

Научная статья

УДК 574.584:597.552.511–153

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-399-414

EDN: IRPDRC



**КОРМОВАЯ БАЗА НЕКТОНА ГЛУБОКОВОДНЫХ РАЙОНОВ
ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ: ДИНАМИКА,
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ЕЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ
ТИХООКЕАНСКИМИ ЛОСОСЯМИ**

Е.П. Дулепова*

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

Аннотация. По данным экосистемных съемок (1986–2022 гг.) проанализирована многолетняя динамика кормовой базы нектона в глубоководных районах Берингова моря. Полученные результаты позволили выявить основные закономерности формирования состава и продукции органического вещества массовыми группами зоопланктона. Показано, что они зависят от климато-океанологических и биоценологических факторов. Климато-океанологический фактор является приоритетным и обуславливает влияние биоценологических факторов на зоопланктон. В качестве примера биоценологического воздействия рассматривается влияние хетогнат на копепод. Для 2020 и 2022 гг. оценены трофические характеристики наиболее массовых видов тихоокеанских лососей (кета *Oncorhynchus keta* и горбуша *O. gorbuscha*) и общий уровень потребления ими продукции зоопланктона. Сравнение продуктивности основных групп зоопланктона и их потребления позволило заключить, что тихоокеанские лососи используют в пищу незначительную долю сезонной продукции основных групп макропланктона. На основании этого сделан вывод о том, что пищевая конкуренция между лососями в глубоководных районах вряд ли возможна.

Ключевые слова: Берингово море, тихоокеанские лососи, кормовая база, зоопланктон, динамика, продукция, потребление

Для цитирования: Дулепова Е.П. Кормовая база нектона глубоководных районов западной части Берингова моря: динамика, современное состояние и ее потребление тихоокеанскими лососями // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 2. — С. 399–414. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-399-414. EDN: IRPDRC.

Original article

**Food base of nekton in deep-sea areas of the western Bering Sea:
dynamics, current state and its consumption by pacific salmon**

Elena P. Dulepova

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
D.Biol., principal researcher, elena.dulepova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6971-9329

* Дулепова Елена Петровна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник,
elena.dulepova@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6971-9329.

© Дулепова Е.П., 2024

Abstract. Long-term dynamics of the food base for nekton in the deep-sea waters of the western Bering Sea are analyzed on the data of ecosystem surveys in 1986–2022. The main patterns of species composition and structure are determined for the main taxonomic groups of zooplankton and their production is evaluated. These features are influenced by climate-oceanographic and biocenotic factors, with priority of the climate-oceanographic ones, whereas the biocenotic factors are conditioned by them. As an example of biocenotic impact, the effect of chaetognats on copepods is considered. Trophic characteristics of the most abundant species of pacific salmon (chum salmon *Oncorhynchus keta* and pink salmon *O. gorbuscha*) and their consumption of zooplankton production were estimated for 2020–2022. Comparing productivity and grazing of the main zooplankton groups, there is concluded that pacific salmon consume a small portion from seasonal production of their prey, therefore, food competition between the species of pacific salmon is absent in the deep-sea waters.

Keywords: Bering Sea, pacific salmon, food base, zooplankton, zooplankton dynamics, zooplankton production, zooplankton grazing by nekton

For citation: Dulepova E.P. Food base of nekton in deep-sea areas of the western Bering Sea: dynamics, current state and its consumption by pacific salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 2, pp. 399–414. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-399-414. EDN: IRPDRC.

Введение

Глубоководные участки западной части Берингова моря относятся к наиболее продуктивным районам дальневосточных морей. Именно здесь нагуливается большое количество рыб, мигрирующих из восточной части моря и северо-запада Тихого океана. Приповерхностный и интерзональный зоопланктон этих районов вместе с мезопелагическими рыбами составляет неограниченный источник питания не только для рыб, но и для морских птиц, способных охотиться на неплотных скоплениях зоопланктона, а также для некоторых видов млекопитающих [Шунтов, 2016].

Несмотря на то что в глубоководных районах плотность зоопланктона ниже, чем в шельфовых и прибрежных, общий объем планктонных ресурсов как в эпипелагиали, так и в мезопелагиали этих районов огромен [Шунтов и др., 1993]. Именно от состояния кормовых ресурсов этой части моря зависит обеспеченность пищей многих промысловых видов рыб и, соответственно, рыбопродуктивность западной части Берингова моря в целом.

Проблема пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей в морской период, или проблема выживаемости с позиций «контроля снизу», всегда считалась одной из важнейших во время их нагула в глубоководных участках дальневосточных морей и северо-западной Пацифики. В последние два десятилетия на фоне предположений о «недостаточности» кормовых ресурсов для лососей, роста биомассы «индустриальной» японской кеты и, следовательно, работы фактора плотности был сделан целый ряд неоднозначных выводов [Гриценко и др., 2000; Azumaya, Ishida, 2000; Кловач, 2003; Каэриyama, 2003; и др.]. В их число входили выводы о дефиците пищи для лососей и острой конкуренции за пищу как между видами лососей, так и между отдельными представителями нектона в целом; о превышении экологической емкости и перестройке трофической структуры макроэкосистем Северной Пацифики в связи с ростом численности лососей в 21-м веке. Эти выводы базировались исключительно на данных об объеме кормовых ресурсов региона и трофических характеристиках нектона без четкого анализа структурно-функциональных характеристик планктонных сообществ, а также уровня использования кормовой базы нектоном. В последующие годы эти предположения были вполне аргументированно опровергнуты [Шунтов, Темных, 2004; Дулепова и др., 2005]. Тем не менее в настоящее время упомянутые выше вопросы по емкости, конкуренции и перестройке трофической структуры экосистем в северо-западной Пацифике продолжают оставаться приоритетными для ряда исследователей при изучении динамики численности лососей [Карпенко и др., 2013; Бугаев и др., 2020; Горохов и др., 2021].

Бесспорно, что величина общей биомассы зоопланктона, плотность его концентраций, а также соотношение составляющих его таксономических групп дают представление об условиях нагула рыб в этой части моря. Но полную картину объема кормовой базы нектона, ее динамики и скорости возобновления органического вещества можно получить, применяя оценки ее функциональных (продукционных) характеристик. С помощью этих показателей и с учетом трофических характеристик тихоокеанских лососей можно оценить, насколько ими использована собственная кормовая база в указанных районах, а также в будущем рассмотреть упомянутые выше вопросы экологической емкости и конкуренции.

Цель настоящей работы заключается в выявлении особенностей многолетней динамики структурно-функциональных характеристик макропланктона в глубоководных котловинах западной части Берингова моря, а также в оценке его выедания тихоокеанскими лососями в 2020 и 2022 гг.

