

УДК 597.552.511–152.6

В.П. Шунтов, О.С. Темных, С.В. Найденко*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**ЕЩЁ РАЗ О ФАКТОРАХ, ЛИМИТИРУЮЩИХ
ЧИСЛЕННОСТЬ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ
(*ONCORHYNCHUS* SPP., СЕМ. SALMONIDAE)
В ОКЕАНИЧЕСКИЙ ПЕРИОД ИХ ЖИЗНИ**

Сопоставляются два разных представления о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей в морской и океанический периоды жизни. Согласно традиционным взглядам, в морских и океанических эпипелагических биотопах запасы пищи ограничены и за нее между видами р. *Oncorhynchus* наблюдается жесткая конкуренция, особенно со стороны горбуши *O. gorbuscha*. В результате снижается численность и ухудшаются некоторые биологические показатели как самой горбуши, так и других видов лососей. Также традиционно считается, что в морской период жизни лососей фактором, жестко ограничивающим их распространение, служат отрицательные аномалии поверхностной температуры воды, при которых ухудшается и пищевая обеспеченность этих рыб. По другим представлениям, сформировавшимся в 1980-е гг. в ТИНРО-центре при комплексном экосистемном изучении биологических ресурсов дальневосточных морей и Северной Пацифики, запасы пищи в обширном нагульном ареале лососей жестко не ограничены, а сами лососи играют второстепенную роль в трофических сетях субарктической пелагиали. Не подтвердились и выводы о крайне значительной стенотермности лососей, особенно в отношении низких температур. В зимний период они даже встречаются на севере Берингова моря и в по-арктически суровом Охотском море. В пользу представлений, сформировавшихся при экосистемных исследованиях, приводятся новые данные, полученные в 2018 г., когда биомасса российских лососей, в первую очередь за счет горбуши, достигла исторического максимума и был получен абсолютно рекордный российский вылов в 677,9 тыс. т.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, трофические связи, конкуренция за пищу, температурные аномалии, динамика численности, экологическая емкость, кормовая база.
DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-3-22.

Shuntov V.P., Temnykh O.S., Naydenko S.V. Once again on factors limiting the number of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp., fam. Salmonidae) during the oceanic period of their life // Izv. TINRO. — 2019. — Vol. 196. — P. 3–22.

Two different views on factors limiting the abundance of pacific salmon in the marine period of their life are compared. According to traditional point of view, food resources are

* Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, e-mail: shuntov.vp@yandex.ru; Темных Ольга Сергеевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: olga.temnykh@tinro-center.ru; Найденко Светлана Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: svetlana.naydenko@tinro-center.ru.

Shuntov Vyacheslav P., D.Biol., professor, principal researcher, e-mail: shuntov.vp@yandex.ru; Temnykh Olga S., D.Biol., principal researcher, e-mail: olga.temnykh@tinro-center.ru; Naydenko Svetlana V., Ph.D., leading researcher, e-mail: svetlana.naydenko@tinro-center.ru.

limited in the marine and oceanic epipelagic biotopes, so a strong competition for food exists between different species of genus *Oncorhynchus* or between pink salmon *O. gorbuscha* and other species that makes their abundance lower and biological conditions worse. Negative anomaly of the sea surface temperature is considered traditionally as a factor controlling the salmon's distribution in the ocean because of the food supply worsening. The other point of view is proposed by authors in the 1980s and is based on comprehensive ecosystem studies of the Far Eastern Seas and the North Pacific. Following to this view, the food resources do not limit the abundance of salmon, which play secondary roles in trophic networks within the subarctic epipelagic layer. Besides, these data do not confirm stenotherm habits of salmon, particularly in conditions of low temperature (salmon could be found in the northern Bering and Okhotsk Seas even in winter). In favor of the latter view, new data are presented for 2018, when the highest biomass of the Russian salmon was observed, primarily due to pink salmon abundance, and the absolutely record Russian catch of pacific salmon in 677,200 t was landed.

Key words: pacific salmon, trophic relations, competition for food, temperature anomaly, stock dynamics, carrying capacity, food supply.

Введение

(краткая история и состояние проблемы)

Тихоокеанские лососи *Oncorhynchus* spp. в связи с их исключительной ценностью и благодаря многочисленности, а также относительно нетрудным и не очень затратным промысловым операциям при их добыче занимают особое место среди промысловых биологических ресурсов. Поэтому неслучайно, что этим рыбам посвящена обширная литература, включая крупные обобщения, а с середины прошлого столетия изучение тихоокеанских лососей и регулирование их промыслового использования координируются на международном уровне [Карпенко, Гриценко, 2010; Зиланов, 2017].

Известно, что жизненный цикл тихоокеанских лососей четко подразделяется на три самостоятельных этапа: пресноводный, прибрежно-эстуарный и океаническо-морской. По понятным причинам до середины прошлого столетия регулярные исследования биологии лососей осуществлялись в основном в пресных водах, т.е. в местах воспроизводства, и частично в прибрежье, куда по рекам скатывалась их молодь.

Собственно океаническо-морской период жизни, т.е. время основного нагула лососей, стал изучаться только с середины 20-го столетия. Это стало возможным в связи с развернувшимся в то время крупномасштабным японским дрейфтерным промыслом в местах нагула и на путях преданадромных миграций лососей. Результаты этих наблюдений были обобщены североамериканскими и японскими специалистами, помимо статей, в монографии «Salmon of the North Pacific Ocean» [Manzer et al., 1965]. Основной упор в ней был сделан на уточнение и описание нагульной части ареалов, закономерностей количественного распределения и миграций лососей. Тема лимитирующих факторов в морской период их жизни, кроме поверхностной температуры воды, в то время не затрагивалась.

С середины 1970-х гг. Северотихоокеанской рыболовной комиссией (INPFC) была организована подготовка серии сводок по биологии каждого вида тихоокеанских лососей, которые в дальнейшем послужили основой для крупного обобщения [Pacific Salmon Life Histories, 1991]. В главах этого обобщения, посвященных каждому виду лососей, наряду с пресноводным и эстуарным этапами описывается и океаническо-морской период, а также рассматриваются вопросы динамики численности и факторы, ее обуславливающие, в том числе промысловый пресс, особенно крупномасштабный японский дрейфтерный лов этих рыб.

