

**МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ
METHODS OF INVESTIGATIONS**

Научная статья

УДК 597.552.511–153(265.53)**DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-683-704****EDN: RCLUVF****ТРОФОЛОГИЧЕСКИЙ КАЛЕНДАРЬ ЛОСОСЕЙ ОХОТСКОГО МОРЯ****А.Ф. Волков***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. По материалам данных базы «Трофология» и «Зоопланктон» за 1988–2023 гг. исследованы характеристики питания лососей с учетом календарных сроков и пространственной локализации их размерных классов. При этом определены доступность по времени и глубине обитания видов и групп конкретных пищевых объектов, доминирующих в пище лососей. Установлено единообразие суточной ритмики питания лососей для всех размерных групп. Определено время (месяцы) максимальных концентраций размерных групп лососей с тем, чтобы выделить участки и периоды наиболее активного потребления основных видов пищи, а в дальнейшем привязывать их кормовую базу к конкретным промежуткам времени (месяцам), что может служить «трофологическим календарем». Рассчитаны СПР (суточные пищевые рационы) и таблица их значений для всех видов лососей и размерных групп, которая показывает сходство с аналогичными данными Берингова моря, а небольшие расхождения, вероятно, являются следствием различий в структуре планктонного сообщества. Для оперативных расчетов тотального потребления пищи размерными группами лососей с преимущественным питанием зоопланктоном (горбуши, кеты и нерки) составлены прикладные таблицы. Согласно прогнозу (сайт ВНИРО, *vniro.ru*), в 2024 г. вылов лососей по Дальневосточному бассейну снизится более чем в 2 раза, прежде всего за счет горбуши. Логично ожидать существенного снижения пресса лососей на планктонные сообщества.

Ключевые слова: Охотское море, база данных «Трофология», лососи, горбуша, кета, нерка, зоопланктон, желудки, суточный пищевой рацион (СПР), суточная ритмика, индекс наполнения желудка (ИНЖ)

Для цитирования: Волков А.Ф. Трофологический календарь лососей Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 3. — С. 683–704. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-683-704. EDN: RCLUVF.

Original article

Trophological calendar for salmon in the Okhotsk Sea**Anatoly F. Volkov**Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
D.Biol., principal researcher, volkov413@yandex.ru, ORCID 0000-0003-0057-8382

Abstract. Feeding habits of salmon are examined on the data from “Trophology” and “Zooplankton” databases for 1988–2023, taking into account calendar dates and spatial localiza-

* Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, volkov413@yandex.ru, ORCID 0000-0003-0057-8382.

tion of the salmon size classes. The dominant zooplankton species and groups in salmon food are defined and their availability in terms of time and depth of habitat is determined. Daily rhythm of salmon feeding is found uniform for all size groups. The areas and time (months) of maximum concentrations of salmon are determined, by size groups, and those ones are considered as the areas and periods of their most active consumption. A trophological calendar is constructed to show where, when, and what type of food is consumed by certain species and size group of salmon. Daily food rations are calculated for all salmon species and size groups. The rations are similar with those in the Bering Sea, with small differences possibly caused by different structure of the plankton communities. The application tables are compiled for operational calculations of total food consumption by size groups of salmon species with a predominant zooplankton prey (pink, chum and sockeye). According to the forecast published at VNIRO website *vniro.ru*, the salmon catch in the Far Eastern basin will decrease by more than 2 times in 2024, primarily due to pink salmon. In this case, significant reduction in salmon pressure on plankton community can be expected.

Keywords: Okhotsk Sea, database “Trophology”, salmon, pink salmon, chum salmon, sockeye salmon, zooplankton, stomach feeling, daily food ration, daily rhythm, gastric fullness index (GFI)

For citation: Volkov A.F. Trophological calendar of salmon in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 3, pp. 683–704. (In Russ). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-683-704. EDN: RCLUVF.

Введение

Питание тихоокеанских лососей исследовалось во многих экспедициях ТИНРО, первичные данные в виде проб по питанию вошли в базу данных (БД) «Трофология»*, поэтому подавляющее большинство научных публикаций («Известия ТИНРО», «Лососевый бюллетень», монографии, диссертации, доклады на симпозиумах и т.п.) принадлежит отечественным специалистам, преимущественно ученым ТИНРО. В Беринговом море, помимо чисто российских экспедиций, более 10 лет изучение лососей в период анадромных миграций (август–октябрь) проводили международные экспедиции BASIS-1 и BASIS-2 по программе NPAFC. В Охотском море такие исследования проводятся исключительно в экспедициях ТИНРО и охватывают весь период пребывания лососей в акватории моря, т.е. с мая по декабрь. Соответственно, за более чем 30-летний период (1988–2023 гг.) собран большой объем первичных данных, в том числе по трофологии и кормовой базе, которые и положены в основу настоящего исследования с целью определения месяцев максимальных скоплений лососей всех размерных классов для того, чтобы ограничить временные и пространственные рамки, когда и где происходит наиболее интенсивное выедание доминирующих в их питании групп и видов зоопланктона. По результатам исследования составлены прикладные таблицы для оперативного расчета размеров потребления пищи возрастными группами лососей с преимущественным питанием зоопланктоном на единицу улова, т.е. горбуши, кеты и нерки, как это было сделано ранее для минтая [Волков, 2022] и лососей Берингова моря [Волков, 2016].

Материалы и методы

В экспедициях ТИНРО все лососевые съемки выполнялись разноглубинными пелагическими тралами в слое 0–50 м, т.е. в верхней эпипелагиали. На каждой траловой станции проводились обловы планктона сетью БСД в слое 0–50 и 0–200 м. Полученные материалы объединены в БД «Трофология» и «Зоопланктон» и составили основу настоящей статьи.

* БД «Трофология» и «Зоопланктон» существуют в формате «Excel» в лаборатории мониторинга кормовой базы и питания рыб ТИНРО (описание структуры базы и работы с ней приведены в статье А.Ф. Волкова [2019]).

По методике трофологических исследований, принятой в ТИНРО [Волков, 2008], из каждого улова изучаемого вида нужно отбирать до 25 желудков каждого размерного класса, однако по лососям такого количество особей в одной пробе удается получить нечасто, поэтому в счет идут и единичные экземпляры, иначе многие пробы по питанию лососей окажутся пустыми. Поскольку материалы по трофологии (желудки) отбираются из каждой траловой пробы с соблюдением методических указаний, локализация проб и количество желудков в определенной степени отражают наличие и плотность скоплений рыб. Следует отметить, что схемы распределения желудков лососей по акватории Охотского моря, не противоречат картам-схемам В.П. Шунтова и О.С. Темных [2008, 2011]. Общее количество материалов по питанию лососей (проб и желудков) приведено в табл. 1.

Таблица 1

Количество проб и желудков тихоокеанских лососей в Охотском море и Южно-Курильском районе (ЮКР) за 1988–2022 гг. (БД «Трофология»)

Table 1

Number of zooplankton samples and sampled stomachs of pacific salmon in the Okhotsk Sea and the South-Kuril area in 1988–2022 (database “Trophology”)

Длина рыбы, см	Кол-во проб	Кол-во желудков	Кол-во проб	Кол-во желудков	Кол-во проб	Кол-во желудков	Кол-во проб	Кол-во желудков	Кол-во проб	Кол-во желудков	Кол-во проб	Кол-во желудков
	Горбуша				Кета				Нерка			
	Охотское море		ЮКР		Охотское море		ЮКР		Охотское море		ЮКР	
10–15	27	265	0	0	16	80	0	0	0	0	0	0
15–20	136	790	0	0	272	1453	0	0	16	66	9	55
20–30	766	12353	43	593	686	9373	34	515	128	1221	22	121
30–40	204	527	173	961	135	270	79	332	22	31	55	214
40–50	552	5613	582	7607	255	951	275	1190	48	87	116	295
50–60	287	1141	204	794	462	1841	533	2290	53	99	21	41
60–70	3	5	7	17	364	1464	307	807	10	11	0	0
70–80	0	0	0	0	44	75	39	52	0	0	0	0
Сумма	1975	20694	1009	9972	2234	15507	1267	5186	277	1515	223	726
	Кижуч				Чавыча				Сима			
	Охотское море		ЮКР		Охотское море		ЮКР		Охотское море		ЮКР	
10–15	0	0	0	0	2	2	0	0	2	2	0	0
15–20	9	23	0	0	16	69	0	0	14	60	0	0
20–30	138	862	8	39	62	489	9	60	252	688	0	0
30–40	173	970	8	28	22	29	11	15	334	1017	0	0
40–50	16	19	25	31	36	52	12	14	52	75	0	0
50–60	73	191	21	219	30	37	23	24	2	3	0	0
60–70	35	54	35	40	55	70	32	42	1	1	0	0
70–80	2	2	0	0	36	42	11	11	0	0	0	0
80–105	0	0	0	0	14	15	0	0	0	0	0	0
Сумма	446	2121	97	357	273	805	98	166	657	1846	0	0

По поводу исследования морского периода жизни тихоокеанских лососей отметим следующее. Длительный период материалы по питанию добывались из сетных сборов. Постановка порядков происходила в вечерние часы, выборка — в утренние, когда большая часть зоопланктона, составляющего основу пищи мас-

совых видов лососей (горбуши, кеты, нерки), уже была почти полностью переварена (теперь мы это знаем). Понятно, что ценность получаемых данных для трофологических исследований была, мягко говоря, относительной. Но это не было виной исследователей, поскольку возможности сбора полноценных данных возникли сравнительно недавно вместе с появлением крупнотоннажного тралового флота и больших пелагических тралов. В 1986 г. впервые в истории изучения лососей в экспедиции ТИНРО в Беринговом море на БАТМ «Бабаевск» (начальник экспедиции проф. В.П. Шунтов) были проведены успешные обловы лососей пелагическими тралами, которые положили начало новому этапу их исследований [Шунтов и др., 1988а, б]. С этого времени такие исследования были введены в стандарт ТИНРО, затем и за рубежом. В Охотском море такие работы были начаты в 1988 г. [Шунтов и др., 1990].

В настоящей статье приводятся различные сведения, в той или иной мере известные из других публикаций (таблицы длина-масса, списки доминирующих видов, СПР, графики суточной ритмики), но они дополнены или обновлены и могут быть использованы другими исследователями. Представлены также в большинстве случаев оригинальные данные как в методическом, так и в информационном плане.

Если ориентироваться только на показатели по составу пищи в пробах, то окажется, что одинаково значимыми будут данные, полученные не только по нескольким, но и по многим желудкам в пробах, что на пространственном уровне будет давать заведомо ложные показатели, перекошенные в сторону проб с небольшим количеством рыб. Поэтому при расчетах средних показателей интенсивности питания для каждого участка акватории (в данном случае стандартного биостатистического района) это нужно учитывать, и значения ИНЖ в каждой пробе перемножать на количество желудков, суммировать полученные значения и сумму делить на общее количество желудков. Таким образом будут получены результаты, близкие к адекватным, т.е. средневзвешенным.