Материалы и методы

Начиная с 1986 г. и по настоящее время экспедициями ТИНРО в ходе пелагических рейсов в западной части Берингова моря проводился сбор массовой информации по качественным и количественным характеристикам зоопланктона, а также по питанию нектона. На основе результатов этих съемок в лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб ТИНРО были созданы в формате Excel базы данных «Зоопланктон» и «Трофология» [Волков, 2019], которые послужили основой настоящей работы.

Сбор и обработка проб зоопланктона проводились согласно традиционным методам [Волков, 2008], используемым в ТИНРО при экосистемных съемках. Для расчета такой функциональной характеристики зоопланктона, как продукция, применялись известные методы с учетом ранее определенной удельной продукции и биомассы [Дулепова, 2002]. Кроме того, при оценке пищевых потребностей нектона в районе глубоководных котловин использовали литературные данные [Чучукало, 2006; Волков, 2016], а также указанную выше базу данных «Трофология».

Отличительной чертой настоящей работы является применение при расчетах продукции групп зоопланктона данных о суточной удельной продукции наиболее массовых видов, полученных для различных сезонов конкретно для Берингова моря [Шебанова, Чучукало, 2009; Шебанова и др., 2010, 2011, 2014; Шебанова, 2016].

На рис. 1 представлена карта-схема районов западной части Берингова моря, в которых практически в одни и те же сроки ежегодно проводится сбор данных по количественным и качественным характеристикам зоопланктона и нектона. В настоящей работе использовались материалы для глубоководных участков моря (районы 8 и 12).

Результаты и их обсуждение

Состав и динамика кормовой базы нектона в районе исследований. Хорошо известно, что основу кормовой базы нектона в глубоководных котловинах западной части моря формирует небольшое количество видов макропланктона, принадлежащих к пяти таксономическим группам: щетинкочелюстные, копеподы, эвфаузииды, амфиподы и желетелые [Волков, 2012; Дулепова и др., 2023]. На основании анализа информации из базы данных установлено, что на протяжении всего периода исследований (1986–2022 гг.) изменения биомассы кормового макропланктона носили волнообразный характер (рис. 2). При этом биомасса макропланктона в глубоководных котловинах Берингов моря варьировала весьма значительно (от 318 до 1069 мг/м³). В ряду многолетних наблюдений особенно выделяется период 1992–2001 гг., когда средняя биомасса макропланктона была наиболее высокой (892 мг/м³). После этих лет она неуклонно снижалась и в 2013–2022 гг. в среднем оценивалась в 478 мг/м³. Непосредственно в 2022 г. биомасса крупной фракции зоопланктона достигала 620 мг/м³.

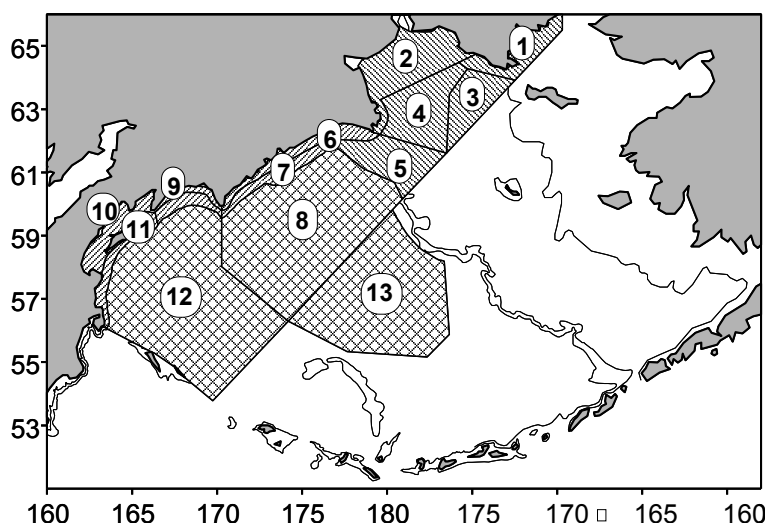


Рис. 1. Районы сбора данных по количественным и качественным характеристикам зоопланктон и нектона в Беринговом море (район 8 — западная часть Алеутской котловины, район 12 — Командорская котловина)

Fig.1. Areas of data collection for quantitative and qualitative characteristics of zooplankton and nekton in the Bering Sea (area 8 — western Aleutian Basin, area 12 — Commander Basin)

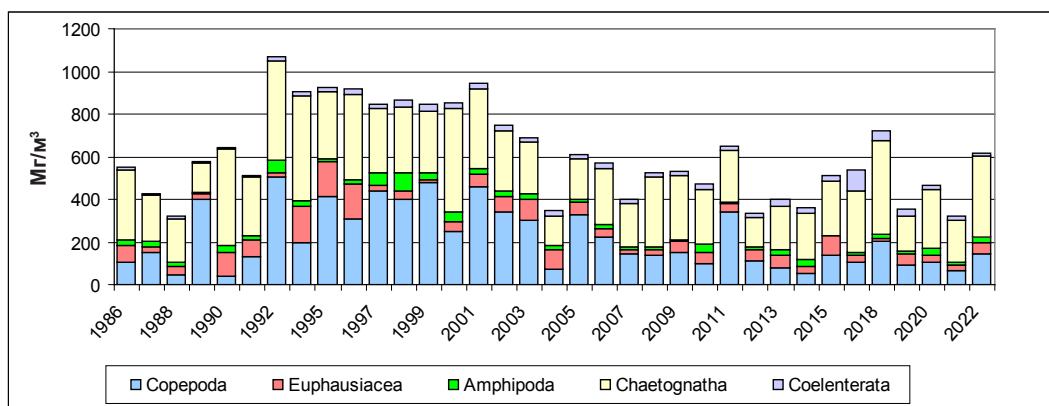


Рис. 2. Многолетняя динамика биомассы (mg/m^3) основных групп макропланктона (1986–2022 гг.) в глубоководных районах западной части Берингова моря

Fig. 2. Long-term dynamics for biomass of the main taxonomic groups of macroplankton in deep-sea waters of the western Bering Sea (1986–2022), mg/m^3

Период максимальной биомассы зоопланктона (1992–2001 гг.) характеризуется по сравнению с 1980-ми гг. как увеличением биомассы хищного зоопланктона (в основном щетинкочелюстных), так и довольно высокими биомассами фито- и эврифагов (в основном копепод) (рис. 3).

Наблюдаемые в зоопланктоне изменения, по-видимому, связаны с крупными перестройками, происходившими в экосистемах дальневосточных морей под влиянием климато-океанологических факторов [Shuntov et al., 1996]. Увеличение доли планктонных хищников было связано со значительным снижением биомассы доминирующего в нектоне Берингова моря минтая *Gadus chalcogrammus*. Возможно, эти изменения являются реакцией пелагической подсистемы на «недоиспользование» продукции нехищного зоопланктона. В последующие годы, начиная с 2002 г., таких высоких показателей биомассы макропланктона, как в 1990-е гг., в глубоководных районах Берингова моря не наблюдалось.