В 1950-е гг. были начаты исследования морского периода жизни лососей и в России (СССР), при этом информация также собиралась с помощью дрейфтерных сетей. Накопленные и опубликованные во многих статьях данные были обобщены в сводке руководителя этих работ И.Б. Бирмана [2004]. Будучи представителями известной научной школы Г.В. Никольского [1965, 1974], И.Б. Бирман и его ученики при объяснении распространения и количественного распределения, а также динамики численности лососей в обширных морских и океанических биотопах и ландшафтах

исходили из постулатов, полученных при изучении рыб более локальных внутренних водоемов. В частности при таком подходе особое значение придавалось косвенным, а не количественным данным о численности и биомассе рыб, а также их кормовой базе. При этом о пищевой обеспеченности, как правило, судили по биологическим показателям — темпу роста, плодовитости, времени полового созревания и составу рационов. А среди лимитирующих факторов при объяснении распространения, как и в первой американской сводке [Manzer et al., 1965], абсолютное значение придавалось поверхностной температуре воды. Среди факторов, определяющих условия нагула лососей в морях и океане, особенно подчеркивались дефицит пищи и жесткая конкуренция за нее. При этом утверждалось, что горбуша при высокой численности «подавляет» не только других лососей, но и свои смежные поколения. При широком международном сотрудничестве эти представления получили распространение среди североамериканских и японских специалистов.

В 1980–1990-е гг. масштаб экспедиционных работ в дальневосточных морях и Северной Пацифике значительно расширился. В России такие исследования проходили по двум направлениям. С одной стороны, продолжались наблюдения на дрейфтерных судах (российских и японских). Но в то же время в ТИНРО-центре были развернуты крупномасштабные экосистемные исследования биологических ресурсов путем комплексных траловых, гидробиологических, гидрологических и трофологических съемок, включая тихоокеанских лососей с учетом всех сезонов года: от летне-осенних откочетов (из прибрежных вод после ската молоди из рек) в акватории зимнего обитания в Северной Пацифике до возвращения после полового созревания к местам размножения.

Специалисты, проводившие исследования на дрейфтерных судах, в большом количестве публикаций, в том числе обобщающих работах [Волобуев, Волобуев, 2000; Гриценко и др., 2000, 2001; Кловач, 2003; Ерохин, 2007; Современное состояние..., 2010; Справочные материалы..., 2010; Волобуев, Марченко, 2011; Карпенко и др., 2013; Бугаев, 2015а, б], в очередной раз подтверждают свою приверженность представлениям школы И.Б. Бирмана о морской экологии лососей. При этом к прежним постулатам относительно дефицита пищи в морях и океане, жесткой конкуренции за нее и подавления других видов лососей горбушей добавились новые, еще более радикальные и категоричные заключения. Так, наряду с доминирующей над другими лососями горбушей стала рассматриваться и искусственная японская кета, которая не только «исчерпала» экологическую емкость океаническо-морской пелагиали для лососей, но также вызвала нарушение структуры и функционирования нектонных сообществ в масштабе Северной Пацифики. Из этого следовал вывод, что из-за переполнения пелагических экосистем искусственными лососями не имеет перспектив дальнейшее развитие пастбищного лососеводства.

Чтобы примирить два доминирующих вида (горбушу и искусственную кету), было предложено считать, что они служат примером принципа конкурентного взаимного исключения Гаузе. В реальности же в морской период жизни эти виды являются комплементарными или сопутствующими. Как это ни покажется странным, но в работах данного направления акценты при изучении пищевых отношений лососей делаются только на конкуренцию в пределах р. *Oncorhynchus* без учета использования той же кормовой базы другим нектоном (планктоноядными видами, потребляющими, как и лососи, главным образом копепод, эвфаузиид и амфипод).

Отмеченная устойчивость в представлениях о морской экологии лососей объясняется не только солидарностью с авторитетными (и даже выдающимися) основателями научных направлений, но также с недостаточностью и дефицитом исходных данных по экологии этих и других рыб, получаемых в дрейфтерных рейсах. По данным таких экспедиций невозможно судить о тотальной численности нектона, включая лососей, а пробы по питанию рыб из дрейфтерных сетей не являются полноценными. Так, получилось, что и в обычных научных экспедициях облов планктона (в частности в КамчатНИРО, который проводил особенно много дрейфтерных рейсов) осуществлялся в основном в светлое время суток и до глубины только 100 м, в связи с этим данные о кормовой базе рыб, особенно интерзонального макропланктона, сильно занижались.

Напротив, в более чем 250 экспедициях ТИНРО-центра по экосистемному изучению пелагических биологических ресурсов дальневосточных морей и субарктической Пацифики с начала 1980-х гг. ежегодно выполняются комплексные учетные съемки, а траления сопровождаются гидрологическими и планктонными станциями (более 26 тыс., причем облов планктона проводился до 200 м). При этом из уловов каждого траления берутся пробы по питанию основных видов нектона, которые обрабатываются при помощи экспресс-методик. К настоящему времени количество собранных и обработанных желудков превысило 1 млн, в том числе на долю лососей пришлось около 150 тыс. Очевидно, что ценность проб из траловых уловов несопоставимо выше, чем из простоявших в воде несколько часов дрейферных сетей.

Результаты комплексных экосистемных исследований регулярно и до сих пор освещаются в печати, а также представляются на ежегодных сессиях NPAFC и PICES [Шунтов и др., 1993, 2017; Шунтов, 2001, 2010, 2016; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008, 2011, 2013, 2017; Naydenko, 2010; Заволокин, 2014; Найденко, Темных, 2016; Шунтов, Волвенко, 2017; Горбатенко, 2018].