Две следующие таблицы (табл. 2 и 3) рассчитаны по материалам БД «Трофология». Первая содержат данные по длине и массе размерных классов, вторая служит основой для построения графиков «длина-масса» (рис. 1), с которых в случае необходимости можно снять показатели для любых значений длины или массы.

Средняя длина и масса лососей размерных классов из Охотского моря
(БД «Трофология») Таблица 2

Mean length and weight of salmon in the Okhotsk Sea, by size classes
(database “Trophology”) Table 2

Размерный класс, см	Горбуша		Кета		Нерка		Кижуч		Чавыча		Сима	
	Длина, см	Масса, г	Длина, см	Масса, г	Длина, см	Масса, г	Длина, см	Масса, г	Длина, см	Масса, г	Длина, см	Масса, г
10–15	12	19	13	18,3	19	77			13	28	12	16
15–20	19	67	19	72	25	177	18	80	19	92	18	78
20–30	25	170	24	148	35	498	26	249	25	214	27	255
30–40	34	484	35	540	46	1234	33	501	35	612	34	495
40–50	46	1271	46	1258	54	2028	44	1194	45	1232	43	1020
50–60	53	1893	56	2247	63	3225	56	2453	57	2566	51	1678
60–70	–	–	64	3518	–	–	63	3547	66	3757	–	–
70–80	–	–	73	5166	–	–	76	5485	75	5826	–	–
80–100	–	–	–	–	–	–	–	–	88	15318	–	–

Таблица 3

Длина с 5-сантиметровым интервалом и масса лососей Охотского моря (июль-октябрь)

Table 3

Weight of salmon in the Okhotsk Sea in July-October, by size groups with 5-cm interval

Длина, см	Масса, г					
	Горбуша	Кета	Нерка	Кижуч	Чавыча	Сима
10	11	11	11	13	13	10
15	25	25	27	35	40	28
20	75	80	90	90	125	100
25	170	175	165	190	240	200
30	325	320	305	360	395	345
35	540	530	505	625	600	550
40	825	810	780	940	880	820
45	1180	1170	1150	1340	1220	1160
50	1600	1625	1595	1825	1670	1580
55	2100	2175	2140	2370	2220	—
60	—	2850	2775	2990	2880	—
65	—	3625	—	3720	3690	—
70	—	4450	—	4525	4650	—
75	—	5300	—	5350	5770	—

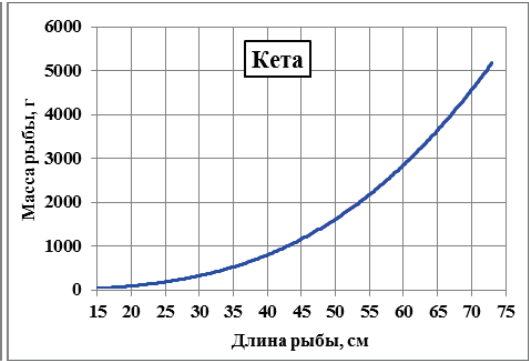
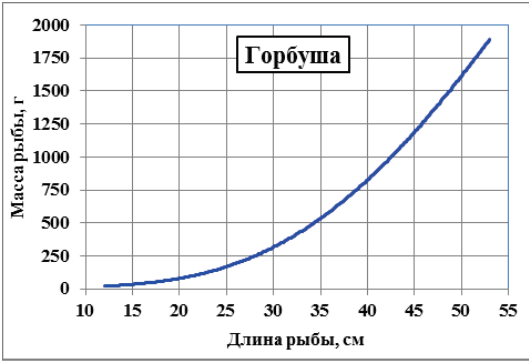


Рис. 1. Длина-масса горбуши и кеты Охотского моря летом-осенью 1988–2023 гг., БД «Трофология» (данные табл. 3 на графиках представлены линиями «полиномиальная 4»)

Fig. 1. Length and weight of pink and chum salmon in the Okhotsk Sea in summer-autumn of 1988–2023 on the database “Trophology” and on the data of Table 3 approximated by polynomial function of 4th order

Результаты и их обсуждение

В Охотском море лососи встречаются почти повсеместно, но наибольшее значение в промысле постоянно принадлежит промрайону западной Камчатки, доля которой в этом море в среднем за 2016–2023 гг. составляла 62 % (рис. 2, табл. 4), отсюда следует, что и запасы кормовой базы должны удовлетворять потребностям такой массы рыб.

Из 6 видов тихоокеанских лососей у 3 (горбуша, кета, нерка) пищей преимущественно является зоопланктон и у 3 (кижуч, чавыча, сима) — рыбы и кальмары. В соответствии с количеством и распределением этих видов по акватории моря (табл. 5) должно оцениваться их влияние на состояние той части кормовой базы, которая составляет основную часть пищи этих лососей. Прогноз на 2024 г. предполагает самый низкий вылов лососей начиная с 2016 г., а по отношению в 2023 г. — в 3 раза меньше, и это относится не только к горбуше, но и к прочим видам — кете, особенно нерке и кижучу.

Приведенные табл. 4 и 5 и рис. 2 и 3 показывают, что основное значение в исследованиях лососей Охотского моря должно уделяться триаде «горбуша–кета–нерка» района западной Камчатки.

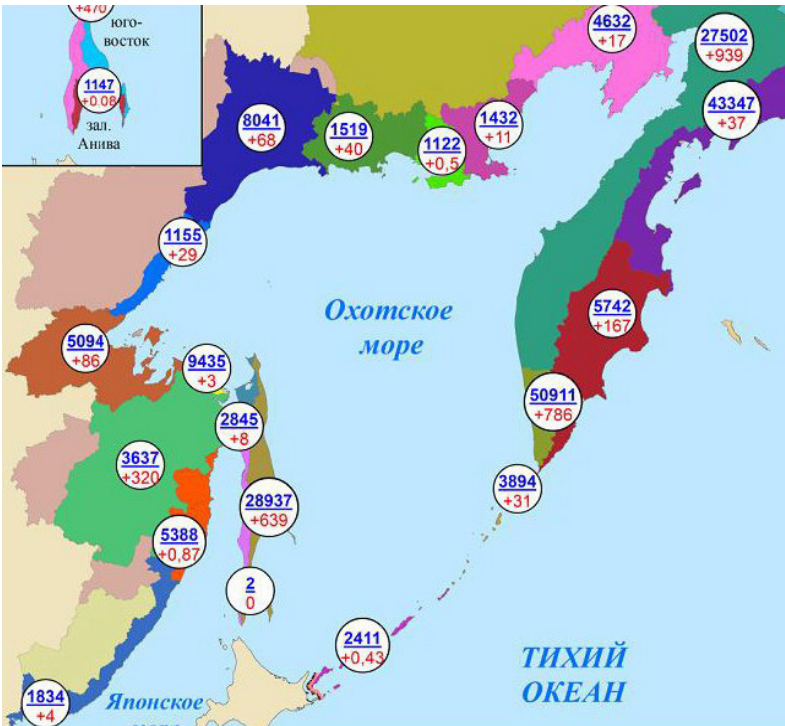


Рис. 2. Распределение вылова тихоокеанских лососей между регионами по состоянию на 01 сентября 2024 г., над чертой общий вылов, под чертой — прирост за сутки (vniro.ru информация о ходе лососевой путины, фрагмент)

Fig. 2. Distribution of Pacific salmon catch between regions as of September 1, 2024, above the line is the total catch, below the line is the daily increase (vniro.ru information on fishing of season, fragment)

Таблица 4
Общий вылов лососей в Охотском море в 2016–2023 гг. [по: Шунтов, Темных, 2016, 2017, 2018; Темных и др., 2019; Шевляков и др., 2020; Беляев, Канзепарова, 2023; Канзепарова и др., 2024], добавлен 2024 г. (сайт vniro.ru, лососевая путина, прогноз), тыс. т

Table 4
Annual catch of salmon in the Okhotsk Sea in 2016–2023 [from: Shuntov, Temnykh, 2016, 2017, 2018; Temnykh et al., 2019; Shevlyakov et al., 2020; Belyaev, Kanzeparova, 2022; Kanzeparova et al., 2024; with addition of 2024 data], 10³ t (website vniro.ru, salmon poutine, forecast)

Район промысла	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023	2016–2023	2024
Западная Камчатка	121	51	356	117	157	124	71	278	159 (62,3 %)	36
Материковое побережье	15	26	26	29	28	38	34	38	29 (11,5 %)	8
Амур и лиман	65	27	22	8	9	13	4	4	19 (7,5 %)	15
Северные Курильские острова	4	4	4	5	4	19	4	8	7 (2,5 %)	6
Восточный Сахалин	70	19	61	19	31	27	56	48	41 (16,2 %)	57
Все Охотское море	275	127	469	178	229	221	169	376	255 (100 %)	122

Таблица 5
Вылов лососей в Охотском море по видам в 2023 г., тыс. т [Канзепарова и др., 2024]

Table 5
Annual catch of salmon in the Okhotsk Sea in 2023, by species, 10³ t [Kanzeparova et al., 2024]

Район промысла	Горбуша	Кета	Нерка	Кижуч	Сима	Чавыча	Всего	Доля, %
Западная Камчатка	231,2	14,3	23,3	9,5	0	0,1	278,4	73,9
Материковое побережье	21,5	15,1	0,4	1,1	0	0	38,1	10,1
Амур и лиман	0	4,4	0	0	0	0	4,4	1,2
Северные Курильские острова	4,3	1,3	1,2	0,8	0	0	7,6	2,0
Восточный Сахалин	26,7	21,4	0	0	0	0	48,1	12,8
Все Охотское море	283,7	56,5	24,9	11,4	0	0,1	376,6	100,0
Прогноз на 2024 г. *	68,8	44,2	3,2	5,0	0	0	121,2	100

* Сайт vniro.ru, лососевая путина, прогноз.

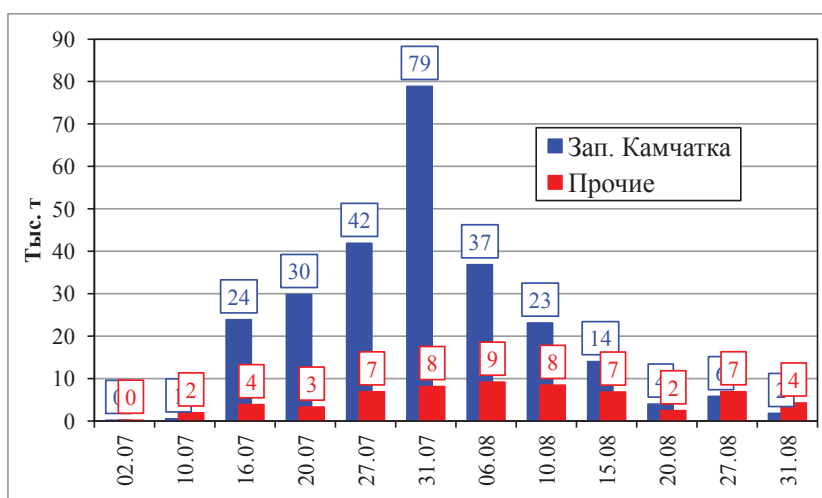


Рис. 3. Величина вылова лососей в основных районах промысла в Охотском море за 5-дневные периоды 2023 г., тыс. т (*прочие* — восточный Сахалин, Магаданская область, Хабаровский край)

Fig. 3. Catch of salmon on the main fishing grounds areas in the Okhotsk Sea in 2023, by 5-day periods, 10^3 t

По динамике вылова лососей по 5-дневкам (рис. 3) видно, что основная часть анадромных лососей в открытых водах Охотского моря находится в течение одного летнего месяца, с 16.07 по 15.08, т.е. в течение этого короткого времени происходит наиболее интенсивное выедание кормовой базы половозрелых рыб.