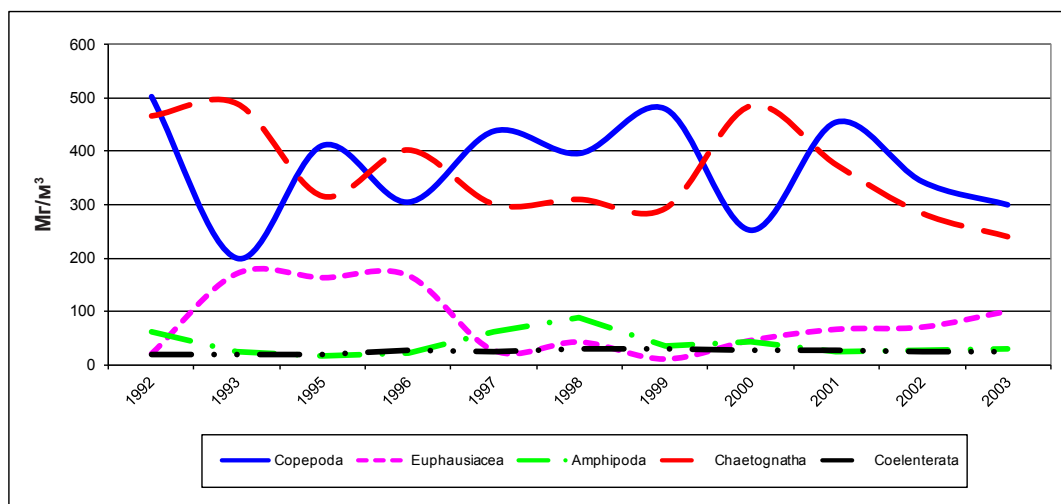


Рис. 3. Динамика состава макрозоопланктона в глубоководных районах западной части Берингова моря в период экосистемных перестроек в 1992–2003 гг.

Fig. 3. Dynamics of macrozooplankton composition in deep-sea waters of the western Bering Sea in times of the ecosystem reconstruction in 1992–2003

Основу биомасс макрозоопланктона в глубоководных котловинах Берингова моря формируют следующие виды: *Neocalanus plumchrus*+*flemingeri*, *N. cristatus*, *Eucalanus bungii*, *Metridia pacifica*, *Thysanoessa longipes*, *Themisto pacifica*, *Parasagitta elegans*, *Aglantha digitale*. Именно от соотношения этих видов зависят продукционный потенциал, скорость оборота биомассы макрозоопланктона и, как следствие, величина продукции планктонной части кормовой базы нектона.

В отличие от состава, структура сообществ зоопланктона меняется постоянно. В рассматриваемых районах в ходе сезонной сукцессии от лета к осени повышается доля хищного зоопланктона (в основном амфипод, сагитт) и, соответственно, уменьшается доля копепод. Такая динамика является наложением трех процессов: различий в темпах сезонных вертикальных миграций и роста массы видов, а также выедания планктонными хищниками (щетинкочелюстными и гипериидами) нехищного зоопланктона (в основном копепод).

Факторы, влияющие на динамику зоопланктона в целом и кормовую базу нектона в частности, можно подразделить на климато-океанологические и биоценотические. Например, эффективность воспроизводства планктеров и формирование их биомассы на разных стадиях развития во многом зависят от динамики вод. В то же время четкой зависимости между гидрологическим типом года и биомассой того или иного вида зоопланктона не отмечено. Более быструю реакцию на изменение факторов среды имеют короткоцикловые виды (в данном случае однолетние) и ранние стадии развития зоопланктона, обитающие преимущественно в эпипелагиали. При этом увеличение доли в планктонном сообществе короткоцикловых видов и ранних стадий макропланктона повышает продукционный потенциал зоопланктона в целом. В меньшей степени подвержены изменению указанных факторов длинноцикловые виды, живущие более 1 года, т.е. представители крупной фракции зоопланктона. По мнению А.Ф. Волкова [2012], именно по этой причине в списке «зависимых» видов нет ни эвфаузиид, ни щетинкочелюстных, проводящих значительную часть жизненного цикла в мезопелагиали.

Определение непосредственного влияния гидрологического типа года («теплого» или «холодного») на численность и биомассу массовых видов зоопланктона представляет собой многотрудную задачу. В смежные годы численность вида в одних случаях может быть выше в теплый год, а в других — в холодный, и только при рассмотрении интегральных характеристик за более или менее длинный ряд лет возможно выявление

положительных связей с общими термическими показателями. В глубоководных котловинах к группе холодолюбивых видов можно отнести *N. cristatus*, а к группе более теплолюбивых — *E. bungii*, *M. pacifica*.

Часто именно климато-океанологические факторы определяют уровень биоценотического воздействия. Это подтверждает вышеприведенный пример с увеличением биомассы щетинкочелюстных в районе исследований в 1992–2001 гг.

Пресс планктонных хищников (в данном случае щетинкочелюстных), направленный на отдельные группы нехищных животных, может быть разным по силе воздействия в зависимости от комплекса биотических и абиотических условий. Согласно выполненному ранее анализу [Дулепова, 2021] наиболее массовым объектом хищничества *P. elegans* являются копеподы небольших размеров, составляющие 40–90 % рациона вида с учетом сезона. Если суточный рацион щетинкочелюстных в среднем составляет 10 % от массы тела, то они способны (наряду с рыбами) изменять (формировать) структуру сообщества зоопланктона и влиять на функционирование планктонных сообществ за счет выедания молоди копепод (рис. 3).

Так как основной пресс выедания приходится на копепод с размерами тела менее 3,2 мм, вполне закономерно, что в планктонных сообществах глубоководных котловин прослеживается противофазность динамики биомассы щетинкочелюстных и крупных копепод, т.е. наблюдаются классические взаимоотношения «хищник–жертва», когда снижение биомассы жертв ведет в будущем к снижению биомассы хищников. После 2003 г. противофазность динамики копепод и щетинкочелюстных выглядела не так четко. Возможно, это было связано с несовпадением сроков планктонных съемок в данном районе.

Щетинкочелюстные, помимо того что являются конкурентами рыб и в определенной степени снижают их кормовую базу, еще сами потребляются некоторыми видами рыб [Шунтов и др., 1993; Дулепова, 2018]. Они присутствуют в составе рационов минтая, мойвы *Mallotus villosus*, горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, кеты *O. keta*, нерки *O. nerka*, северного одноперого терпуга *Pleurogrammus monopterygius* и др. В Беринговом море у большинства названных видов нектона вклад *P. elegans* в рацион весьма незначителен (от долей процента до 4–7 %). Лишь в отдельных случаях в осенний период доля хетогнат в питании рыб может достигать 30 %. Наиболее активно рыбы питаются сагиттами в осенний период, когда в результате сезонных миграций наблюдается снижение биомассы излюбленных объектов питания (копепод, гипериид и эвфаузиевых).