В контексте изложенного выше в первую очередь следует подчеркнуть принципиально новые результаты экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных российских вод и сопредельных вод Северной Пацифики — сведения о значительно более высокой, чем традиционно представлялось многие годы, их био- и рыбопродуктивности. Было показано, что в холодное время года среднеголетняя биомасса зоопланктона в эпипелагиали уменьшается только примерно в 2 раза и в целом остается довольно высокой: весной — 1843,4 млн т, летом — 1697,1, осенью — 1272,0, зимой — 890,3 млн т [Шунтов, Волвенко, 2017]. Концентрации макропланктона (главной пищи планктоноядных лососей) по периодам лет в теплое время года изменялись в пределах: Берингово море — 519–928 мг/м³ (с максимумом в 1996–2005 гг.), Охотское море — 334–1159 (с максимумом в 1980–1990 и 1991–1995 гг.), северо-западная часть Тихого океана — 518–871 мг/м³ (с максимумом в 2006–2010 гг.) [Шунтов, 2010]. Средняя биомасса нектона в российской экономической зоне оценивалась в разные периоды от 50 до 100 млн т (в среднем 81,3 млн т), а общее количество нектона в субарктической Пацифике — несколько первых сотен миллионов тонн (из них не менее 200 млн т мезопелагические виды) [Шунтов, 2016; Шунтов и др., 2017]. В 1980-е гг., когда численность лососей начала увеличиваться после многолетней депрессии, на их долю в нектоне дальневосточных морей и сопредельных вод Северной Пацифики приходилось 1–2 %, а в 2000-е гг. она увеличилась до 4–8 %. Среднегодовое потребление пищи нектоном в эпипелагиали в разные периоды лет оценено в 210,4–327,3 млн т, а в слое 0–1000 м — 389,0–516,0 млн т, из которых лососями потреблялось всего 4,0–8,0 млн т. При этом доля лососей в общем потреблении пищи составляла в эпипелагиали Берингова моря 1,0–5,0 %, Охотского моря — 0,5–1,0, прикурильских океанических вод — менее 1,0, восточнокамчатских океанических вод — 5,0–15,0 % [Шунтов, Темных, 2011; Шунтов, 2016; Шунтов и др., 2017]. Столь скромная доля лососей в крупномасштабном биологическом балансе исключает правдоподобность заключений об особой роли конкуренции за пищу именно в пределах р. *Oncorhynchus*. Существенно и то, что после ухода скатившейся молоди в открытые воды лососи не образуют косяков и стай (неслучайно дрейферные порядки измеряются километрами). Нагульная часть ареала этих рыб составляет около 17 млн км². Это вся субарктическая Пацифика между азиатским и североамериканским материками. При рассеянном обитании и высокой подвижности им не нужны значительные концентрации пищи.

Приведенные выше аргументы по-прежнему игнорируются в основном сторонниками представлений о жесткой конкуренции и ограниченности пищи в океане. Весной 2017 г. Объединенным пленумом Научного совета по гидробиологии и ихтиологии РАН, Гидробиологического общества РАН и Межведомственной ихтиологической комиссии был принят и высоко оценен доклад представителя лососевой камчатской школы (КамчатНИРО) М.В. Коваля (http://www.sevin.ru/scientific_council/hydrobiology/meeting_25.03.17.html) о роли трофического фактора в формировании продукции по-

пуляций тихоокеанских лососей. Как и ранее, в докладе повторялись выводы о жесткой (межвидовой и внутривидовой) конкуренции за пищу, определяющей уровень численности видов *Oncorhynchus*, а также ограниченности кормовых ресурсов в морях и океане. Повторилась и «демонизация» горбуши, которая доминирует над другими лососями и ухудшает их биологические показатели.

На подобных позициях в основном остаются североамериканские и японские ученые [Nagasawa, 2000; Kaeriyama et al., 2009; Batten et al., 2017; Dale et al., 2017; Debertain et al., 2017; Jeffrey et al., 2017; Ruggerone, Irvine, 2018]. Хотя справедливости ради можно добавить, что в последней, недавно увидевшей свет крупной коллективной сводке «The oceanic ecology of Pacific salmon and trout» [2018, Beamish, editor] в нескольких главах имеется довольно много ссылок на результаты экосистемных исследований ТИНРО-центра морского периода жизни лососей. В определенной степени это связано с тем, что в авторский коллектив этого обобщения вошло несколько российских ученых. Но не только поэтому. Как замечено выше, на ежегодных международных встречах представляются доклады о результатах экосистемных исследований ТИНРО-центра.

Значительные расхождения в настоящее время имеются и в представлениях о влиянии на динамику численности лососей (и других рыб) климато-гидрологических условий, особенно в морской период жизни. Вообще отрицать влияние климата и его аномалий на лососей невозможно, и это было ясно давно, еще когда исследования лососей были сосредоточены на местах размножения и во время ската молоди в морские прибрежья. Давно было установлено, что в течение продолжительного инкубационного периода (с осени до начала весны) успешность воспроизводства зависит от водного режима. В районах с суровым континентальным климатом при ограниченном поступлении грунтовых вод или слабом снежном покрове нередко наблюдается промерзание нерестовых бугров. Осенью же пагубными для отложенной икры могут быть обильные паводки.

Второй критический этап воспроизводства лососей после пресноводного — выход их молоди в морское побережье, где в высокоградиентном гидрологическом режиме происходит ее адаптация к соленой воде. На данном этапе большое значение, кроме того, имеет состояние кормовой базы и пресс различных хищников.

Важность пресноводного и эстуарного периодов в формировании численности поколений признается и в настоящее время. Однако во многих публикациях акцент делается на решающее значение смертности в морской и океанический нагульный периоды.

Помимо рассмотренных выше мнений о дефиците пищи и жесткой конкуренции за нее в числе решающих факторов называются около 13 различных климато-гидрологических показателей и индексов атмосферной циркуляции, смена циркуляционных атмосферных режимов, а чаще всего (как и ранее) аномалии поверхностной температуры. При этом влияние поверхностной температуры и ее отрицательные аномалии рассматриваются не только как решающий осязаемый фактор, но и через формирование кормовой базы. Без каких-либо доказательств утверждается, что при отрицательных аномалиях температуры более низкими бывают запасы и концентрации зоопланктона, а в итоге наблюдается повышенная смертность среди лососей. Особенно пагубным в свете этих представлений считается зимний период. При этом постулируются заключения о том, что через стратосферные мосты температурные аномалии могут передаваться из Индийского и Атлантического океанов в Северную Пацифику и сказываться на численности отдельных стад лососей [Nagasawa, 2000; Кляшторин, Любушин, 2005; Котенев и др., 2010, 2015; Кровнин и др., 2010; Фигуркин, 2014; Бугаев, Тепнин, 2015].