Состав пищи лососей Охотского моря (рис. 4). Состав кормовой базы лососей Охотского моря изменяется в зависимости от размеров, состава планктонного сообщества и видовых предпочтений, а при определении обеспеченности пищей должна учитываться численность размерных групп и их преимущественная локализация.

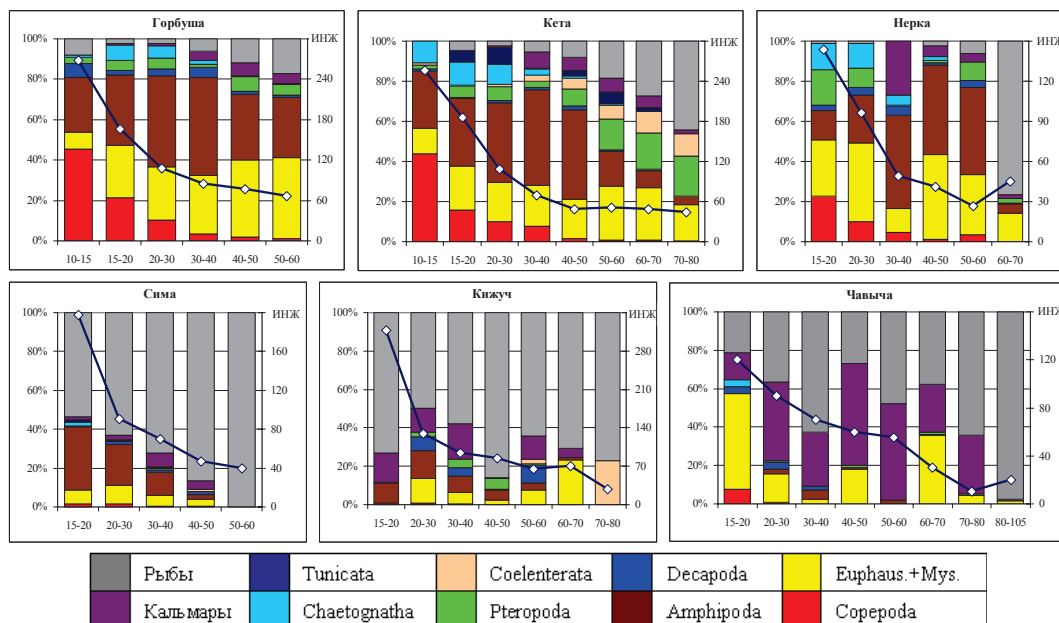


Рис. 4. Состав пищи тихоокеанских лососей в Охотском море: *правая ось* — ИНЖ, %; *нижняя ось* — длина рыб, см

Fig. 4. Food composition for pacific salmon in the Okhotsk Sea: *right axis* — GFI, %; *bottom axis* — fish length, cm

В нашем случае она определяется по пространственному распределению желудков разновозрастных рыб, собранных в экспедициях ТИНРО в период с 1988–2023 гг., а также по фактическому вылову взрослых лососей в основных районах их промысла в Охотском море (см. табл. 1 и 2).

У горбуши, кеты и нерки в пище доминируют 4 группы зоопланктона: гиперииды, эвфаузииды, крупные копеподы, доля которых наиболее высока у сеголеток и быстро сходит на нет, крылоногие моллюски. С увеличением размеров постепенно возрастает количество личинок рыб, мальков, молоди, мелких рыб и кальмаров, а различие состоит в том, что из крылоногих моллюсков горбуша и нерка предпочитают лимацину, а кета — клиону. Кроме того, только у кеты заметна доля кишечнорастворимых и оболочников, так как для нее вообще характерно потребление желетелых [Волков, 2022]. У сеголеток длиной 10–20 см из эвфаузиид преобладают фурцилии и молодь до 7–10 мм, у неполовозрелых длиной 20–40 см — рачки длиной 10–20 мм, у половозрелых — взрослые особи 20–30 мм; из гипериид у сеголеток в пище преобладает молодь до 5 мм, у неполовозрелых — 5–7 мм, у взрослых — 7–12 мм.

В пище симы и кижуча с самого раннего возраста (15–20 см) доминируют рыбы, а у чавычи — рыбы и кальмары, хотя планктон может составлять заметную долю, особенно у сеголеток, ранней молоди и у отдельных более крупных экземпляров рыб.

Осредненные многолетние данные, которые положены в основу настоящего исследования, показывают вероятность ситуаций, в данном случае горизонтального распределения, и увеличить эту вероятность можно, освободившись от «пустых» участков акватории или занятых единичными точками. Поэтому, исходя из местонахождения основных материалов по питанию лососей в Охотском море в осенне-летний период, данные по планктону (табл. 6) были, соответственно, ограничены акваторией, расположенной к югу от 57° с.ш. и к востоку от 147° в.д.

Таблица 6

Среднесуточная биомасса (мг/м³ и г/м²) массовых видов крупной фракции зоопланктона в восточной части Охотского моря в летне-осенний период — июль–октябрь (данные взяты из БД «Зоопланктон»); синим цветом выделены виды, доминирующие в пище триады «горбуша–кета–нерка»; ЭП — эпипелагиаль, 0–200 м; ВЭП — верхняя эпипелагиаль, 0–50 м; НЭП — нижняя эпипелагиаль, 50–200 м

Table 6

Mean daily biomass (mg/m³ and g/m²) of common species in the large-sized fraction of zooplankton in the eastern Okhotsk Sea in summer-autumn (July–October), from the database «Zooplankton». The species dominated in the diet of the pink, chum and sockeye salmon are highlighted in blue; ЭП — epipelagic layer 0–200 m; ВЭП — upper epipelagic layer 0–50 m; НЭП — lower epipelagic layer 50–200 m

Слой	<i>Calanus glacialis</i>	<i>Neocalanus cristatus</i>	<i>N. plumchrus</i>	<i>Eucalanus bungii</i>	<i>Pareuchaeta japonica</i>	<i>Metridia pacifica</i>	<i>M. okhotensis</i>	<i>Thysanoessa raschii</i>	<i>Th. longipes</i>	<i>Euphausia pacifica</i>	<i>Themisto pacifica</i>	<i>Primo macropa</i>	<i>Clione limacina</i>	<i>Limacina helicina</i>	<i>Sagitta elegans</i>	<i>Aglantha digitale</i>	<i>Dimophys arcica</i>	<i>Boreo cucumis</i>
Биомасса, мг/м³																		
ЭП	18	24	193	37	6	5	14	42	37	5	23	3	1	1	326	33	67	15
ВЭП	4	36	265	15	5,7	7,6	18	27	56	6,3	34	2,6	0,7	0,7	293	5	0	0
НЭП	23	21	168	44	5,7	4,3	13	47	31	4,2	20	2,7	1,4	1,2	337	42	89	20
Биомасса (плотность), г/м²																		
ЭП	3,7	5,0	38,5	7,4	1,1	1,0	2,9	8,4	7,5	0,9	4,7	0,5	0,2	0,2	65,2	6,6	13,4	3,0
ВЭП	0,2	1,8	13,3	0,8	0,3	0,4	0,9	1,4	2,8	0,3	1,7	0,1	0,0	0,0	14,7	0,3	0,0	0,0
НЭП	3,5	3,2	25,2	6,6	0,9	0,6	2,0	7,1	4,7	0,6	3,0	0,4	0,2	0,2	50,6	6,3	13,4	3,0

Несмотря на известные закономерности суточной вертикальной динамики эвфаузиид, показывающей их минимальную численность в верхней эпипелагиали в дневное время, в пище лососей начиная с рассвета наблюдается обратная картина: количество эвфаузиид в пище увеличивается, а с наступлением сумерек уменьшается (рис. 5). Этот факт трудно объяснить миграцией кеты и горбуши в мезопелагиаль, куда в дневное время мигрируют эвфаузииды, гиперииды и некоторые из крупных копепод, поскольку считается установленным, что кета и горбуша практически не покидают верхний 50-метровый слой (табл. 7), т.е. похоже на то, что они эффективно используют небольшую часть этих видов, которые и днем остаются в эпипелагиали, возможно, для нереста.

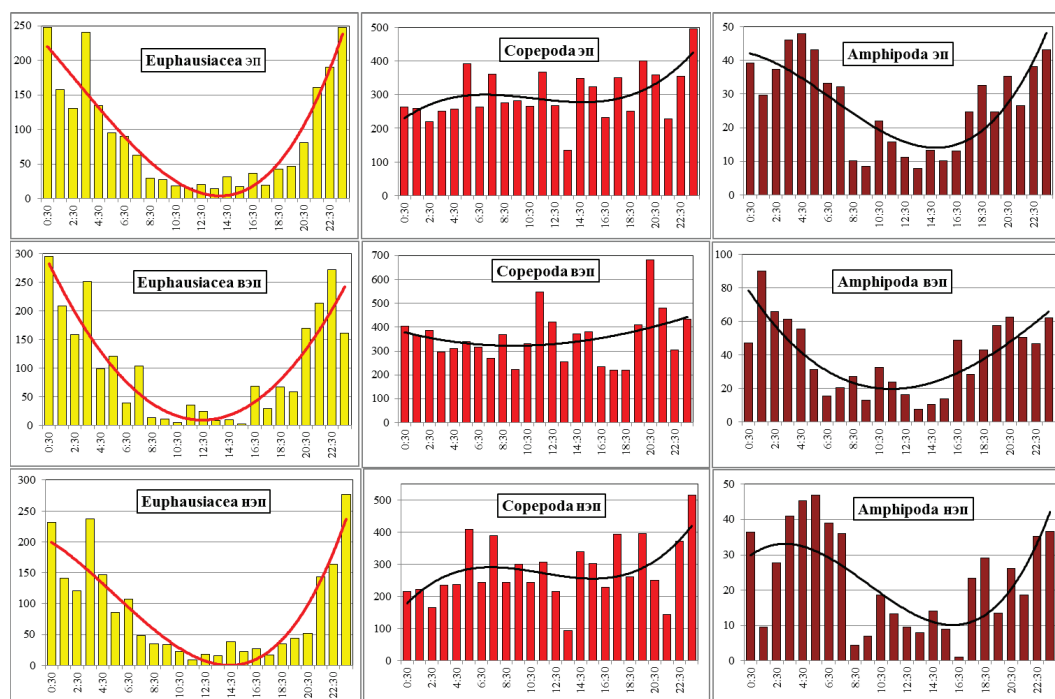


Рис. 5. Почасовая биомасса (мг/м^3) трех групп крупной фракции зоопланктона в юго-восточной части Охотского моря в летне-осенний период (июль-октябрь): *эп* — эпипелагиаль (0–200 м), *вэп* — верхняя эпипелагиаль (0–50 м), *нэп* — нижняя эпипелагиаль (50–200 м), линия тренда — «полиномиальная 3»

