author is deeply thankful to A.A. Somov and A.N. Kanzeparova (TINRO), and I.V. Grigorov (VNIRO), who worked aboard RV Pacific Legacy No. 1 in the Gulf of Alaska in March-April 2020 and collected the zooplankton samples and data on feeding of pacific salmon, also to other members of the scientific group and crew for their assistance in collecting the samples.

Финансирование (FUNDING)

Комплексные исследования в зал. Аляска финансируются по программе «Международного года лосося», под эгидой северотихоокеанской комиссии по анадромным рыбам (NPAFC), исполнительный директор (NPAFC) В.И. Радченко. Экспедиция была поддержана за счет частного сбора средств Р.Дж. Бимиша и Б. Ридделла при поддержке в первую очередь со стороны коммерческой рыбной промышленности и частных доноров, а также при некоторой поддержке со стороны правительственных и научных учреждений.

Complex researches in the Gulf of Alaska are funded by the International Year of Salmon program under patronage of the North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC), executive director (NPAFC) V.I. Radchenko. The expedition in 2020 was supported by private fundraising by R.J. Beamish and B. Riddell, primarily from the commercial fishing industry and private donors, with some support from government and scientific agencies.

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 guidelines for the use of animals were followed.

Список литературы

Борисов Б.М., Волков А.Ф., Горбатенко К.М. и др. Стандартные таблицы сырого веса и некоторых энергетических характеристик (калорийность, жиры, белки, углеводы, минеральный остаток) зоопланктона дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 355–367.

Бродский К.А., Вышкварцева Н.В., Кос Е.С., Мархасева Е.Л. Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод : моногр. — Л. : Наука, 1983. — Т. 1. — 358 с.

Волков А.Ф. Аппендикулярии Охотского, Берингова, Чукотского морей и северной части Тихого океана и их значение в питании нектона // Изв. ТИНРО. — 2022а. — Т. 202, вып. 2. — С. 390–408. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408. EDN: BXOLJN.

Волков А.Ф. Желетелье в пище тихоокеанских лососей // Бюл. № 16 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2022б. — С. 37–45. DOI: 10.26428/losos_bull16-2022-37-45.

- Волков А.Ф.** Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.
- Волков А.Ф.** Планктон и питание лососей в северной части Тихого океана в зимний период 2006 г. (рейс НИС «Кайо-Мару», Япония) // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 147. — С. 265–275.
- Волков А.Ф.** Планктон и питание лососей в северной части Тихого океана в весенний период 2006 г. (рейс НИС «Кайо-Мару», Япония) // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 338–351.
- Волков А.Ф., Слабинский А.М.** Материалы планктонных исследований в зал. Аляска зимой 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — С. 246–252.
- Гейнрих А.К.** Сезонные явления в планктоне средних и высоких широт // Тр. ИОАН СССР. — 1961. — Т. 51. — С. 57–81.
- Дулупова Е.П.** Сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* в трофической структуре эпипелагиали южной части Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 5. — С. 633–640.
- Кловач Н.В.** Дегенерация мышечной ткани кеты как индикатор превышения экологической емкости северной части Тихого океана в отношении лососей // Вопр. рыб-ва. — 2000. — Т. 1, № 2–3, ч. 1. — С. 176–177.
- Кузнецова Н.А.** Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 146–152.
- Кузнецова Н.А.** Состояние репродуктивной системы некоторых массовых видов эвфаузиид района Куроусио в различные сезоны года // Изв. ТИНРО. — 1980. — Т. 104. — С. 64–69.
- Кузнецова Н.А., Овсянников Р.Г., Радченко К.В.** Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011а. — С. 159–169.
- Кузнецова Н.А., Радченко К.В., Овсянников Р.Г.** Состояние планктонных сообществ в районе зимовок тихоокеанских лососей в СЗТО в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011б. — С. 148–158.
- Кузнецова Н.А., Сомов А.А., Канзепарова А.Н., Григоров И.В.** Характеристика планктонного сообщества и питание лососей в эпипелагиали зал. Аляска в весенний период 2020 г. : отчет о НИР / ТИНРО. № 28827. — Владивосток, 2021. — 38 с.
- Лаженцев А.Е., Мазникова О.А.** Сеголетки горбуши и кеты в осенний период (сентябрь–октябрь 2013 г.) в западной части Берингова моря, распределение, питание, закономерности роста // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 181. — С. 49–56. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-181-49-56.
- Найденко С.В.** Трофодинамика нектонных сообществ верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана и западной части Берингова моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2022. — 47 с.
- Найденко С.В., Старовойтов А.Н., Куренкова Е.В. и др.** Питание тихоокеанских лососей в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период 2009 г. // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 161. — С. 142–161.
- Пономарева Л.А.** Эвфаузииды северной половины Тихого океана, их распространение и экология массовых видов : моногр. — М. : АН СССР, 1963. — 139 с.
- Радченко В.И., Канзепарова А.Н., Сомов А.А., Григоров И.В.** Обилие и экология миктофовых рыб (Mystophidae) в заливе Аляска в зимний период // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 292–312. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-292-312.
- Радченко В.И., Сомов А.А., Канзепарова А.Н.** Численность и биомасса тихоокеанских лососей в заливе Аляска по данным экспедиции НПАФК зимой 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — С. 116–132.
- Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море** / сост. А.Ф. Волков. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 31 с.
- Руководство по изучению питания рыб** / сост. А.Ф. Волков, В.И. Чучукало. — Владивосток : ТИНРО, 1986. — 32 с.
- Сомов А.А., Канзепарова А.Н., Григоров И.В.** Рейсовый отчет о научно-исследовательской работе по изучению экологии тихоокеанских лососей в зал. Аляска в весенний период, включая экономическую зону Канады, на судне «Pacific Legacy № 1» с 11 марта по 7 апреля 2020 года / ТИНРО. № 28371. — Владивосток, 2020. — 54 с.