Что касается волн численности различных рыб (в том числе лососей, минтая и дальневосточной сардины) в связи с циклическими изменениями различных атмосферных и климатических индексов, то уверенность в четкой зависимости между ними привела к крупным ошибкам в прогнозировании тенденций в динамике численности, в том числе и в опубликованной во ВНИРО весьма содержательной монографии Л.Б. Кляшторина и А.А. Любушина [2005]. В частности, в ней начало очередного спада численности лососей прогнозировалось с середины 1990-х гг. Очередной срок

значительного снижения запасов лососей был обозначен на 2012–2015 гг. [Котенев и др., 2015]. Но, как увидим ниже, численность лососей на российском Дальнем Востоке в целом оставалась на высоком уровне и в конце 1990-х гг., а в 2018 г. достигла исторического максимума.

В некоторых упомянутых выше публикациях отражаются результаты многочисленных экосистемных экспедиций ТИНРО-центра и приведено много фактов эвритермности лососей в пределах «лососевых» диапазонов температуры воды. У всех видов лососей и сам этот диапазон оказался шире, особенно в отношении низких температур. Еще в 1990-е гг. было установлено, что даже в зимний период в верхних слоях южной части Охотского моря молодь горбуши образует значительные концентрации. Температура воды при этом составляет 0,5–2,5 °С, а местами даже минус 0,5 °С. На зимовках на севере Японского моря обнаружены горбуша и сима, но здесь они зимой держатся в придонных горизонтах на границе шельфа и свала глубин. Аналогичные зимовки симы отмечены и при промысле минтая в тихоокеанских водах южных Курильских островов, а чавычи — на границе шельфа и свала северной части Берингова моря. Важно, что все лососи далеко не всегда привязаны к верхней эпипелагиали. Мечением доказано, что всем видам тихоокеанских лососей доступна вся толща эпипелагиали, а чавыче — несколько сотен метров. Очевидно, что это снижает их зависимость от поверхностной температуры воды. Лососи приемлемую температуру в поверхностных слоях могут найти и при летнем прогреве, и при сильном зимнем охлаждении.

В истории науки вообще нередки ситуации, когда длительное время существуют разногласия и даже альтернативные представления о различных природных явлениях. В конечном итоге по мере накопления фактов и дискуссий взгляды сближаются, а расхождения нивелируются.

Что касается темы настоящей статьи о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей в морской и океанический периоды жизни, то в данном случае сама природа в 2016–2018 гг. представила весьма контрастный сюжет, который значительно усиливает одни позиции и ослабляет другие. Некоторые результаты и анализ количественных оценок лососей и условий их обитания в дальневосточном бассейне России в эти годы представлены ниже.

Материалы и методы

В перечисленных выше публикациях, а также в 16 томах с таблицами численности и биомассами nekтона и nekтобентоса (Атлас..., 2003–2006; Нектон..., 2003–2006; Макрофауна..., 2014а–д) и в 5 аналогичных томах по зоопланктону дальневосточных морей российских вод (Сетной зоопланктон..., 2016а–д) детально излагаются методики выполнения комплексных съемок ТИНРО-центра, а также количественной обработки биологической информации. Они включают оценки численности и биомасс с использованием коэффициентов уловистости для разных видов и размерных групп, а также экспресс-методы обработки проб планктона и пищевых трактов рыб и беспозвоночных. Хотя объемы морских и океанических исследований тихоокеанских лососей в последние годы сократились, тем не менее в 2016–2018 гг. ТИНРО-центр организовал и осуществил комплексные учетные съемки во время осенних посткатадромных миграций в океан и летних преданадромных миграций в северо-западной части Тихого океана на охотоморском направлении и в Беринговом море. Лососей и остальной сопутствующий nekтон облавливали пелагическими оттертралами с распорным щитком на поверхности со скоростью около 4,5 уз, коэффициент уловистости для молоди размером до 30 см принимался 0,4, более крупных рыб — 0,3. Продолжительность тралений составляла 1 ч. При каждом тралении выполнялись гидрологические и планктонные станции, а из уловов брали пробы по питанию всех многочисленных рыб, которые сразу же обрабатывались с помощью экспресс-методик. Наблюдения проводили круглосуточно. Летние съемки перед Курильскими островами были выполнены в 2016 г. — 31.05–07.07, в 2017 г. — 01–30.06, в 2018 г. — 30.05–14.07, а осенние съемки в Охотском море в 2016 г. — 08.10–18.11, в 2017 г. — 11.10–13.11, в 2018 г. — 14.10–02.11.

Результаты и их обсуждение

В 2016 г. общебассейновый вылов тихоокеанских лососей при прогнозе 332 тыс. т составил 438,8 тыс. т (в том числе горбуша — 264,8 тыс. т, кета — 116,2, нерка — 50,0 тыс. т). Большая часть общего вылова пришлась на бассейн Охотского (306,9 тыс. т) и Берингова (85,7 тыс. т) морей. В карагинском, западнокамчатском, амурском, южнокурильском промысловых районах и в Татарском проливе подходы горбуши были хорошими, что отразилось на уловах и заполнении нерестилищ. Перед путиной в океанических водах прикурильского района на акватории около 1,1 млн км² экспедицией ТИНРО-центра было учтено 310 млн экз. этого вида при их общей биомассе в 290 тыс. т. Предполагалось также, что недоучтенной горбуши в наиболее удаленных восточных океанических водах оставалось еще до 10–15 % (Шунтов, Темных, 2016). Таким образом, общий объем вылова в промрайонах Охотского моря неплохо соответствовал учетным данным в океане.

Повышенное внимание к оценке подходов горбуши в 2016 г. связано с тем, что именно поколение от нереста этих производителей обеспечило уникальную по масштабам путину–2018. В весенне-летний период 2017 г. из рек бассейна Охотского моря скатилось не менее 5 млрд сеголеток горбуши. Наиболее вероятно, что их было несколько больше, так как не была учтена молодь в Амуре и северо-западной части Охотского моря. Неполным был учет и на западной Камчатке [Каев и др., 2017; Шунтов, Темных, 2017]. Значительный скат горбуши подтвердила стандартная осенняя съемка ТИНРО-центра, выполненная 11.10–13.11.2017 г. (рис. 1). Было учтено рекордное количество молоди горбуши — 2,7 млрд экз. Ранее, в благополучные для размножения годы, чаще всего численность молоди учитывалась в пределах 1,0–1,5 млрд экз. Небольшие уловы в западной части моря (рис. 1) связаны с тем, что здесь разрезы выполнялись в ноябре, т.е. в конце съемки, когда из-за быстрого штормового выхолаживания вод молодь сместилась в восточную и южную части моря.