Fig. 5. Hourly biomass (mg/m^3) of three species groups from the large-sized fraction of zooplankton in the southeastern Okhotsk Sea in summer-autumn (July-October): *эп* — epipelagic layer 0–200 m, *вэп* — upper epipelagic layer 0–50 m, *нэп* — lower epipelagic layer 50–200 m. Polynomial (3rd order) trend is shown

Таблица 7

Глубины обитания лососей по данным мечения, м [по: Walker et al., 2007]

Table 7

Depth of salmon habitat, from the data of tagging, m [from: Walker et al, 2007]

Вид	N	Средняя глубина	Средне-суточная миним.	Средняя ночная	Средняя дневная	Разность день-ночь	Средне-ночная макс.	Средне-дневная макс.	Средне-суточная макс.	Максимальная глубина
Нерка	12	3	0	3	4	1	9	18	19	83
Горбуша	3	10	1	4	13	9	19	36	37	74
Кижуч	10	11	0	8	12	4	29	42	46	97
Кета	11	16	1	8	20	12	33	56	58	253
Чавыча	2	42	17	40	43	3	84	125	130	344

Суточная ритмика питания и суточный пищевой рацион (СПР). Впервые наличие единообразной суточной миграции у всех тихоокеанских лососей отмечено по материалам научного рейса ТИНРО осенью 2004 г. в Берингово море [Волков, Косенок, 2005, 2006]. Это было сделано по суточной динамике наполнения желудков. Ранее такая же суточная ритмика показана по доле свежей пищи в желудках кеты Берингова моря (рис. 6) [Волков, 1994], а позже — по динамике пустых и полных желудков у лососей Берингова моря без учета видовой и размерной дифференциации по сводным материалам за 2002–2013 гг. (рис. 7) [Волков, 2016].

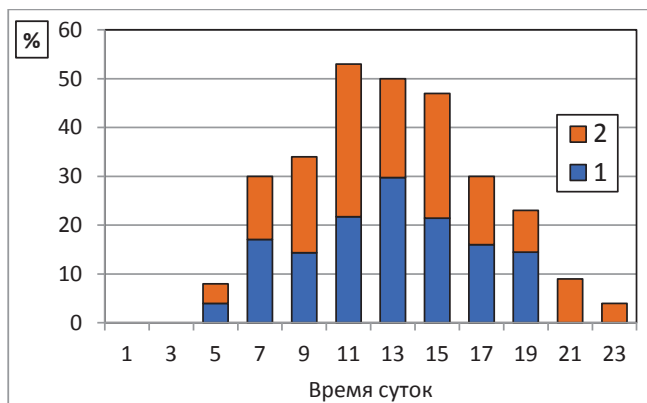


Рис. 6. Суточная ритмика питания кеты (50–70 см) в Беринговом море в летний период: 1 — свежая пища, 2 — слабопереваренная [по: Волков, 1994]

Fig. 6. Daily rhythm of feeding for chum salmon (50–70 cm) in the Bering Sea in summer: 1 — fresh food, 2 — poorly digested food [from: Volkov, 1994]

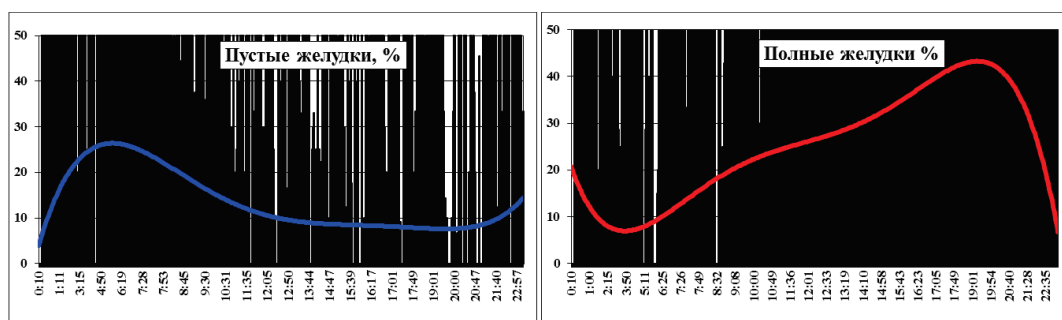


Рис. 7. Суточная динамика «пустых» и «полных» желудков лососей (8006 проб) в западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2013 гг. без размерной и видовой дифференциации (линия тренда — «полиномиальная») [Волков, 2016]

Fig. 7. Daily dynamics of empty and full stomachs of salmon (8006 samples) in the western Bering Sea in summer-autumn of 2002–2013 (without differentiation by species and size). Polynomial trend is shown [Volkov, 2016]

Ниже представлены графики, на которых показана единая суточная ритмика у всех размерных групп горбуши, кеты (рис. 8) и нерки (рис. 9) Охотского моря. На графиках линии тренда («полиномиальная 3») имеют одинаковую конфигурацию и отражают суточную ритмику питания у всех размерных классов. Таким образом, применение разных методов приводит к одинаковым результатам. Понятно, что это функция, показывающая направленность генерального хода процессов потребления и переваривания пищи, в действительности же в одно и то же время отдельные особи могут показывать диаметрально противоположную накормленность и иной состав пищи.

У кижуча, чавычи и симы до 20–40 см такая же ритмика проявляется достаточно четко, у более крупных групп основу пищи составляют рыбы и кальмары, для переваривания которых требуется больше времени (2–3 сут), поэтому ритмика выражена слабее.

По такой же схеме происходит суточное потребление доминирующих групп зоопланктона (рис. 10).

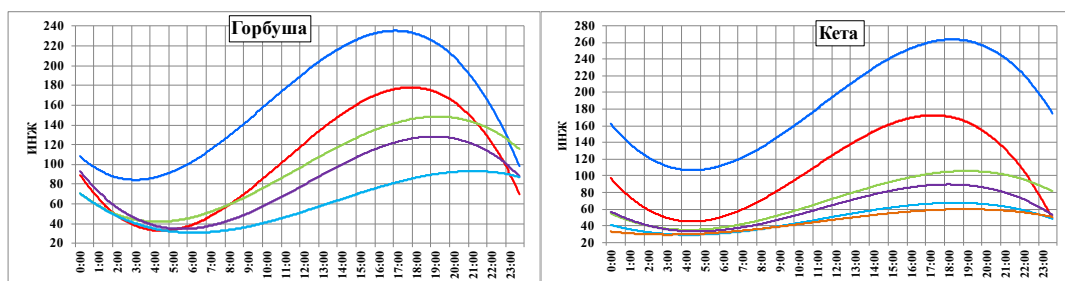


Рис. 8. Суточная ритмика питания горбуши и кеты (ИНЖ, ‰)

Fig. 8. Daily rhythm of feeding for pink salmon and chum salmon (GFI, ‰)

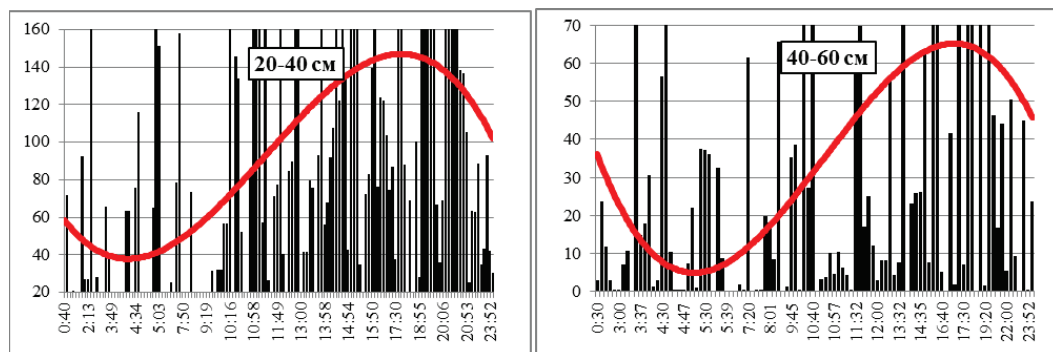


Рис. 9. Суточная ритмика питания нерки (ИНЖ, ‰)

Fig. 9. Daily rhythm of feeding for sockeye salmon (GFI, ‰)

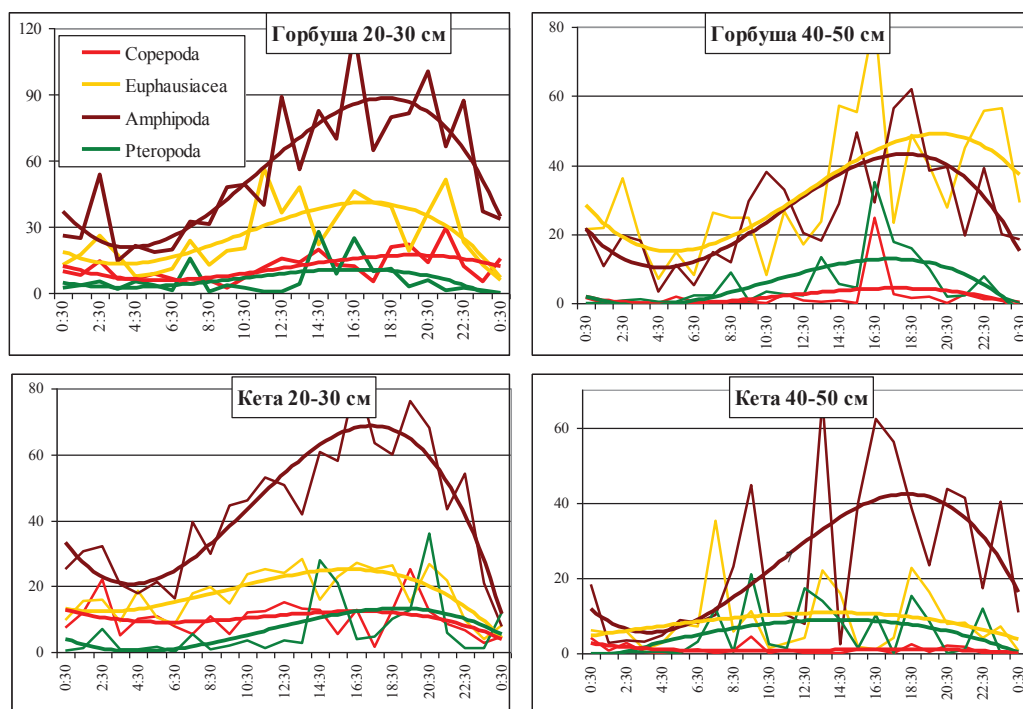


Рис. 10. Суточная динамика доминирующих групп планктона крупной фракции в пище горбуши и кеты (ИНЖ, ‰). Формат линий тренда — «полиномиальная 3». Левая ось — ИНЖ, нижняя — время суток

Fig. 10. Daily dynamics of the dominant groups of species from the large-sized fraction of zooplankton in the food of pink and chum salmon (GFI, ‰). Polynomial (3rd order) trend is shown. The left axis is GFI, the bottom axis is the time of day

Таким образом, можно считать установленной следующую схему питания тихоокеанских лососей: начало питания с рассветом, далее интенсивность возрастает, и наполнение желудков достигает максимума к наступлению ранних сумерек, после чего процесс переваривания пищи преобладает над ее потреблением, в результате чего к окончанию ночи планктон переваривается почти полностью. Такая ритмика указывает в том числе и на то, что лососи являются «зрительными» хищниками, поэтому большую часть времени обитают преимущественно в верхней эпипелагиали (табл. 7), где и располагается их основная кормовая база, и питаются в основном в светлое время суток. Отдельно от других находится чавыча, обладающая способностью заныривать в мезопелагиаль и там отыскивать свою пищу.