Сомов А.А., Хлебородов А.С., Слабинский А.М. и др. Особенности питания тихоокеанских лососей в зал. Аляска в феврале-марте 2019 г. // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2019. — С. 185–198.

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

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 прилежащих вод Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 529–551.

Шебанова М.А. Закономерности сезонного распределения *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* (Copepoda, Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1997а. — Т. 122. — С. 342–360.

Шебанова М.А. Распределение и возрастной состав *Metridia okhotensis* и *Metridia pacifica* (Copepoda, Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1997б. — Т. 122. — С. 361–373.

Шершнева В.И., Коваль М.В. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона прикамчатских вод // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 349–369.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России: в 3 томах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России: в 3 томах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — Т. 2. — 604 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

Gritsenko O.F., Klovach N.V., Urusova L.F. A new epoch for salmon stock in the North Western Pacific : NPAFC. — 2000. — Doc. 503. — 9 p.

Nagasava K. Is there abundant zooplankton prey for salmon in the subarctic North Pacific in Winter? // Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish. — 1999. — № 36. — P. 69–75.

Nagasava K. Winter zooplankton biomass in the Subarctic North Pacific, with discussion on the over wintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC Bull. — 2000. — № 2. — P. 21–32.

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.

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.

References

Borisov, B.M., Volkov, A.F., Gobatenko, K.M., Koval, M.V., and Shershneva, V.I., Standard tables of the wet weight and some biochemical parameters (calorie content, fats proteins, carbohydrates, and the mineral rest) of zooplankton in the Far East Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 138, pp. 355–367.

Brodskiy, K.A., Vyshkvartseva, N.V., Kos Ye.S., and Markhaseva, Ye.L., *Veslonogiye rakoo-braznyye (Copepoda: Calanoida) morey SSSR i sopredel'nykh vod* (Copepods (Copepoda: Calanoida) of the seas of the USSR and adjacent waters), Leningrad: Nauka, 1983, vol. 1.

Volkov, A.F., Appendicularia in the Bering, Okhotsk, Chukchi Seas and North Pacific and their significance for feeding of nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 390–408. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408. EDN: BXOLJN.

Volkov, A.F., Jellyfish in Pacific salmon food, in *Byull. no. 16 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 16 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2022, pp. 37–45. doi 10.26428/losos_bull16-2022-37-45

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., Plankton and salmon feeding in the North Pacific in winter 2006 (the survey of RV Kaiyo-Marui), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2006, vol. 147, pp. 265–275.

Volkov, A.F., Plankton and salmon diet in northern Pacific in the spring of 2006 (by the data of RV Kaiyo-Maru cruise), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 2007, vol. 149, pp. 338–351.

Volkov, A.F. and Slabinsky, A.M., Materials of plankton research in the Gulf of Alaska in winter 2019, in *Byull. no. 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostokie* (Bull. No. 14 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 246–252.

Heinrich, A.K., Seasonal phenomena in plankton of middle and high latitudes, *Tr. Inst. Okeanol. im. P.P. Shirshova, Akad. Nauk SSSR*, 1961, vol. 51, pp. 57–81.

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

Klovach, N.V., Degeneration of the muscle tissue of chum salmon as an indicator of exceeding the ecological capacity of the North Pacific Ocean for salmon, *Vopr. Rybolov.*, 2000, vol. 1, no. 2–3, iss. 1, pp. 176–177.

Kuznetsova, N.A., Feeding of Pacific salmon in the northwestern part of the Pacific Ocean in the winter-spring period of 2010, in *Byull. N 5 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoii programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 5 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2010, pp. 146–152.

Kuznetsova, N.A., State of reproductive system of some mass of Euphausiid species of the Kuroshio region in different seasons, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 1980, vol. 104, pp. 64–69.

Kuznetsova, N.A., Ovsyannikov, R.G., and Radchenko, K.V., Feeding of Pacific salmon in the northwestern part of the Pacific Ocean in the winter-spring period of 2011, in *Byull. N 6 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 6 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, pp. 159–169.