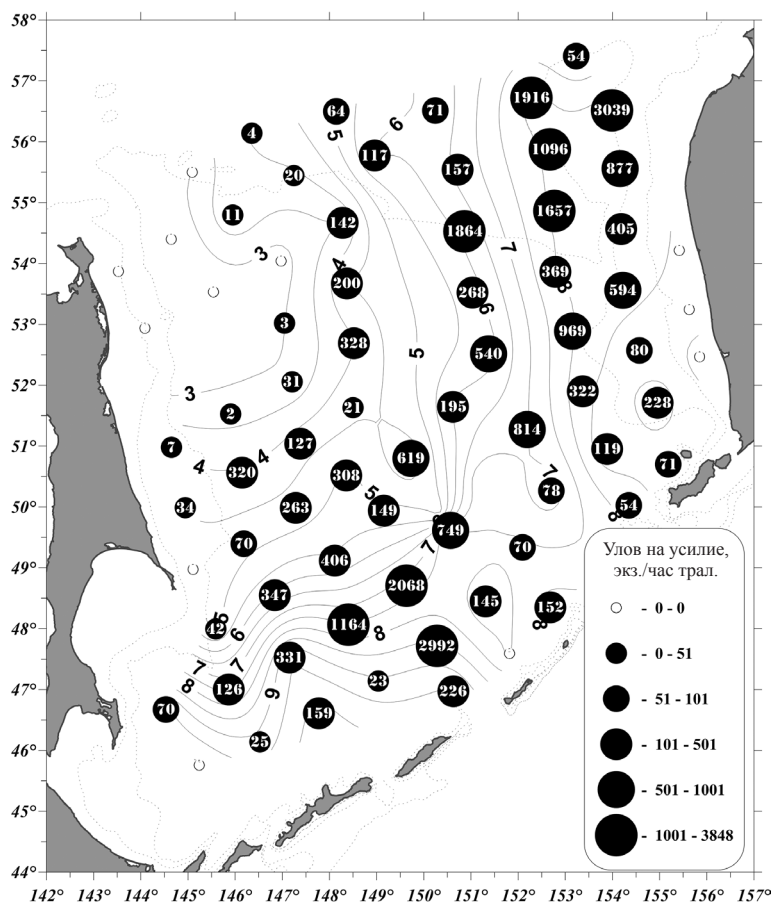


Рис. 1. Распределение уловов (экз./час трал.) сеголеток горбуши в Охотском море 11.10–13.11.2017 г.

Fig. 1. Distribution of CPUE (ind./hour of trawling) for pink salmon juveniles in the Okhotsk Sea on October 11 — November 13, 2017

Таким образом, еще с осени четко обозначилась перспектива обильной путины в охотоморском бассейне в 2018 г., так как обычно промысловая доля горбуши превышает суммарный вылов остальных видов лососей. Общий вылов лососей на весь Дальневосточный регион был спрогнозирован рыбохозяйственной наукой в объеме около 490,0 тыс. т, в том числе горбуши — 339,0 тыс. т, из которых на долю Охотского моря пришлось соответственно 364,4 и 260,5 тыс. т. В среднемноголетнем плане это весьма солидные цифры.

Очевидно, что окончательная величина предстоящих нерестовых подходов (в первую очередь горбуши, у которой промысловый запас определяет поколение только одного года) зависит от масштабов смертности в течение длительного периода — с конца осени до начала лета (ноябрь-июнь). Поэтому очередная путина ожидалась не только с особым интересом, но и с некоторой тревогой, тем более что в зимний сезон 2017/18 г. в приалеутских водах, где зимует западноберингоморская горбуша, преобладали положительные аномалии поверхностной температуры, а южнее на широте южных Курильских островов и о. Хоккайдо, т.е. в водах, сопредельных с Субарктическим фронтом, где зимуют охотоморские стада горбуши, отрицательные аномалии. Выше уже отмечалось, что многие специалисты придают зимним поверхностным аномалиям очень большое значение.

О конкретных масштабах подходов на путях миграций на берингоморском направлении можно судить только по промысловым береговым уловам, так как морских учетов в 2018 г. не проводилось. О хорошей зимней выживаемости здешней горбуши свидетельствуют результаты путины в карагинско-олюторском районе: при прогнозе 62,7 тыс. т выловлено 107,1 тыс. т. Кроме того, наблюдалось переполнение нерестилищ.

На охотоморском направлении перед Курильскими островами (на площади около 1,2 млн км²) на НИС «Профессор Кагановский» 31.05–07.07.2018 г. (начальник экспедиции А.Н. Старовойтов) была выполнена стандартная комплексная учетная съемка (рис. 2). Она в значительной мере охватила основной поток горбуши, идущей к Курильским проливам. Немного недоучтенной осталась рыба в северо-восточной части съемки, где уловы еще достигали 219 экз./час трал. На оконтуренной акватории численность горбуши была оценена в 1,1 млрд экз., а биомасса — в 913 тыс. т. Если иметь в виду рыбу, оставшуюся за последним разрезом, реально допустить, что численность находилась на уровне 1,2 млрд экз., а биомасса — 1,0 млн т (очевидно, что ко времени захода в реки масса горбуши должна увеличиться на 100–200 г, соответственно должна возрасти и общая биомасса). Таким образом, в данном цикле четного поколения (2016/2018 гг.) благоприятными для выживания оказались все три этапа жизненного цикла: пресноводный, эстуарный и океанический, а это бывает далеко не всегда. В итоге суммарная численность горбуши охотоморских стад достигла абсолютно рекордного уровня, что отразилось на ее вылове: в промрайонах Охотского моря — 396,0 тыс. т (на западной Камчатке — 301,3 тыс. т), а во всем дальневосточном бассейне — 511,2 тыс. т.

Похожие ситуации ранее наблюдались только дважды. В 2009 г. перед Курильскими островами было учтено 608 млн экз. горбуши (ее биомасса составила 720 тыс. т), а в 2011 г. — 504 млн экз. (492 тыс. т). Но эти показатели были заметно ниже уровня 2018 г.