Определение СПР. В научной литературе предложено и описано много методов определения СПР [Чучукало, 2006], ни один из которых не является универсальным и не принят в качестве стандартного, поэтому в практике ТИНРО для таких рыб тихоокеанского бассейна, как минтай, сельдь, лососи, и ряда других, основу питания которых составляет зоопланктон, СПР рассчитывается как удвоенная разница между среднемаксимальными и среднeminимальными значениями ИНЖ, ‰ [Волков, 2008]. Полученные таким способом значения СПР для лососей Охотского и Берингова морей и средние по ним приведены в табл. 8.

Таблица 8

СПР тихоокеанских лососей, % от массы рыбы
(Берингово море — данные автора [Волков, 2016])

Table 8

Daily food ration of pacific salmon, % of the fish weight [Volkov, 2016]

Длина, см	Горбуша			Кета			Нерка			Кижуч			Чавыча		
	Охотское	Берингово	Среднее	Охотское	Берингово	Среднее	Охотское	Берингово	Среднее	Охотское	Берингово	Среднее	Охотское	Берингово	Среднее
10–15	7,6	7,0	7,3	8,0	9,0	8,5	7,3	7,1	7,2	8,9	–	–	–	5,9	–
15–20	6,5	6,1	6,3	6,6	6,2	6,4	6,6	5,4	6,0	8,2	–	–	6,2	6,0	6,1
20–30	5,4	5,1	5,3	5,2	4,7	5,2	6,1	4,5	5,3	6,7	5,8	6,3	5,7	5,1	5,4
30–40	4,6	3,3	4,0	3,4	3,4	3,7	3,8	3,5	3,7	6,1	4,7	5,4	5,6	4,5	5,1
40–50	4,0	3,2	3,6	3,0	3,0	3,3	2,8	2,5	2,7	5,1	3,4	4,3	5,7	3,1	4,4
50–60	3,2	3,1	3,2	2,8	2,2	3,0	2,6	2,8	2,7	4,4	2,6	3,5	3,2	1,9	2,6
60–70	–	–	–	2,2	1,8	1,1	–	2,1	2,1	6,4	1,9	4,2	4,5	1,5	3,0
70–80	–	–	–	1,9	1,7	1,0	–	–	–	–	–	–	4,0	1,1	2,6

Количественное распределение желудков лососей по акватории Охотского моря и ЮКР на картах (экз.) и распределение по месяцам на графиках (%) за 1988–2023 гг. (рис. 11–16). Основное внимание уделяется Охотскому морю как нерестовому водоему лососей, а ЮКР служит для них транзитной зоной при миграциях производителей в Охотское море и скате молоди в Тихий океан, что и показывают приведенные ниже рис. 11–16.

Лососи 10–15 см. Сеголетки горбуши в открытой части моря начали появляться в июле, наибольшая численность отмечена в августе, их находки были приурочены к прибрежно-шельфовой зоне Охотского моря и отсутствовали в Центральной котловине в водах ЮКР. Небольшое количество желудков сеголеток кеты (80) прибавлены к следующему классу. У других видов эта размерная группа в наших материалах отсутствовала.

Лососи 15–20 см. Сеголетки и молодь всех лососей также не начали покидать Охотское море и в водах ЮКР отсутствовали. Основная часть горбуши, кеты и нерки из этой группы наблюдалась в октябре, а кижуча, чавычи и симы — в августе.

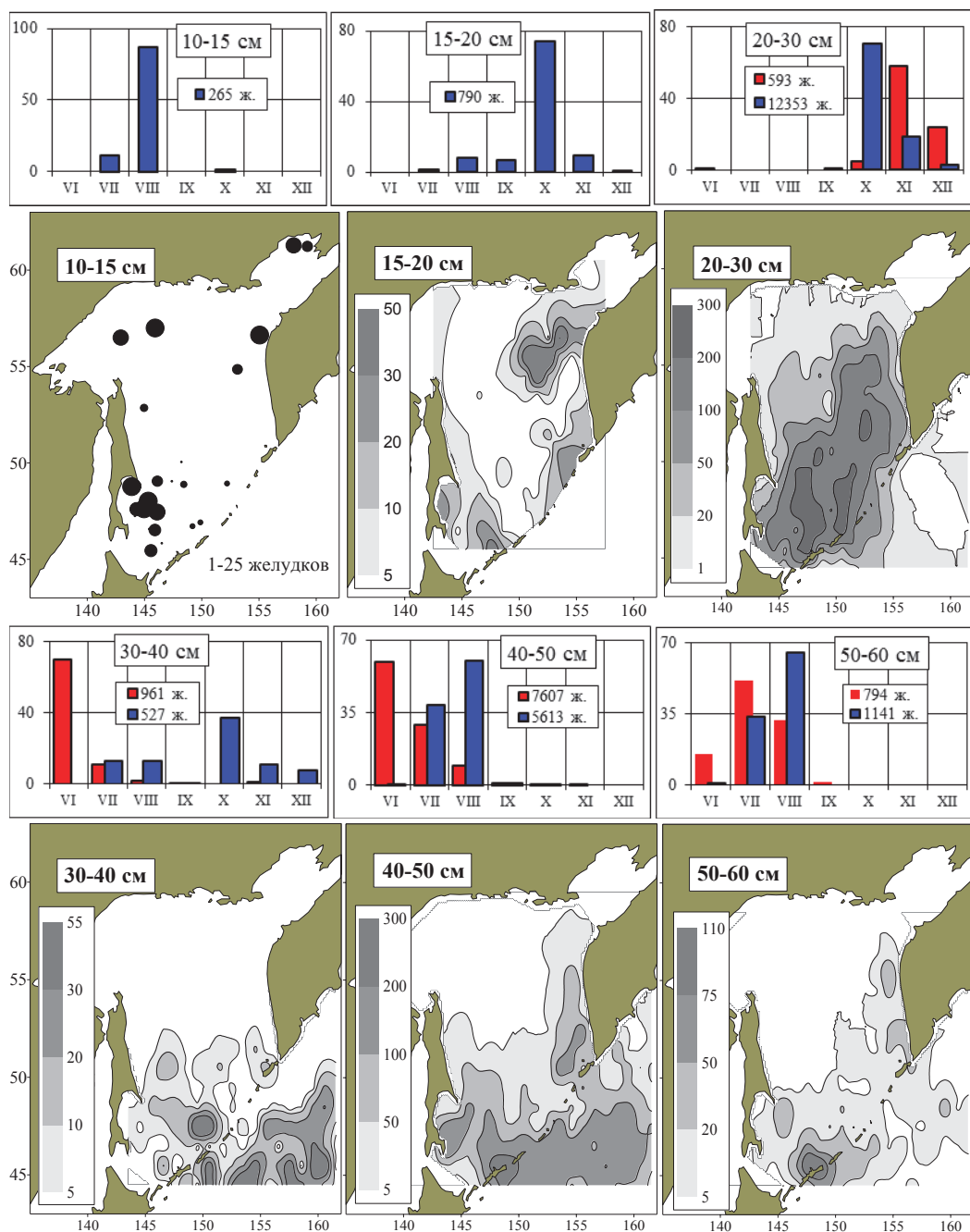


Рис. 11. Распределение количества желудков размерных групп горбуши по акватории (на картах). Здесь и далее их распределение по месяцам (%) и общее количество (на графиках); Охотское море — синий цвет, ЮОКР — красный

Fig. 11. Spatial distribution of the number of sampled stomachs, by size groups of pink salmon. Hereinafter: total number and percentage by month (%); Okhotsk Sea — blue, South-Kuril area — red

Лососи 20–30 см. Если судить по количеству желудков, то в Охотском море это самая многочисленная группа с максимумом в октябре у всех лососей (кроме кижуча), которая уже начала мигрировать из Охотского моря в ЮОКР, где максимальная численность отмечена в ноябре-декабре.

Лососи 30–40 см. Это малочисленная группа с промежуточным положением: небольшая часть горбуши и кеты, которая доросла до этих размеров, покидает Охотское