Kuznetsova, N.A., Radchenko, K.V., and Ovsyannikov, R.G., The state of planktonic communities in the wintering area of Pacific salmon in the North-Western Territory in the winter-spring period of 2011, in *Byull. N 6 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 6 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, pp. 148–158.

Kuznetsova, N.A., Somov, A.A., Kanzevarova, A.N., and Grigorov, I.V., *Kharakteristika planktonnogo soobshchestva i pitaniye lososey v epipelagial'nom zale. Alyaska v vesenniy period 2020 g.* (Characteristics of the plankton community and feeding of salmon in the epipelagic zone of the Gulf of Alaska in the spring of 2020), Available from TINRO, 2021, Vladivostok, no. 28827.

Lazhentsev, A.E. and Maznikova, O.A., Juveniles of pink and chum salmon in fall season (september-october 2013) in the western Bering Sea. Distribution, feeding, and strategy of growth, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 2015, vol. 181, pp. 49–56. doi 10.26428/1606-9919-2015-181-49-56

Naidenko, S.V., Trophodynamics of nekton communities in the upper epipelagic zone of the northwestern part of the Pacific Ocean and the western part of the Bering Sea, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2022.

Naydenko, S.V., Starovoytov, A.N., Kurenkova, E.V., Chuchukalo, V.I., and Ovsyannikov, R.G., Feeding of pacific salmon in the Subarctic front zone in winter and spring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 2010, vol. 161, pp. 142–161.

Ponomareva, L.A., *Evfauziidy severnoy poloviny Tikhogo okeana, ikh rasprostraneniye i ekologiya massovykh vidov* (Euphausiids of the northern half of the Pacific Ocean, their distribution and ecology of common species), Moscow: Akad. Nauk. SSSR, 1963.

Radchenko, V.I., Kanzevarova, A.N., Somov, A.A., and Grigorov, I.V., Abundance and ecology of Myctophidae fishes in the Gulf of Alaska in winter season, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz.Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 292–312. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-292-312.

Radchenko, V.I., Somov, A.A., and Kanzevarova, A.N., The number and biomass of Pacific salmon in the Gulf of Alaska according to the data of the NPAFC expedition in the winter of 2019, in *Byull. no. 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostokie* (Bull. No. 14 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 116–132.

Volkov, A.F., *Rekomendatsii po ekspress-obrabotke setnogo planktona v more* (Recommendations on the Technique of Rapid Processing of Net Plankton at Sea), Vladivostok: TINRO, 1984.

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., Kanzevarova, A.N., and Grigorov, I.V., *Reysovyy otchet o nauchno-issledovatel'skoy rabote po izucheniyu ekologii tikhookeanskikh lososey v zal. Alyaska v vesenniy*

period, vklyuchaya ekonomicheskuyu zonu Kanady, na sudne «Pacific Legacy № 1» s 11 marta po 7 aprelya 2020 goda (Trip report on research work on studying the ecology of Pacific salmon to the hall. Alaska in the spring, including the Canadian economic zone, on the Pacific Legacy No. 1 from March 11 to April 7, 2020), Available from TINRO, 2020, Vladivostok, no. 28371.

Somov, A.A., Khleborodov, A.S., Slabinsky, A.M., Hunt, B., and Pakhomov, E.A., Feeding characteristics of Pacific salmon in the bay. Alaska in February–March 2019, in *Byull. no. 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostokie* (Bull. No. 14 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 185–198.

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 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., Seasonal distribution and some features of biology of mass species of Hyperiidea in pelagic layer of the Okhotsk Sea and adjacent Pacific Ocean waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 529–551.

Shebanova, M.A., Regularities of seasonal distribution of *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* (Copepoda; Calanoida) in epipelagial of the Okhotsk sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 342–360.

Shebanova, M.A., Distribution and age composition of *Metridia okhotensis* and *Metridia pacifica* (Copepoda; Calanoida) in epipelagial of the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 361–373.

Shershneva, V.I. and Koval, M.V., Caloric content of mass zooplankton and ichthyoplankton species of kamchatka waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 139, pp. 349–369.

Shuntov, V.P., *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2001, vol. 1.

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

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

Gritsenko, O.F., Klovach, N.V., and Urusova, L.F., A new epoch for salmon stock in the North Western Pacific, *NPAFC*, 2000, Doc. 503.

Nagasava, K., Is there abundant zooplankton prey for salmon in the subarctic North Pacific in Winter?, *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish*, 1999, no. 36, pp. 69–75.

Nagasava, K., Winter zooplankton biomass in the Subarctic North Pacific, with discussion on the over wintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), *NPAFC Bull.*, 2000, no. 2, pp. 21–32.

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.

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.

Поступила в редакцию 9.10.2023 г.

После доработки 21.11.2023 г.

Принята к публикации 1.03.2024 г.

The article was submitted 9.10.2023; approved after reviewing 21.11.2023;
accepted for publication 1.03.2024