Функциональные характеристики компонентов кормовой базы нектона в глубоководных котловинах. Биомасса зоопланктона является важным, но не единственным показателем, характеризующим кормовую обеспеченность нектона. Для оценки кормовой обеспеченности нектона требуется знание многих параметров: состав и продукционный потенциал зоопланктона; биомасса рыб в водоеме, их физиологическое состояние, анализ роста, пищевые потребности и т.д. Полученные в ходе более ранних исследований материалы по продукционным (функциональным) характеристикам зоопланктона, спектрам питания наиболее массовых видов нектона, а также обилию последних позволяют более точно оценить продукцию основных групп зоопланктона и, соответственно, обеспеченность пищей нектона в рассматриваемые годы.

Планктонные сообщества умеренных широт представляют собой сложные многовидовые системы со многими связями между слагающими их популяциями гидробионтов, притом, что многие экологические параметры большинства планктеров, к сожалению, пока не изучены. С этой точки зрения целесообразно подразделять сообщества на экологические функциональные группировки или элементы со сходными обобщенными характеристиками. Проведенный анализ особенностей питания различных планктонных организмов свидетельствует, что у основных таксономических групп рацион включает в себя в той или иной степени почти все компоненты планктонного сообщества — от фитопланктона до хищных зоопланктеров, а также ассоциированного с детритом бактериопланктона и растворенным органическим веществом. По уровню

доминирования животной и растительной пищи в рационах планктеров зоопланктон в первом приближении можно представить как систему, состоящую из двух функциональных элементов, — «хищного» и «нехищного» зоопланктона. Выделенные трофические группировки формируются в основном следующими таксонами: нехищный зоопланктон состоит из копепод разных размеров и эвфаузиевых, хищный — из щетинкочелюстных, амфипод и медуз.

В рассматриваемом случае кормовую базу нектона формируют как хищные, так и нехищные зоопланктеры, функциональные характеристики которых существенно различаются. Продукционный потенциал каждой трофической группировки зависит от соотношения видов, слагающих ее основу: чем выше количество видов с высокой скоростью роста, тем значительнее объем вновь образуемого органического вещества.

Ранее при оценке современного состояния планктонных сообществ западной части Берингова моря было показано, что в отдельные годы пресс на нехищный зоопланктон (в основном копепод) со стороны хищного, основу которого составляет *P. elegans*, может быть очень значителен [Дулепова, 2021]. При этом объемы выедания копепод хетогнатами могут превышать их продукцию, что в итоге приводит к снижению биомассы копепод как одного из важных кормовых объектов нектона. Однако даже при существенном прессе хищного зоопланктона такая ситуация не может продолжаться длительное время и в свою очередь ведет к снижению биомассы планктонных хищников. В то же время высокая скорость продуцирования у массовых видов копепод и привнос зоопланктона за счет активной гидродинамики извне предопределяют быстрое восстановление биомассы этой группы и, соответственно, рост продукции копепод.

Продукционные характеристики доминирующих видов зоопланктона существенно различаются, что сказывается на объеме кормовых ресурсов в целом. В данном случае для массовых видов макропланктона используется такой показатель, как суточная удельная продукция, полученный конкретно для западной части Берингова моря. Для эвфаузиид в зависимости от соотношения видов в группе суточная удельная продукция в глубоководных котловинах варьирует в осенний период в пределах 0,0329–0,0383, для копепод этот показатель составляет 0,0230–0,0540. У щетинкочелюстных (при абсолютном доминировании *P. elegans*) суточная удельная продукция оценена в 0,0206, у гипериид — 0,0562 за счет доминирования *T. pacifica*. Таким образом, наибольшая скорость продуцирования среди групп зоопланктона в осенний период характерна для копепод и гипериид. Средняя биомасса основных групп кормового зоопланктона, а также объемы продуцирования ими органического вещества для 2020 и 2022 гг. представлены в табл. 1.

Биомасса (мг/м³) и продукция (млн т) основных групп макропланктона в глубоководных котловинах в 2020 и 2022 гг.

Biomass (mg/m³) and seasonal production (10⁶ t) of the macroplankton main groups in deep-sea waters of the western Bering Sea in 2020 and 2022

Группа макропланктона	2020 г.		2022 г.	
	Биомасса	Продукция	Биомасса	Продукция
Копеподы	103	25	147	35
Эвфаузииды	33	9	47	13
Гиперииды	32	16	28	17
Хетогнаты	278	47	383	64
Всего		97		129

В осенний период 2020 и 2022 гг. в исследуемых районах Берингова моря кормовой зоопланктон продуцировал соответственно 97 и 129 млн т органического вещества. При этом основу суммарной продукции зоопланктона (48–50 %) вне зависимости от района и года исследований составляли хетогнаты.

Трофические характеристики основных видов лососей и уровень использования ими кормовой базы в глубоководных котловинах. Как и в других районах дальневосточных морей, биомасса и соотношение массовых видов nekтона в эпипелагиали глубоководных котловин Берингова моря значительно изменялись в разные периоды лет. Если в 1980–1990-е и до начала 2000-х гг. в глубоководных котловинах наблюдалось доминирование минтая, который формировал до 80–90 % биомассы nekтона, то в последующие годы основу эпипелагического ихтиоценоза стали слагать лососи, кальмары, мезопелагические рыбы, молодь одноперого терпуга и пр. [Шунтов, 2016]. В отдельные годы значительную часть биомассы nekтона в эпипелагиали исследуемых районов составляла трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus*. Например, биомасса этого вида в 2020 г. в глубоководных районах была 248,8 тыс. т, а в 2022 г. — 148,0 тыс. т.

Осенью 2020 и 2022 гг. биомасса тихоокеанских лососей в районе исследований была оценена соответственно в 185 и 168 тыс. т [Старовойтов и др., 2020; Дулепова и др., 2023; Старовойтов, Пономарев, 2023] при общей биомассе ихтионектона в районах 484 и 392 тыс. т. Основу биомассы лососей (до 93–94 %) формировали горбуша, неполовозрелая кета и неполовозрелая нерка (рис. 4).