Благодаря рекордному вылову горбуши в 2018 г., общебассейновый вылов всех лососей достиг 677,9 тыс. т и превысил показатели всех прежних лет. Однако уловы кеты (111,6 тыс. т), нерки (43,2 тыс. т) и кижуча (10,7 тыс. т) остались на высоком уровне прежних лет (рис. 3). При всех обстоятельствах последняя волна численности с общими уловами лососей более 300 тыс. т пока имеет продолжение, хотя в последние годы как будто обозначалась тенденция к их снижению.

Представления об ограниченности пищи в морях и океанах и жесткой конкуренции за нее, особенно со стороны горбуши, получили распространение в 1950–1960-е гг. В тот период численность лососей была даже ниже, чем в 1970-е гг. Заметный, но не резкий, подъем ее начался на рубеже 1980–1990-х гг., что отразилось и на промысловых уловах (рис. 3). В 2000-е гг. количество лососей увеличилось от уровня 1960-х гг. в несколько раз,

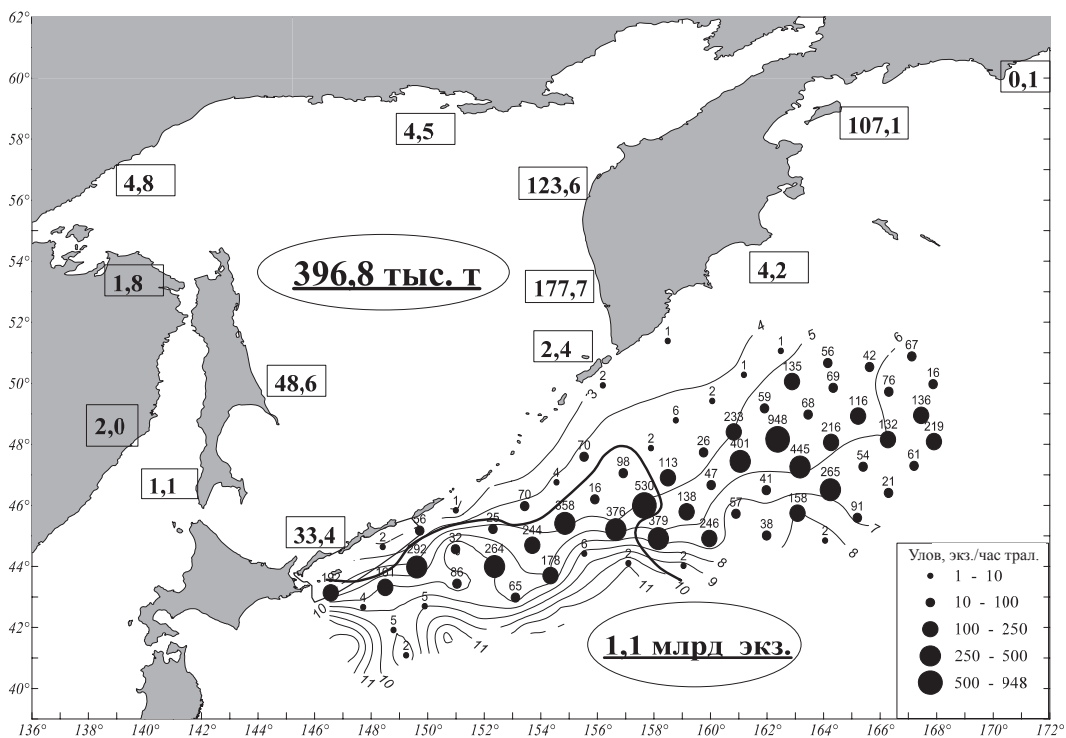


Рис. 2. Распределение уловов (экз./час трал.) горбуши в прикурильских водах северо-западной части Тихого океана 31.05–07.07.2018 г.: тонкие линии — поверхностные изотермы; жирная линия — граница преобладания осенней (южнее) и летней (севернее) форм горбуши; цифры в рамках — прибрежный вылов, тыс. т

Fig. 2. Distribution of CPUE (ind./hour of trawling) for pink salmon in the North-West Pacific at Kuril Islands on May 31 — July 7, 2018: thin lines — SST isolines; bold line — boundary between autumn (south) and summer (north) forms of pink salmon; figures in frames — coastal catch, 10^3 t

и еще более в 2018 г. В такой ситуации в первую очередь напрашивается вывод о недостоверности исходных данных, а следовательно и о сформулированных в 1950–1960-е гг. постулатах об ограниченной экологической емкости обширных морских и океанических акваторий. Тем более, как подчеркивалось выше, в результате многолетних комплексных исследований ТИНРО-центра количественно переоценены планктонные ресурсы, масштабы их потребления nekтоном, а также обилие самого nekтона.

Представленные на рис. 3 графики динамики вылова лососей, которые отражают изменения в их запасах, наглядно показывают, что начавшийся в конце прошлого столетия рост численности планктоноядной горбуши по существу синхронно проходил и у планктоноядных кеты и нерки. В последние 10 лет вылов горбуши в дальневосточном бассейне находился в пределах 147,6–292,4 тыс. т за исключением 2009 г. (421,6 тыс. т), 2011 г. (389,7 тыс. т) и 2018 г. (511,2 тыс. т). Вылов кеты в 2009–2013 гг. составил 75,6–103,0 тыс. т, а в 2014–2018 гг. — 97,7–142,4 тыс. т, т.е. несколько увеличился в последние годы. Вылов нерки в эти временные отрезки изменялся в пределах 28,3–47,1 тыс. т и 38,5–49,9 тыс. т, т.е. также увеличился.