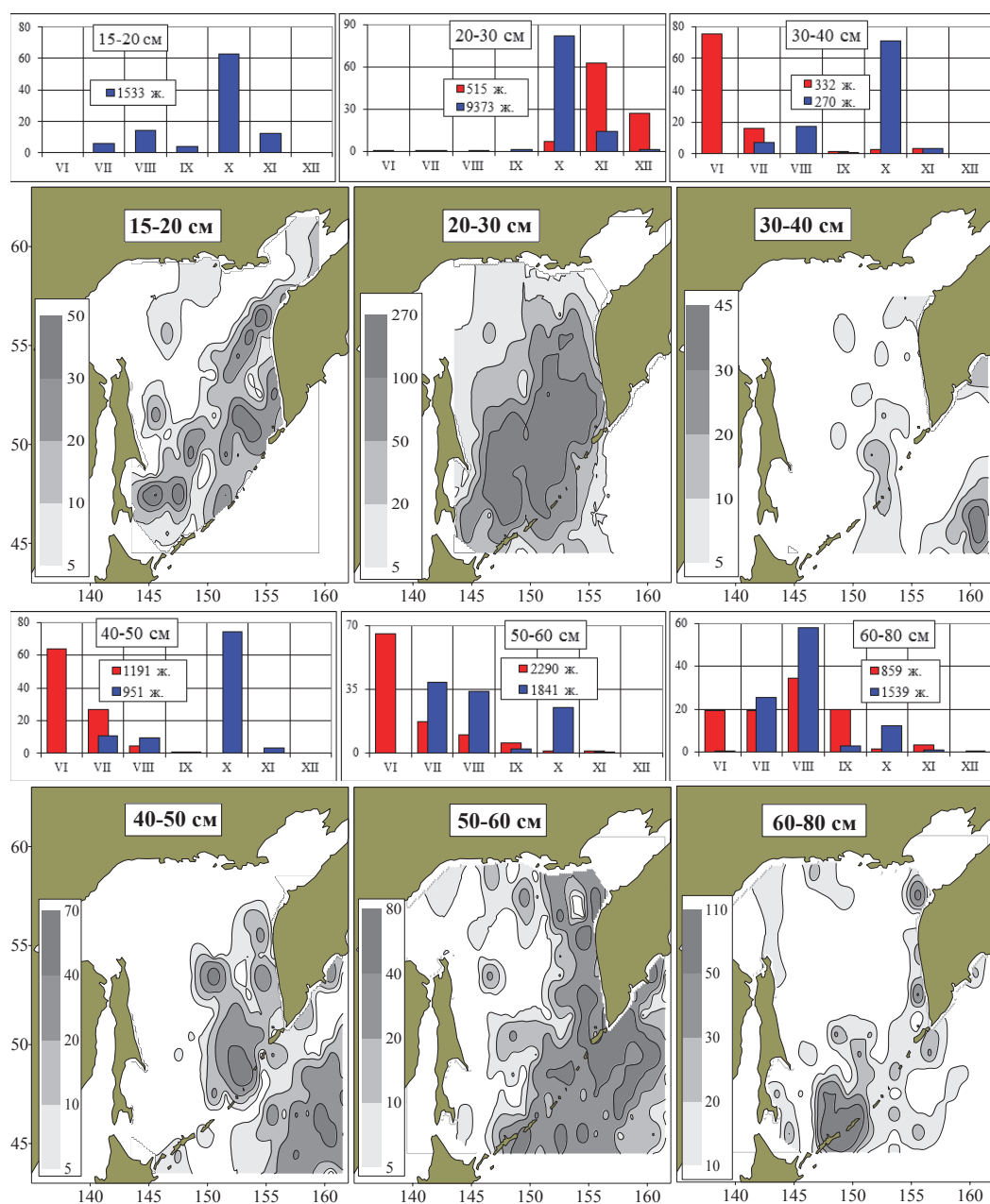


Рис. 12. Распределение количества желудков размерных групп кеты

Fig. 12. Distribution of the number of sampled stomachs, by size groups of chum salmon

море, а более многочисленная часть уже подошла в ЮКР и начала миграцию в Охотское море к местам нереста. У прочих лососей просматривается та же ситуация, хотя и менее четко вследствие недостаточных объемов данных.

Лососи 40–50, 50–60 см и более. Это, как правило, половозрелые рыбы, готовые занять свои нерестилища.

Очевидно, что облавливаемость сеголеток и молоди лососей длиной 10–15 и 15–20 см крупноячейными пелагическими травами меньше, чем в действительности, на порядок и более, хотя в научных целях травы дополняются мелкоячейными вставками. В какой-то мере это помогает судить об относительной численности мелких рыб. Начиная с длины 20–30 см численность желудков в уловах возрастает до

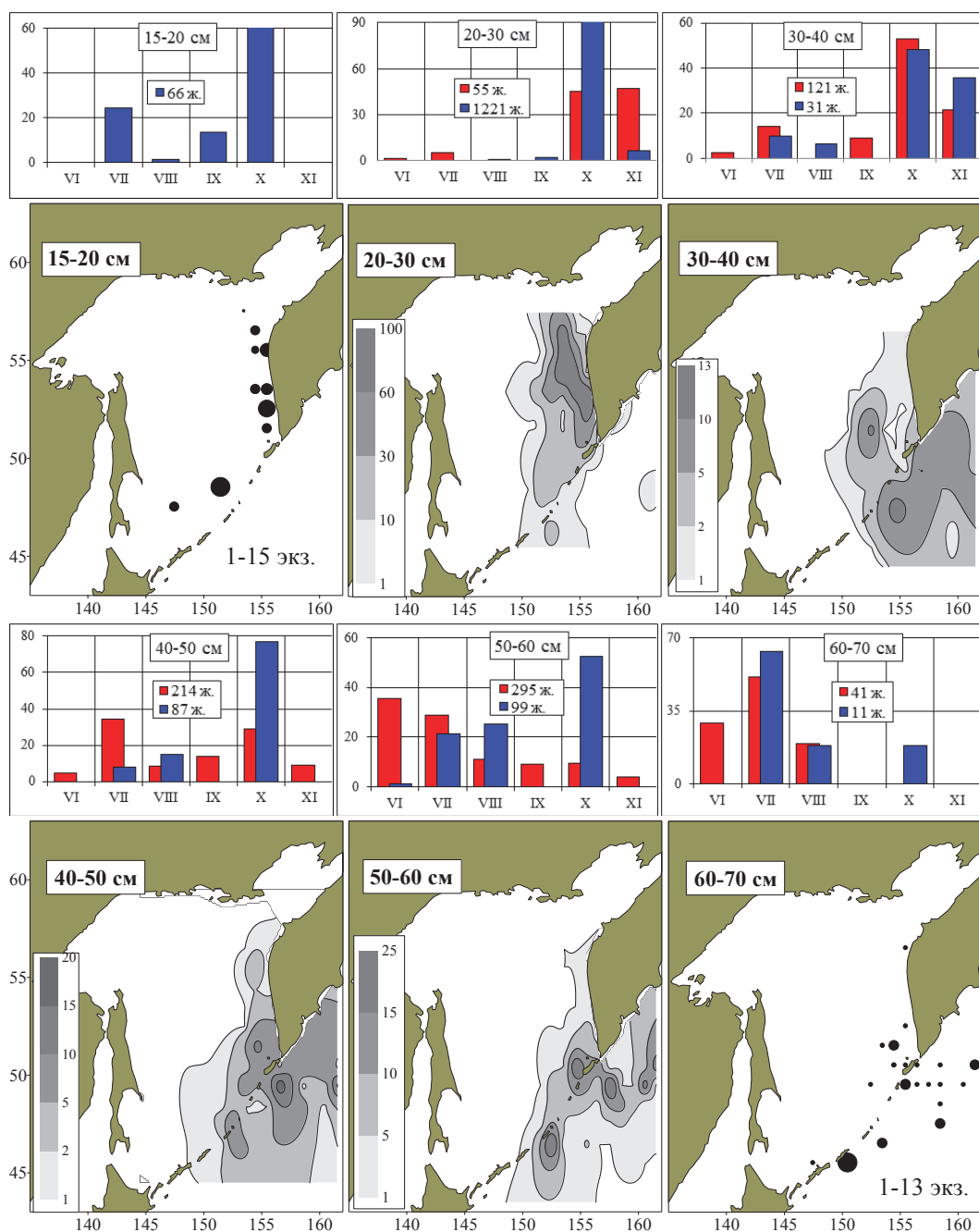


Рис. 13. Распределение количества желудков размерных групп нерки

Fig. 13. Distribution of the number of sampled stomachs, by size groups of sockeye salmon

максимальной, а затем закономерно уменьшается по мере перехода в последующие размерные группы.

Распределение желудков всех видов и размеров лососей показывает общую тенденцию к образованию массовых скоплений в западной части моря к югу от 59° с.ш., это подтверждается и результатами промысла (см. рис. 7, табл. 7 и 8). Отсюда следует вывод, что среди лососей главными потребителями зоопланктона являются в первую очередь горбуша, затем кета и нерка, и основной пресс, соответственно, ложится на копепод, гиперид, эвфаузиид и птеропод в водах

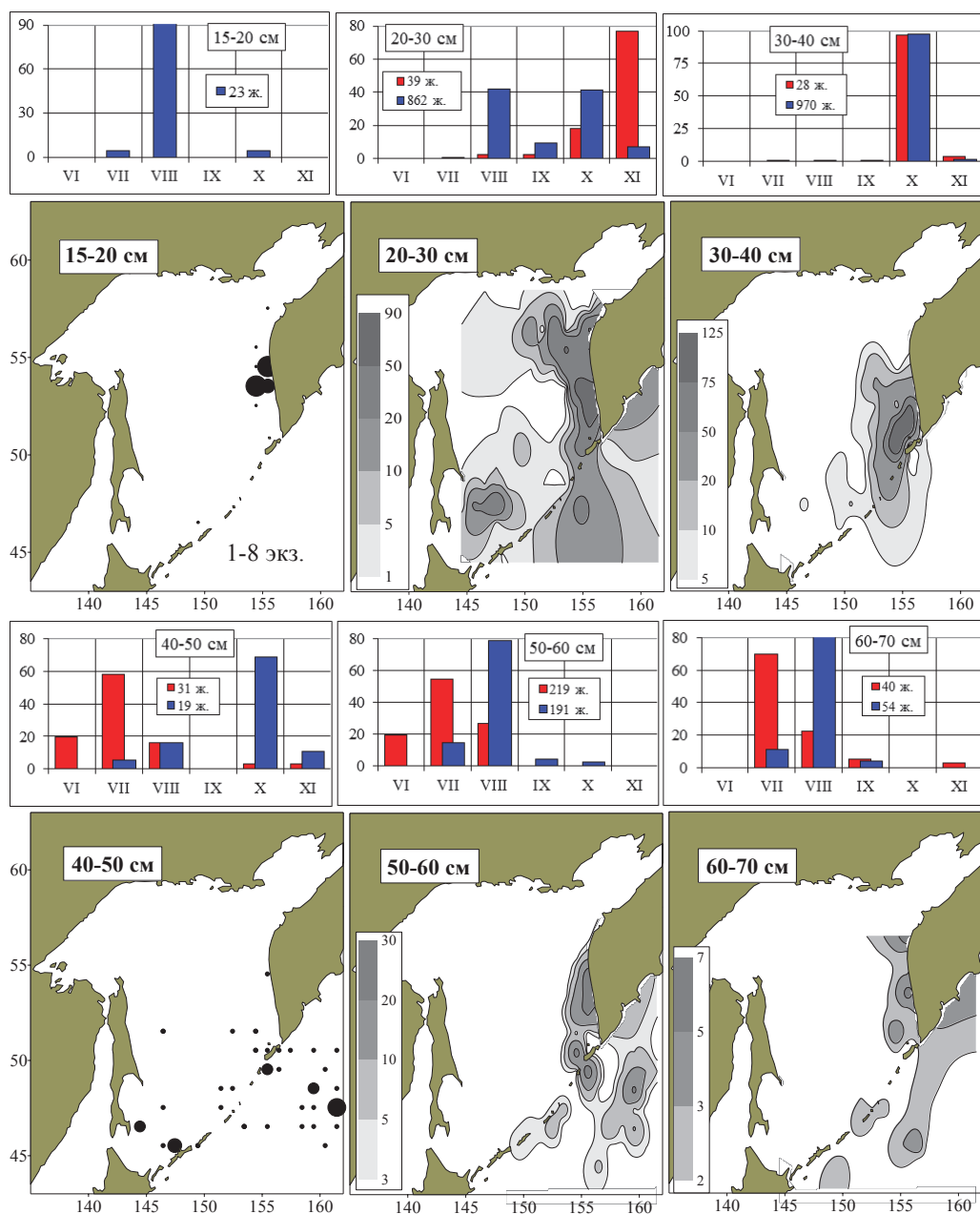


Рис. 14. Распределение количества желудков размерных групп кижуча
 Fig. 14. Distribution of the number of sampled stomachs, by size groups of coho salmon

западной Камчатки и ЮКР, причем длится это достаточно короткое время (см. графики на рис. 11–16).