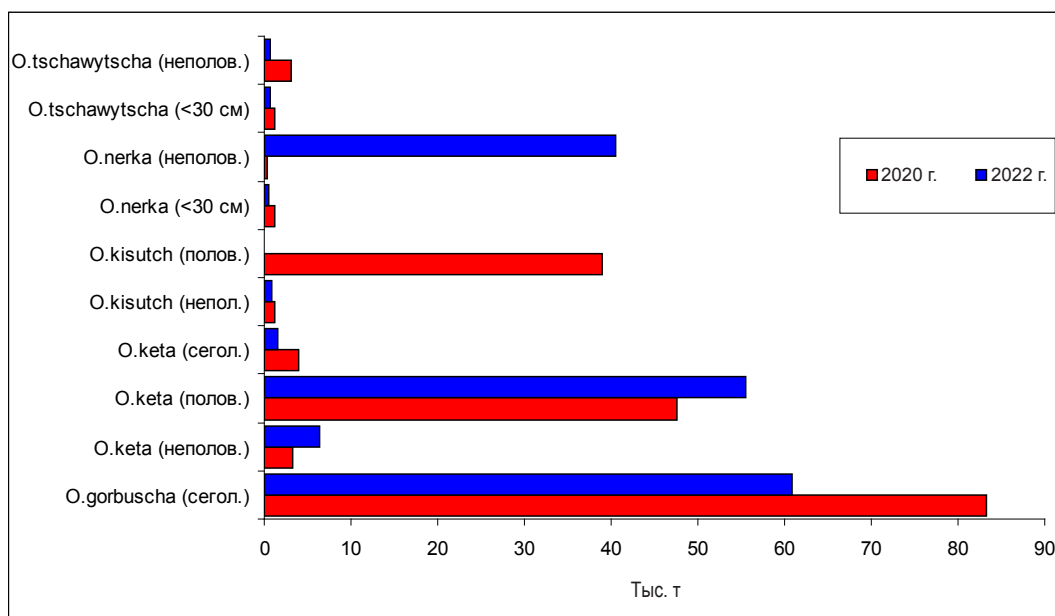


Рис. 4. Динамика и состав биомассы лососей в глубоководных районах Берингова моря в 2020 и 2022 гг.

Fig. 4. Dynamics of total biomass and its species composition for pacific salmon in the deep-water areas of the Bering Sea in 2020 and 2022

Анализ питания лососей в 2020 г. показал, что молодь горбуши, кеты и нерки питалась в основном гипериидами и копеподами. У неполовозрелых и половозрелых особей кеты и нерки, помимо гипериид, в желудках были отмечены птероподы, рыбы и кальмары.

Согласно неопубликованным данным*, в 2022 г. наблюдалась практически такая же картина: основными компонентами пищи кеты размерных групп 10–30 см были амфиподы *T. pacifica* и *Primno macropa*. Кроме того, в пище встречались копеподы *E. bungii* и птероподы *Limacina helicina*, доля которых составляла соответственно 13,7 и 27,4 %, а у старших возрастных групп в питании преобладал минтай.

* Рейсовый отчет о научно-исследовательских работах в СЗТО, Беринговом и Охотском морях на НИС «ТИНРО» и НИС «Профессор Кагановский» с 26 августа по 29 октября 2022 г.

Сравнение индексов наполнения желудков лососей в период проведения съемки 2020 и 2022 гг. (рис. 5) традиционно показало, что наиболее активно питаются мелкие особи горбуши, кеты и нерки. По мере увеличения размеров у этих видов интенсивность питания снижается при одновременном увеличении доли нектона в составе пищи. Некоторое сходство качественного состава рационов кеты и горбуши, численное превосходство последней, а также более высокие индексы наполнения желудка убедили многих исследователей [Бирман, 1985; Волобуев, Волобуев, 2000; и др.] в том, что горбуша способна лишать кету полноценной кормовой базы. Однако компонентный состав рационов кеты и горбуши существенно различается, что было вполне аргументированно доказано не только огромным количеством информации, полученной в ходе комплексных съемок ТИНРО, но и соответствующим статистическим анализом [Дулепова и др., 2005, 2023].