На фоне приведенных бесспорных данных особый интерес представляет информация экспедиции на НИС «Профессор Кагановский» по условиям нагула nekтона в начале лета 2018 г., когда к Курильским проливам подошло рекордное за всю историю наблюдений количество горбуши. Это были стандартные исследования по отработанным методикам. В ближайшем времени по материалам этой экспедиции к печати будет подготовлена серия работ. Здесь же приведем только некоторые количественные оценки, имеющие отношение к теме статьи. На акватории съемки, показанной на рис. 2, в верхней эпипелагиали (0–50 м) было учтено около 9,0 млн т рыбы и 474,7 тыс. т каль-

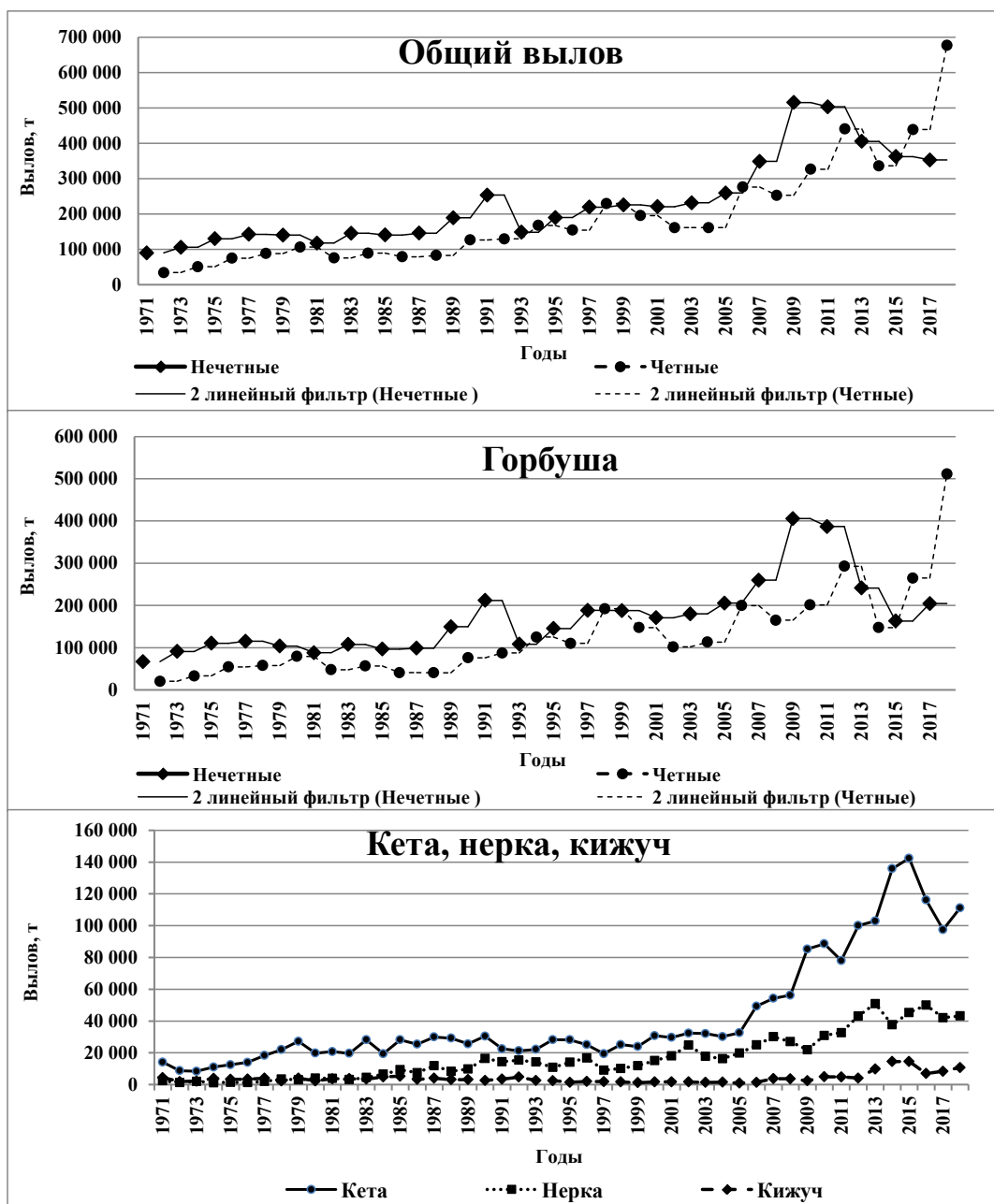


Рис. 3. Динамика промыслового вылова тихоокеанских лососей в дальневосточном бассейне России в 1971–2018 гг.

Fig. 3. Dynamics of commercial catch of pacific salmon in the Far-Eastern Basin of Russia in 1971–2018

маров. На лососей пришлось всего 1,12 млн т, из них 0,91 млн т на горбушу. Из других видов нектона выделяются японский нотоскопел *Notoscopelus japonicus* — 4,9 млн т, японская скумбрия *Scomber japonicus* — 1,9 млн т, дальневосточная сардина *Sardinops melanostictus* — 0,7 млн т. Последние три массовых вида — субтропические рыбы, и в июне они только заходили в прикурильские воды на нагул из зоны Субарктического фронта. Их максимальные концентрации располагались у южной границы основного потока горбуши к Курильским проливам. Эта ситуация типична для последних лет. В частности, в предшествующих экспедициях ТИНРО-центра уже было показано, что массовые южные мигранты (иваси и скумбрия с биомассой до нескольких миллионов

тонн) в основном не вступают в трофические отношения с лососями. Во время летних миграций для этих групп nekтона характерна пространственная и временная разобщенность. Кроме того, даже в местах совместного обитания в южнокурильском районе у южных мигрантов и лососей наблюдается только частичное совпадение их пищевых спектров и отмечается заметная избирательность в питании. У дальневосточной сардины значительную часть рациона составляет фитопланктон, у кеты — желетелье, у скумбрии — мелкие рыбы, а такие кормовые объекты, как амфиподы и птероподы, в основном заметны в питании горбуши и кеты [Чучукало, 2006; Шунтов и др., 2015].

На рис. 4 представлены ряды средних концентраций зоопланктона в июне в эпипелагиали прикурильских вод (неопубликованные данные К.М. Горбатенко за период с момента проведения стандартных съемок по учету лососей, мигрирующих на охотоморском направлении). В 2004–2018 гг. биомасса зоопланктона изменялась от 530,6 до 1374,5 мг/м³, а среднееголетний показатель составил 849,0 мг/м³. Биомасса макропланктона находилась в пределах от 483,5 до 1298,9 мг/м³, составляя в среднем 791,5 мг/м³. В 2018 г. биомасса макропланктона находилась на уровне среднееголетней — 786,7 мг/м³. Этот год особенно выделялся обилием амфипод (гипериид) (рис. 4), предпочитаемой пищи горбуши. О хорошем состоянии кормовой базы для nekтона, кроме приведенных значений обилия, свидетельствуют и расчеты К.М. Горбатенко по соотношению биомасс (запасов) планктона (195414 тыс. т) и nekтона (10031 тыс. т), равному 19,5. Следует отметить, что в питании всех планктоноядных видов лососей,