Расчет потребления массовых групп и видов зоопланктона, доминирующих в пище горбуши, кеты и нерки. Прилагаемые ниже табл. 9–11 имеют прикладной характер и предназначены для расчета потребления массовых групп и видов зоопланктона, доминирующих в пище горбуши, кеты и нерки, для чего все содержимое таблиц от «Соперода» до «Нектон» включительно следует перемножить на итоговый результат оценки в тоннах, полученный в отдельных рейсах или рассчитанный для какого-либо периода (сутки, декада и т.п.). Итоговый результат будет выражен в килограммах, который также легко перевести в тонны или тысячи тонн.

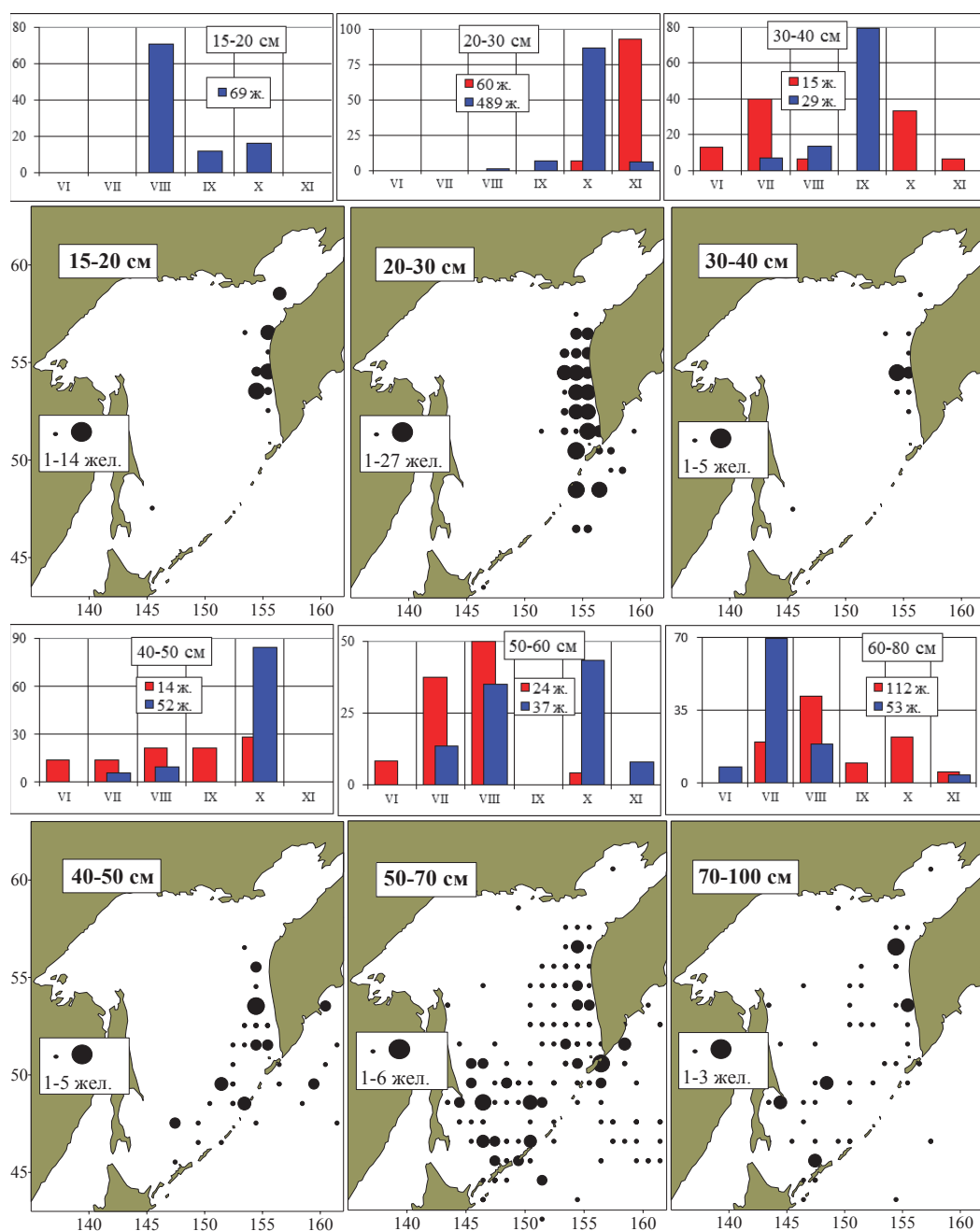


Рис. 15. Распределение количества желудков размерных групп чавычи

Fig. 15. Distribution of the number of sampled stomachs, by size groups of chinook salmon

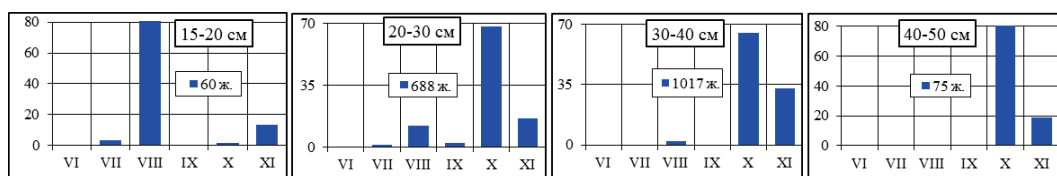


Рис. 16. Помесячное распределение количества желудков размерных групп симы в Охотском море, %

Fig. 16. Monthly distribution of the number of stomachs sampled in the Okhotsk Sea, by size groups of masu salmon (%)

Таблица 9

СПР 1 т каждого размерного класса горбуши Охотского моря
(здесь и далее: последние 3 строки в таблице имеют справочный характер), кг

Table 9

Daily food ration for 1 ton of each size class of pink salmon in the Okhotsk Sea
(hereinafter: the last 3 lines in the table are for reference only), kg

Состав пищи горбуши	Размерные классы, см					
	10–15	15–20	20–30	30–40	40–50	50–60
СПР для 1 т рыбы, кг	76	65	54	46	40	32
Copepoda	29,9	17,3	5,3	17,1	6,9	1,3
<i>Neocalanus plumchrus</i>	29,1	13,7	3,7	0,2	0,2	0,2
<i>N. cristatus</i>	0,1	3,7	1,4	16,4	5,9	1,1
Euphausiacea	6,5	10,0	13,7	10,7	14,4	13,5
Furcilia	2,4	1,0	0,3	0,2	0,5	0,1
<i>Thysanoessa longipes</i>	3,8	5,4	10,0	8,8	11,5	9,9
<i>Th. raschii</i>	0,4	2,4	1,5	0,2	0,3	0,4
<i>Euphausia pacifica</i>	0,0	1,4	2,0	1,7	2,3	3,1
Amphipoda	12,2	22,2	23,7	8,1	8,4	6,8
<i>Themisto pacifica</i>	10,6	15,2	13,0	6,2	7,2	6,0
<i>Primno macropa</i>	1,8	3,3	9,7	2,0	1,0	0,7
Larvae Decapoda	1,9	0,4	0,7	0,2	0,2	0,5
Pteropoda (<i>Limacina helicina</i>)	2,7	5,6	2,6	2,0	3,7	2,3
Chaetognatha (<i>Sagitta elegans</i>)	0,1	4,8	3,6	2,6	1,2	0,1
Рыбы+Кальмары	9,9	4,1	2,1	3,5	4,9	6,9
<i>Clupea pallasii</i> (лич.)	7,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Gadus chalcogrammus</i> (лич.)	3,3	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1
Прочие	12,9	0,7	2,2	1,8	0,4	0,6
Планктон	75,7	60,9	51,9	42,5	35,1	25,1
Нектон	0,3	4,1	2,1	3,5	4,9	6,9
Месячный рацион 1 т рыб, кг	2280	1950	1620	1380	1200	960
ИНЖ, ‰	284	165	108	93	81	62
Масса тела, г	19	67	170	484	1271	1893
Кол-во рыб в 1 т, экз.	52632	14925	5882	2066	787	528

Таблица 10

СПР 1 т каждого размерного класса кеты Охотского моря, кг

Table 10

Daily food ration for 1 ton of each size class of chum salmon in the Okhotsk Sea, kg

Состав пищи кеты	Размерные классы, см							
	10–15	15–20	20–30	30–40	40–50	50–60	60–70	70–80
СПР для 1 т рыбы, кг	80	66	52	34	30	28	22	19
Copepoda	35,8	9,9	5,2	2,0	1,0	0,2	0,2	0,1
<i>Neocalanus plumchrus</i>	35,8	7,5	3,4	0,6	0,6	0,2	0,1	0,1
<i>N. cristatus</i>	0,0	1,8	1,6	1,4	0,4	0,0	0,0	0,0
Euphausiacea	2,8	13,7	9,4	5,4	5,5	7,4	4,8	5,4
Furcilia	0,6	0,7	0,4	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Thysanoessa longipes</i>	1,8	9,2	5,3	3,9	3,5	4,0	2,7	2,2
<i>Th. raschii</i>	0,0	2,3	1,4	0,4	1,2	0,8	0,4	0,2
<i>Euphausia pacifica</i>	0,3	1,5	1,9	0,4	0,5	0,1	0,2	0,6
Mysidacea	1,4	1,6	1,4	0,2	0,1	0,0	1,7	0,0
Amphipoda	30,5	22,7	19,0	17,4	12,3	4,2	0,4	1,2
<i>Themisto pacifica</i>	27,1	14,8	11,3	13,1	7,6	3,6	1,4	1,0
<i>Th. libellula</i>	0,0	0,9	0,3	0,5	0,3	0,1	0,1	0,0
<i>Primno macropa</i>	3,5	7,0	7,4	3,8	4,4	0,5	0,1	0,2

Окончание табл. 10
Table 10 finished

Состав пищи кеты	Размерные классы, см							
	10–15	15–20	20–30	30–40	40–50	50–60	60–70	70–80
Decapoda (лич.)	0,4	0,3	0,5	0,3	0,7	0,2	3,8	0,0
Pteropoda	1,5	3,9	2,5	0,9	4,5	4,5	0,0	2,6
<i>Clione limacina</i>	1,3	1,4	0,4	0,6	2,4	3,0	2,8	1,3
<i>Limacina helicina</i>	0,2	2,5	2,1	0,3	2,1	1,4	1,0	1,2
Coelenterata	0,0	0,1	0,5	0,7	1,3	2,0	2,2	2,6
<i>Beroe cucumis</i>	0,0	0,0	0,3	0,2	0,7	1,5	1,6	1,8
<i>Aglantha digitale</i>	0,0	0,1	0,2	0,5	0,6	0,5	0,5	0,8
Chaetognatha (<i>S. elegans</i>)	7,6	7,1	6,5	0,8	0,3	0,2	0,1	0,0
Tunicata (<i>Oikopleura</i> sp.)	0,0	5,4	6,3	0,2	0,9	4,6	0,8	0,0
Кальмары	0,0	0,2	0,4	3,8	2,1	1,6	0,9	0,8
Рыбы	0,0	1,2	0,4	2,3	1,4	3,1	7,3	6,3
Планктон	80,0	64,6	51,2	27,9	26,5	23,3	13,9	11,9
Нектон	0,0	1,4	0,8	6,1	3,5	4,7	8,2	7,1
Месячный рацион 1 т рыб, кг	2400	1980	1560	1020	900	840	660	570
ИНЖ, ‰	275	185	127	85	60	55	49	42
Масса тела, г	18	72	148	540	1258	2247	3518	5166
Кол-во рыб в 1 т, экз.	55556	13889	6757	1852	795	445	284	194