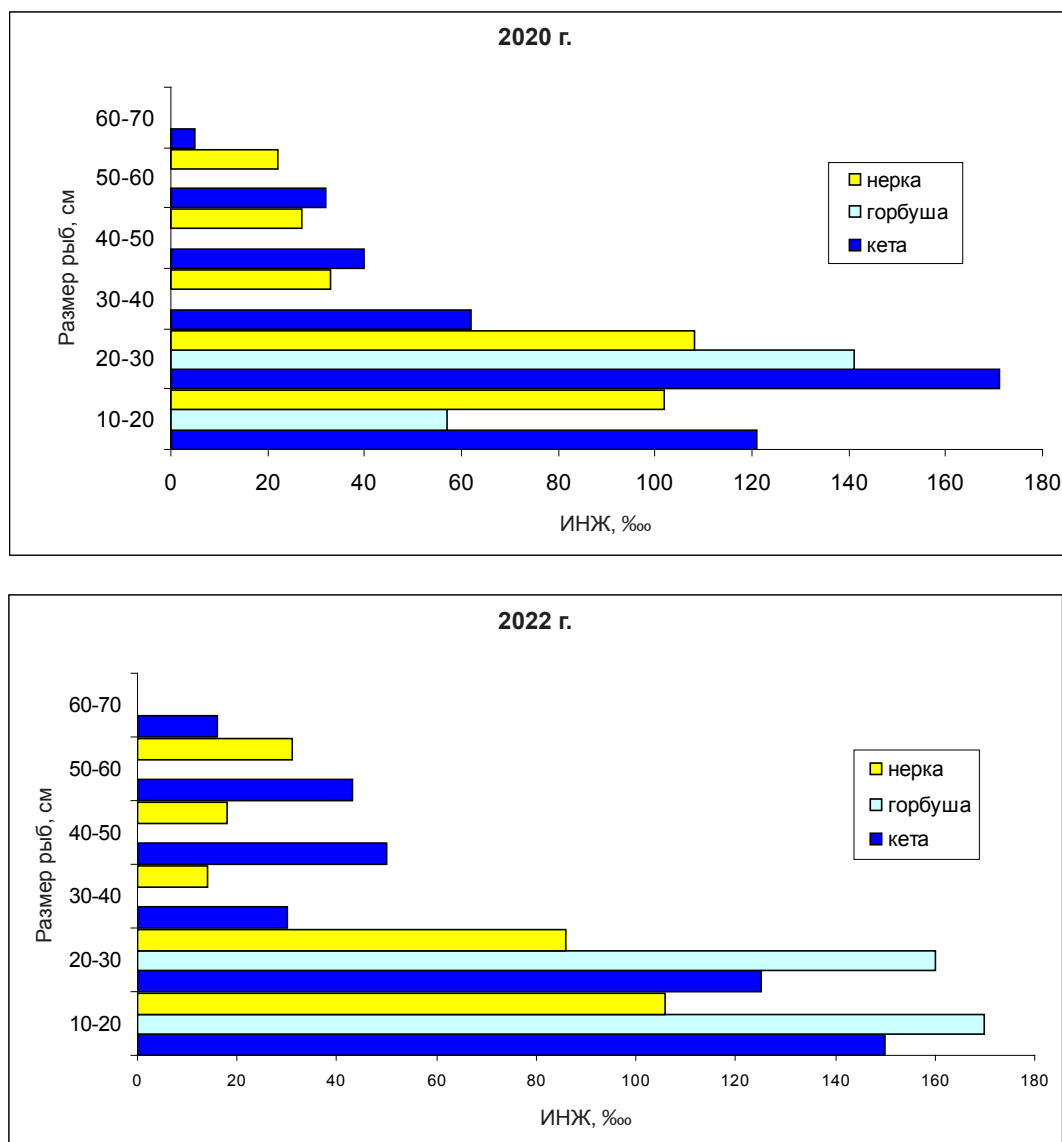


Рис. 5. Средние индексы наполнения желудков у кеты, горбуши и нерки в глубоководных районах Берингова моря в 2020 и 2022 гг.

Fig. 5. Mean stomach fullness for chum, pink, and sockeye salmon in the deep-water areas of the Bering Sea in 2020 and 2022

Что же касается более низких индексов наполнения желудка у крупных особей, то такое пищевое поведение, скорее всего, является характерной чертой крупной половозрелой кеты, в пище которой до 70 % составляет нектон. Таким образом, анализ питания лососей, основанный на результатах многолетних исследований с учетом последних лет, показал, что для молоди лососей характерна планктонная пища и большая пищевая активность, а для половозрелых особей — нектонная пища и, соответственно, меньшая пищевая активность. По составу пищевых спектров в разные годы можно заключить, что, если какая-либо группа кормового планктона достигает высокой численности в определенном районе, это находит отражение в рационах всех дальневосточных лососей [Дулепова и др., 2023].

В данном контексте интересен упомянутый выше вопрос о перестройке трофических потоков в экосистеме Берингова моря в связи с увеличившимся количеством так называемой «индустриальной» японской кеты. Выводы о перестройке трофических потоков в экосистеме были сделаны на основании некоторого увеличения доли желетелых в желудках кеты. Однако еще в середине 20-го века, когда не было мощного развития японского лососеводства, А.И. Сынкова [1951] обратила внимание на значительное присутствие желетелых в желудках кеты. Поэтому предположение Н.В. Кловач [2003] о том, что кета в условиях высокой численности вынуждена переходить на питание желетелыми, вызывая этим ухудшение качественных показателей, необоснованно, хотя бы потому, что в годы низкой численности кеты и горбуши первая отнюдь не снижает потребление желетелых как в период нагула, так и в преднерестовый. В.И. Чучукало [2006, с. 157] поясняет это, обобщая предыдущие исследования [Arai, 1988; Яржомбек, Кловач, 1997; Welch, 1997; Arai et al., 2000; Темных, 2004; Дулепова, Дулепов, 2005]: «Стенки желудка у кеты более тонкие и могут сильно растягиваться, по этой причине значительно увеличивается всасывающая поверхность стенок. Пищевод у кеты заканчивается мощным сфинктером, препятствующим срыгиванию пищи при ее большом объеме. Это позволяет кете потреблять в большом количестве относительно низкокалорийные объекты, такие как кишечнополостные, гребневики, бочоночники и сальпы, что снижает межвидовую конкуренцию...».

Тем не менее в настоящее время ряд исследователей, анализируя трофические взаимоотношения лососей, продолжает придерживаться точки зрения, что именно межвидовая конкуренция влияет на формирование численности их поколений в отдельных районах Северной Пацифики [Карпенко и др., 2013]. Эти авторы предполагают наличие у лососей узкой избирательной специализации (частной пищевой ниши), в пределах которой между лососями как раз и существует конкуренция. Хотя в данном случае главное значение имеет насыщение эпипелагиали кормовыми ресурсами. И показателем насыщения в нашем случае можно считать величину продукции планктонных групп, используемых лососями и другими видами нектона в пищу.

Результаты исследования позволили сравнить уровень продуцирования органического вещества отдельными группами гидробионтов с их потреблением такими массовыми группами лососей, как кета и горбуша, в 2020 и 2022 гг. (табл. 2).

Таким образом, в осенний период 2020 и 2022 гг. выедание продукции основных групп, формирующих кормовой зоопланктон, было невелико. Наиболее активно выедаются амфиподы и эвфаузиевые. Наименьший показатель выедания отмечен для копепод и хетогнат.

Насыщение эпипелагиали глубоководных котловин планктоном таково, что используется едва ли 3 % сезонной продукции таксономических групп. Все это свидетельствует об отсутствии напряженной конкуренции между лососями и другими представителями нектона.

Следовательно, наиболее информативным показателем, позволяющим оценить наличие возможной конкуренции, можно считать соотношение между потребностью в данном ресурсе и его количеством в среде или степенью насыщения среды этим

Таблица 2

Выедание кормовой базы лососями в глубоководных котловинах Берингова моря
в 2020 и 2022 гг.

Table 2

Pacific salmon grazing of their food base in the deep-sea waters of the western Bering Sea
in 2020 and 2022

2020 г.		2022 г.	
Биомасса лососей, тыс. т			
185		167	
Биомасса зоопланктона, мг/м³			
465		620	
Продукция кормового зоопланктона, млн т			
97		129	
Выедание кормовой базы лососями (горбуша+кета), % от величины продукции			
2,40	Амфиподы		2,50
0,50	Эвфаузииды		0,90
0,10	Копеподы		0,10
0,03	Хетогнаты		0,10

ресурсом. Причем в качестве последнего показателя лучше использовать оценки продукционного потенциала отдельных групп, формирующих основу рациона.

Закключение

На основании анализа базы данных и материалов, полученных в экспедициях ТИНРО в 1986–2022 гг., показано, что определяющее влияние на формирование структурных и функциональных характеристик зоопланктона как кормовой базы нектона оказывают климато-океанологические и биоценотические факторы. В качестве последнего фактора подразумеваются такие хищные зоопланктеры, как щетинкочелюстные. В целом средняя биомасса зоопланктона за весь период исследований варьировала весьма значительно с наибольшими показателями в период экосистемных перестроек в 1990–2000-е гг.

В 2020 и 2022 гг. продуцирование органического вещества компонентами кормовой базы нектона в глубоководных котловинах находилось на довольно высоком уровне и зависело от соотношения структурных показателей зоопланктона. Наибольшее количество органического вещества продуцируется щетинкочелюстными, копеподами и гипериидами. Возрастание количества именно гипериид, обладающих высокой скоростью роста, значительно увеличивает продукционный потенциал кормовой части зоопланктона.

Анализ состава пищи молоди тихоокеанских лососей показал, что они питаются главным образом гипериидами, копеподами, эвфаузиидами, желетелыми и в незначительном количестве щетинкочелюстными. У неполовозрелых и половозрелых особей кеты и нерки, кроме того, в пище присутствуют птероподы, рыбы и кальмары.

Оценка уровня выедания отдельных групп зоопланктона в годы исследований свидетельствует, что гиперииды и эвфаузииды являются наиболее используемыми лососями в пищу группами зоопланктона. Копеподы и щетинкочелюстные съедаются лососями в меньшем количестве.

Сравнение объемов продуцирования органического вещества основными группами макрозоопланктона и величин их выедания лососями позволяет заключить, что конкурентные отношения в глубоководных районах Берингова моря между нагуливающимися разными видами лососей, а также другими видами нектона не достигают уровня, влияющего на динамику их численности.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает глубокую признательность д-ру биол. наук, профессору В.П. Шунтову за ценные критические замечания, а также научным сотрудникам ТИНРО, принимавшим участие в сборе и обработке гидробиологической и другой информации, которая использована в настоящей статье.

The author is deeply grateful to Prof. V.P. Shuntov (TINRO) for his valuable critical comments to the manuscript and to her colleagues from TINRO who collected and processed zooplankton and stomach samples, which data are analyzed in this study.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented.

Список литературы

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 208 с.

Бугаев А.В., Лепская 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, 2020. — С. 141–170.

Волков А.Ф. Возможности и приемы при работе с базами данных ТИНРО «Зоопланктон северной части Тихого океана, Охотского, Берингова и Чукотского морей», «Трофология нектона» и «Морская биология» // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 239–261. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261.

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. Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе NPAFC (экспедиция «BASIS»). Часть 2. Западные районы // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 151–171.

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

Волобуев В.В., Волобуев М.В. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 4. — С. 516–529.

Горохов А.М., Волобуев В.В., Смирнов А.А., Ямборко А.В. Сравнительная характеристика биологической структуры, состояния запасов и промыслового использования тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*, Salmonidae) Магаданского региона в конце XX — начале XXI веков // Вопр. ихтиол. — 2021. — Т. 61, № 4. — С. 441–453. DOI: 10.31857/S0042875221040056.

Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путивкин С.В. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 241–246.

Дулепова Е.П. Роль *Sagitta elegans* (Chaetognatha) в сообществах зоопланктона западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 425–439. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-425-439.

Дулепова Е.П. Состояние планктонных сообществ и кормовая обеспеченность минтая в северо-западной части Берингова моря в современный период // Тр. ВНИРО. — 2018. — Т. 174. — С. 91–104.

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

Дулепова Е.П., Дулепов В.И. Трофический статус тихоокеанских лососей в дальневосточных морях. Анализ межгодовых и межрегиональных особенностей питания кеты *Oncorhynchus keta* в Беринговом море и прилегающих районах Тихого океана // Вопр. ихтиол. — 2005. — Т. 45, № 2. — С. 218–224.

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

Дулепова Е.П., Напазак В.В., Кузнецова Н.А., Шебанова М.А. Структурно-функциональные характеристики зоопланктона и кормовая обеспеченность nekтона в западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 3. — С. 529–549. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-529-549. EDN: ZTQBYU.

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.

Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты : моногр. — М. : ВНИРО, 2003. — 164 с.

Старовойтов А.Н., Пономарев С.С. Траловые учеты nekтона во время сезонных миграций тихоокеанских лососей в СЗТО, Беринговом и Охотском морях в 2022 г. // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — С. 36–56. DOI: 10.26428/losos_bull17-2023-36-56.

Старовойтов А.Н., Шейбак А.Ю., Канзепарова А.Н. и др. Состав сообщества nekтона и макропланктона и результаты тралового учета посткатадромной молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Беринговом и Охотском морях осенью 2020 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — С. 196–209.

Сынкова А.И. О питании тихоокеанских лососей в камчатских водах // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 34. — С. 105–121.

Темных О.С. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2004. — 465 с.

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

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

Шебанова М.А., Дулепова Е.П., Чучукало В.И. Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Eucalanus bungii* в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 162. — С. 281–293.

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

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Горбатенко К.М. Жизненные циклы, соматическая продукция гиперидов в Охотском и Беринговом морях // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 155–176. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-176-155-176.

Шебанова М.А., Чучукало В.И., Дулепова Е.П. Некоторые черты биологии и продукционные характеристики *Oithona similis* (Copepoda) в Охотском и западной части Берингова морей // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 231–243.

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., Темных О.С. Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138. — С. 19–36.

Яржомбек А.А., Кловач Н.В. Рацион и структура энергобюджета кеты в море // Первый конгресс ихтиологов России : тез. докл. — М. : ВНИРО, 1997. — С. 246.

Arai M.N. Interaction of fish and pelagic coelenterates // Can. J. Zool. — 1988. — Vol. 66, № 9. — P. 1913–1927. DOI: 10.1139/z88-280.

Arai M.N., Nagasawa K., Welch D.W., Dunsmuir A. Predation by fish, especially chum salmon the North Pacific Coelenterates // Extend abstract presented at the Ninth Annual Meeting PICES. — Hakodate, 2000. — P. 25–26.

Azumaya T., Ishida Y. Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effect on distributions and growth in the north Pacific ocean and Bering Sea // Bull. NPAFC. — 2000. — № 2. — P. 165–174.

Kaeriyama M. Evolution of Carrying Capacity of Pacific Salmons in the North Pacific Ocean for Ecosystem-Based Sustainable Conservation Management // Bull. NPAFC Techn. Rep. — 2003. — № 5. — P. 1–4.

Shuntov V.P., Dulepova E.P., Radchenko V.I., Lapko V.V. New data about communities of plankton and nekton of the Far-Eastern seas in connection with climate-oceanological reorganization // Fish. Oceanogr. — 1996. — Vol. 5, № 1. — P. 38–44.

Welch D.W. Anatomical specialization in the gut of Pacific salmon (*Oncorhynchus*): evidence for oceanic limits to salmon production? // Can. J. Zool. — 1997. — Vol. 75, № 6. — P. 936–942. DOI: 10.1139/z97-11.

References

Birman, I.B., *Morskoi period zhizni i voprosy dinamiki stada tikhookeanskikh lososei* (The Marine Life History and the Issues of Dynamics of the Pacific Salmon Stock), Moscow: Agropromizdat, 1985.

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, 2020, pp. 141–170.

Volkov, A.F., Opportunities and techniques of using the databases of TINRO “Zooplankton of the north Pacific, Okhotsk, Bering, and Chukchi Seas”, “Nekton trophology”, and “Marine biology”, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 239–261. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261

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., Results of the studies on zooplankton in the Bering Sea under NPAFC program (expedition BASIS). Part 2. Western areas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 170, pp. 151–171.