Таблица 11

СПР 1 т каждого размерного класса нерки Охотского моря, кг

Table 11

Daily food ration for 1 ton of each size class of sockeye salmon in the Okhotsk Sea, kg

Состав пищи нерки	Размерные классы, см					
	15–20	20–30	30–40	40–50	50–60	60–70
СПР для 1 т рыбы, кг	73	66	61	38	28	26
Copepoda	18,2	7,3	4,5	1,2	2,1	1,0
<i>Neocalanus plumchrus</i>	10,1	4,7	0,0	0,1	0,1	0,0
<i>N. cristatus</i>	4,7	2,2	0,5	0,8	1,2	0,7
<i>Eucalanus bungii</i>	1,8	0,3	4,0	0,4	0,7	0,3
Euphausiacea	11,0	22,1	12,8	12,1	8,6	11,3
<i>Thysanoessa longipes</i>	3,4	9,7	3,3	5,1	6,4	10,5
<i>Th. raschii</i>	7,0	7,2	1,5	4,3	0,2	0,0
<i>Euphausia pacifica</i>	0,0	3,8	3,8	2,2	0,5	0,7
Mysidacea	2,4	8,8	0,1	0,0	0,0	0,0
Amphipoda	24,5	19,7	30,0	14,6	8,6	5,4
<i>Themisto pacifica</i>	16,8	9,1	28,0	12,8	7,9	5,2
<i>Primno macropa</i>	5,3	1,7	1,8	1,6	0,6	0,3
Decapoda (larvae)	2,9	1,3	0,9	1,0	0,3	0,0
Pteropoda (<i>L. helicina</i>)	8,9	5,2	9,8	4,9	2,6	1,6
Chaetognatha (<i>S. elegans</i>)	7,9	7,6	3,1	0,2	0,0	0,0
Tunicata (<i>Oikopleura</i> sp.)	0,0	3,1	0,6	0,0	0,0	0,0
Кальмары	0,0	0,2	2,4	3,7	5,1	1,2
Рыбы	0,6	0,3	0,5	1,4	1,2	5,8
Планктон	72,9	66,0	61,8	34,1	22,3	19,3
Нектон	0,6	0,2	0,0	0,6	0,8	5,8
Месячный рацион 1 т рыб, кг	2190	1980	1830	1140	840	780
ИНЖ, ‰	163	89	52	46	33	37
Масса тела, г	77	177	498	1234	2028	3225
Кол-во рыб в 1 т, экз.	12987	5650	2008	810	493	310

Заключение

По материалам данных базы «Трофология» за 1990–2023 гг. исследованы характеристики питания лососей с учетом календарных сроков и пространственной локализации их размерных классов. Были определены доминирующие в пище лососей виды и группы конкретных пищевых объектов и их доступность по времени и глубине обитания. Установлено единообразие суточной ритмики питания лососей для всех размерных групп, а также время (месяцы) максимальных концентраций размерных групп лососей, чтобы можно было выделять участки и периоды наиболее активного потребления основных видов пищи и в дальнейшем привязывать их кормовую базу к конкретным промежуткам времени (месяцам), что может служить «трофологическим календарем».

Рассчитаны СПР, составлена таблица значений СПР для всех видов лососей и размерных групп, которая показывает сходство с показателями Берингова моря, а несходство в предпочтениях к видам пищи, вероятно, является следствием разницы в структуре планктонного сообщества.

Предложены прикладные таблицы, пригодные для количественных расчетов тотального потребления пищи размерными группами лососей с преимущественным питанием зоопланктоном, т.е. горбуши, кеты и нерки.

В 2024 г., согласно прогнозу (сайт vniro.ru), вылов лососей по Дальневосточному бассейну по сравнению с 2023 г. снизится примерно вдвое и прежде всего за счет горбуши, но все же ее доля в общем вылове лососей должна быть более 50 %. Логично ожидать пропорционального снижения пресса лососей на планктонное сообщество верхней эпипелагиали, которое в дневное время составляет основу их кормовой базы, но в это время имеет наиболее низкие суточные показатели.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Всем участникам экспедиций, в которых были собраны и обработаны материалы, объединенные в базы данных ТИНРО.

The author is thankful to all colleagues who collected and processed the materials on zooplankton and feeding of salmon in marine expeditions, combined in the TINRO databases.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объекта.

The author declares that he has no conflict of interest. This article does not concern any research with using animals as a subject.

Список литературы

Беляев В.А., Канзепарова А.Н. Итоги лососевой путины в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2022 г. // Бюл. № 17 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2023. — С. 3–12. DOI: 10.26428/losos_bull17-2023-3-12. EDN: RMSXDP.

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. Желетелые в пище тихоокеанских лососей // Бюл. № 16 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2022. — 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. Особенности питания горбуши, кеты и нерки во время анадромных миграций // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 128–136.

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.

Волков А.Ф., Косенок Н.С. Единообразие суточной ритмики питания у лососей рода *Oncorhynchus* // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 2(22). — С. 200–210.

Волков А.Ф., Косенок Н.С. Суточная ритмика питания горбуши, кеты и кижуча в северо-западной части Тихого океана (3-суточная станция, 21.07–24.07.2006 г., 48°28' с.ш., 159°01' в.д.) // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — С. 151–154.

Канзепарова А.Н., Ваизова И.А., Никифоров А.И., Беляев В.А. Итоги лососевой путины в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2023 г. // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2024. — № 18. — С. 3–18. DOI: 10.26428/losos_bull18-2024-3-18. EDN: BVDOAV.

Темных О.С., Шевляков Е.А., Канзепарова А.Н. Дальневосточная лососевая путина — 2019 // Бюл. № 14 изучения лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2019. — С. 3–22.

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

Шевляков Е.А., Канзепарова А.Н., Шевляков В.А. и др. Итоги лососевой путины в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне в 2020 г., перспективы вылова горбуши в 2021 г. // Бюл. № 15 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2020. — С. 3–16.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Абакумов А.И. и др. Состав и современное состояние сообществ рыб эпипелагиали Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 4. — С. 587–597.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообщества рыб пелагиали западной части Берингова моря // Биол. моря. — 1988а. — № 2. — С. 56–65.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообщества рыб пелагиали тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов // Биол. моря. — 1988б. — № 4. — С. 54–62.

Шунтов В.П., Темных О.С. Дальневосточная лососевая путина–2016: хорошие результаты, успехи и ошибки в прогнозах и традиционный провал ВНИРО на путях объявленных им инновационных прорывов в прогнозировании численности и уловов рыб // Бюл. № 11 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016. — С. 3–13.

Шунтов В.П., Темных О.С. Дальневосточная лососевая путина–2017 через призму политики и соответствия теории и практике // Бюл. № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2017. — С. 3–14.

Шунтов В.П., Темных О.С. Дальневосточная лососевая путина–2018: абсолютный исторический рекорд, обеспеченный камчатской горбушей // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 3–13.

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

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

Walker R.V., Sviridov V.V., Urawa Sh., Azumaya T. Spatio-temporal variation in vertical distribution of Pacific salmon in the ocean // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 193–201.

References

Belyaev, V.A. and Kanzeperova, A.N., Results of salmon fishery in the Far-Eastern fishery basin in 2022, in *Bull. no. 17 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 17 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO, 2023, pp. 3–12. doi 10.26428/losos_bull17-2023-3-12. EDN: RMSXDP.

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., 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., Features of pink, chum and sockeye salmon feeding habits during the anadromous migrations, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1994, vol. 116, pp. 128–136.

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

Volkov, A.F. and Kosenok, N.S., Similarity of Diurnal rhythms of Pacific Salmon feeding, *Vopr. Rybolov.*, 2005, vol. 6, no. 2, pp. 200–210.

Volkov, A.F. and Kosenok, N.S., Daily rhythm of feeding of pink salmon, chum salmon and coho salmon in the northwestern Pacific Ocean (3-day station, July 21–24 July 2006, 48°28' N, 159°01' E), *Byull. no. 1 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. No. 1 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006, pp. 151–154.

Kanzeparova, A.N., Vaizova, I.A., Nikiforov, A.I., and Belyaev, V.A., Results of salmon fishery in the Far-Eastern fishery basin in 2023, *Bulletin on the study of Pacific salmon in the Far East*, Vladivostok: TINRO, 2024, no. 18, pp. 3–18. doi 10.26428/losos_bull18-2024-3-18. EDN: BVDOAV.

Temnykh, O.S., Shevlyakov, E.A., and Kanzeparova, A.N., Far Eastern Salmon Fishing Season 2019, in *Byull. N 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 14 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 3–22.

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.

Shevlyakov, E.A., Kanzeparova, A.N., Shevlyakov, V.A., Somov, A.A., and Starovoitov, A.N., The results of the salmon season in the Far Eastern fishery basin in 2020, the prospects for the catch of pink salmon in 2021, 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. 3–16.

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., Abakumov, A.I., Shvydkij, G.V., Temnych, O.S., Vdovin, A.N., Startsev, A.N., and Shebanova, M.A., The composition and present state of epipelagic fish communities in the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 1990, vol. 30, no. 4, pp. 587–597.

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., and Efimkin, A.Ya., The composition and current state of the pelagic fish community in the western part of the Bering Sea, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1988, vol. 14, no. 2, pp. 56–65.

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., and Efimkin, A.Ya., The composition and current state of the Pacific Pelagial fish community in Kamchatka and the Kuril Islands, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1988, vol. 14, no. 4, pp. 54–62.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., Far Eastern Salmon Fishing Season-2016: Good results, successes and errors in forecasts, and the traditional failure of VNIRO on the ways of the announced by it innovative breakthroughs in forecasting the fish abundance and catch sizes, in *Byulleten' no. 11 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 11 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, pp. 3–13.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., Far Eastern Salmon Fishing Season-2017 through the prism of policy and compliance with theory and practice, in *Byulleten' no. 12 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin No. 12 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2017, pp. 3–14.

Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S., *Dal'nevostochnaya lososevaya putina–2018: absolyutnyy istoricheskiy rekord, obespechenny kamchatskoy gorbushey*, in *Byulleten' no. 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bulletin no. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 3–13.

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

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

Walker, R.V., Sviridov, V.V., Urawa, Sh., and Azumaya, T., Spatio-temporal variation in vertical distribution of Pacific salmon in the ocean, *NPAFC Bull.*, 2007, no. 4, pp. 193–201.

Поступила в редакцию 11.06.2024 г.

После доработки 13.08.2024 г.

Принята к публикации 13.09.2024 г.

The article was submitted 11.06.2024; approved after reviewing 13.08.2024;
accepted for publication 13.09.2024