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

Volobuyev, V.V. and Volobuyev, M.V., Ecology and population structure as principal elements of the formation of the life strategy of *Oncorhynchus keta* on the continental coast of the Sea of Okhotsk, *J. Ichthyol.*, 2000, vol. 40, no. 6, pp. 443–456.

Gorokhov, M.N., Volobuev, V.V., Yamborko, A.V., and Smirnov, A.A., Comparative characteristic of the biological structure, stock status, and commercial fishing use of Pacific salmon (*Oncorhynchus*, Salmonidae) of the Magadan Region in the end of the 20th and early 21st centuries, *J. Ichthyol.*, 2021, vol. 61, no. 4, pp. 594–607. doi 10.1134/S0032945221040044

Gritsenko, O.F., Zavarina, L.O., Kovtun, A.A., and Putivkin, S.V., Ecological consequences of large-scale artificial rearing of chum salmon, *Promyslovo-biologicheskie issledovaniya ryb v tikhookeanskikh vodakh Kuril'skikh ostrovov i prilezhashchikh raionakh Okhotskogo i Beringova morei v 1992–1998 gg.* (Fisheries and Biological Studies of Fish in the Pacific Waters off the Kuril Islands and Adjacent Areas of the Sea of Okhotsk and the Bering Sea in 1992–1998), Moscow: VNIRO, 2001, pp. 241–246.

Dulepova, E.P., Role of arrowworm *Sagitta elegans* (Chaetognatha) in plankton communities of the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 425–439. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-425-439

Dulepova, E.P., The current state of plankton communities and food availability for walleye pollock in the western Bering Sea, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 174, pp. 91–104.

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

Dulepova, E.P. and Dulepov, V.I., The trophic status of Pacific salmon in Far Eastern seas. Analysis of yearly and regional characteristics of feeding in the chum salmon *Oncorhynchus keta* in the Bering Sea and the adjacent regions of the Pacific, *Vopr. Ikhtiol.*, 2005, vol. 45, no. 2, pp. 218–224.

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

Dulepova, E.P., Napazakov, V.V., Kuznetsova, N.A., and Shebanova, M.A., Structure and functional characteristics of zooplankton and food supply for nekton in the western Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 3, pp. 529–549. doi 10.26428/1606-9919-2023-203-529-549. EDN: ZTQBYU.

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

Klovach, N.V., *Ekologicheskie posledstviya krupnomasshtabnogo razvedeniya kety* (Ecological Consequences of the Large-Scale Chum Salmon Farming), Moscow: VNIRO, 2003.

Starovoitov, A.N. and Ponomarev, S.S., Trawl counts of nekton during seasonal migrations of pacific salmon in the North-West Pacific, Bering and Okhotsk Seas in 2022, in *Bull. N 17 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 17 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 36–56. doi 10.26428/losos_bull17-2023-36-56. EDN: RYXODB

Starovoitov, A.N., Shebak, A.Yu., Kanzeparova, A.N., Dederer, N.A., and Galleev, A.I., Composition of nekton communities and jellyfishes communities and results of trawl surveys of pink salmon juveniles (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Bering and Okhotsk Seas in autumn 2020, in *Bull. N 15 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 15 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2020, pp. 196–209.

Synkova, A.I., About the nutrition of Pacific salmon in Kamchatka waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1951, vol. 34, pp. 105–121.

Temnykh, O.S., Asian pink salmon in the marine period of life: biology, spatial differentiation, place and role in pelagic communities, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004.

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.

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

Shebanova, M.A., Dulepova, E.P., and Chuchukalo, V.I., Some features of *Eucalanus bungii* biology and its production characteristics in the Okhotsk and Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 162, pp. 281–293.

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

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Gorbatenko, K.M., Life cycles and somatic production of hyperiids in the Okhotsk and Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 155–176. doi 10.26428/1606-9919-2014-176-155-176

Shebanova, M.A., Chuchukalo, V.I., and Dulepova, E.P., Some features of biology and production parameters of *Oithona similis* from the Okhotsk and western Bering Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 231–243.

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. and Temnykh, O.S., Is the North Pacific carrying capacity over in connection with salmon's high abundance: myths and reality, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 138, pp. 19–36.

Yarzhombek, A.A. and Klovach, N.V., Diet and structure of the energy budget of chum salmon in the sea, in *Pervyy kongress ikhtologov Rossii* (First Congress of Ichthyologists of Russia), Moscow: VNIRO, 1997, pp. 246.

Arai, M.N., Interaction of fish and pelagic coelenterates, *Can. J. Zool.*, 1988, vol. 66, no. 9, pp. 1913–1927. doi 10.1139/z88-280

Arai, M.N., Nagasawa, K., Welch, D.W., and Dunsmuir, A., Predation by fish, especially chum salmon the North Pacific Coelenterates, in *Extend abstract presented at the Ninth Annual Meeting PICES*, Hakodate, 2000, pp. 25–26.

Azumaya, T. and Ishida, Y., Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effect on distributions and growth in the north Pacific ocean and Bering Sea, *Bull. NPAFC*, 2000, no. 2, pp. 165–174.

Kaeriyama, M., Evolution of Carrying Capacity of Pacific Salmons in the North Pacific Ocean for Ecosystem-Based Sustainable Conservation Management, *Bull. NPAFC Techn. Rep.*, 2003, no. 5, pp. 1–4.

Shuntov, V.P., Dulepova, E.P., Radchenko, V.I., and Lapko, V.V., New data about communities of plankton and nekton of the Far-Eastern seas in connection with climate-oceanological reorganization, *Fish. Oceanogr.*, 1996, vol. 5, no 1, pp. 38–44.

Welch, D.W., Anatomical specialization in the gut of Pacific salmon (*Oncorhynchus*): evidence for oceanic limits to salmon production?, *Can. J. Zool.*, 1997, vol. 75, no. 6, pp. 936–942. doi 10.1139/z97-11

Reysovyy otchet o nauchno-issledovatel'skikh rabotakh v SZTO, Beringovom i Okhotskom moryakh na NIS «TINRO» i NIS «Professor Kaganovskiy» s 26 avgusta po 29 oktyabrya 2022 g. (Voyage report on research work in the Northwestern Pacific Territory, the Bering and Okhotsk Seas on the R/V TINRO and the R/V Professor Kaganovsky from August 26 to October 29, 2022).

Поступила в редакцию 2.02.2024 г.

После доработки 22.04.2024 г.

Принята к публикации 5.06.2024 г.

*The article was submitted 2.02.2024; approved after reviewing 22.04.2024;
accepted for publication 5.06.2024*