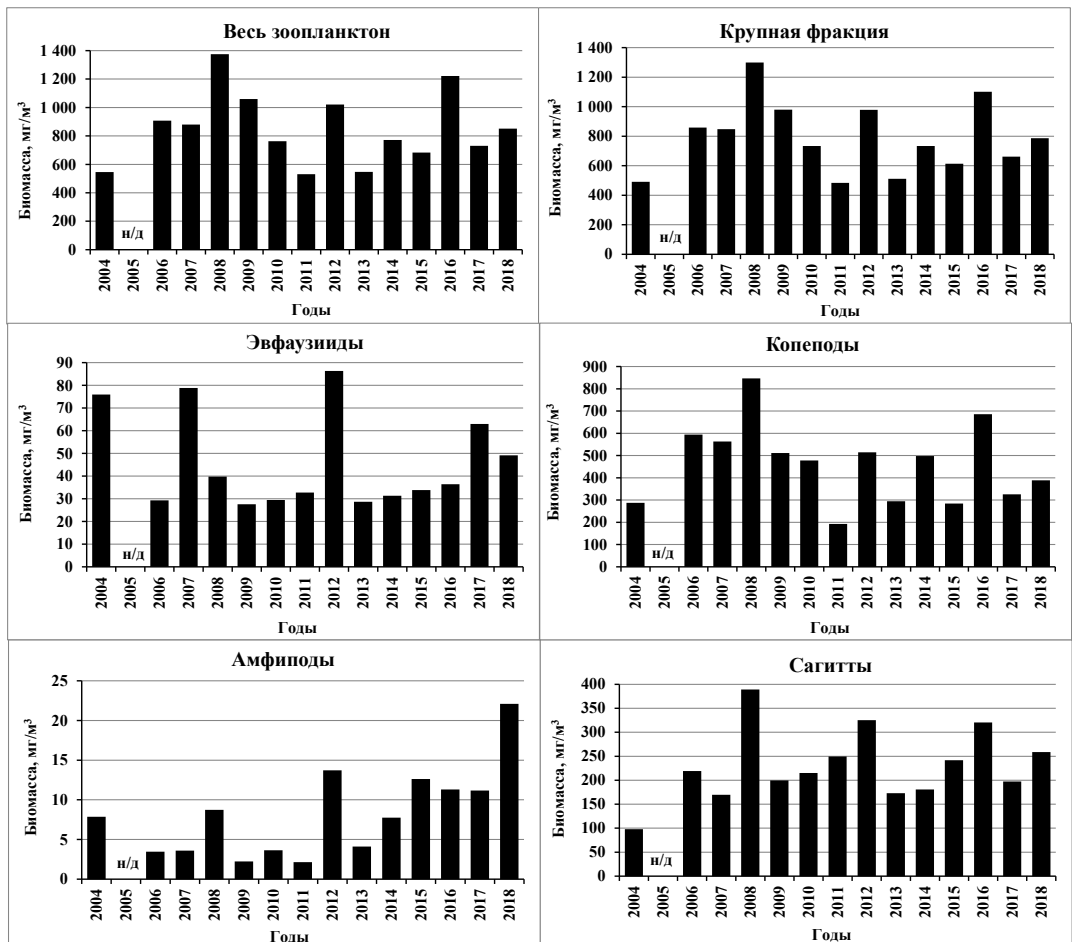


Рис. 4. Динамика средних концентраций зоопланктона в прикурильских водах северо-западной части Тихого океана в 2004–2018 гг. (н/д — нет данных)

Fig. 4. Dynamics of mean annual concentration of zooplankton (mg/m³) in the North-West Pacific at Kuril Islands in 2004–2018 (н/д — no data)

кроме планктона, временами заметную долю имеет мелкий нектон. Но у горбуши в 2018 г., как и ранее, основу питания составляли эвфаузииды, амфиподы и копеподы, а у кеты, кроме того, желетелые и птероподы. Индекс наполнения желудков у горбуши в районах ее основных концентраций составлял около 90 ‰.

Информация о массовых подходах горбуши на беринговоморском и особенно охотоморском направлениях интересна и тем, что стада первого района зимовали при положительных аномалиях поверхностной температуры (южнее Алеутских островов), а второго — при отрицательных (открытые воды севернее западной части Субполярного фронта на широтах о. Хоккайдо и южных Курильских островов). В обоих случаях выживаемость горбуши была высокой, что подтвердилось и ее промысловыми уловами. Кроме того, в очередной раз оказались опровергнуты представления о том, что при отрицательных аномалиях температуры снижается количество зоопланктона. Как видно на рис. 2, даже в июне в широкой полосе вод вдоль Курильской гряды наблюдались низкие температуры воды, но в то же время биомассы зоопланктона были высоки.

Авторы не имели цели подробно осветить в настоящей статье все вопросы, связанные с динамикой лососей и лимитирующими факторами, тем не менее кратко затронем еще две темы. При очень успешной лососевой путине—2018 в целом (при прогнозе 490,0 тыс. т выловлено 677,9 тыс. т) в большинстве случаев вылов лососей в разных районах был близок к прогнозному. Но в двух случаях произошел крупный недолов: в бассейне Амура при прогнозе горбуши в 30,80 тыс. т поймано всего 1,80 тыс. т, а в хабаровской части Татарского пролива при прогнозе 8,60 тыс. т вылов горбуши составил 1,03 тыс. т. В некоторых районах, напротив, вылов значительно превысил прогнозные величины. Например, в карагинско-олюторском районе при прогнозе горбуши в 62,7 тыс. т поймано 107,1 тыс. т, а на западной Камчатке при прогнозе 152,5 тыс. т — 301,3 тыс. т. Как ранее [Шунтов, Темных, 2011, 2016, 2017; Шунтов и др., 2017], так и в настоящее время мы связываем это с тем, что наряду с глобальными факторами (в первую очередь климато-океанологическими и, возможно, космофизическими) на условия обитания и выживания (в основном при воспроизводстве) не меньшее и даже большее влияние оказывают провинциальные, т.е. местные, условия, развитие которых может не соответствовать глобальным событиям.

В последние годы при изучении динамики численности лососей и других рыб обращается внимание на продолжающееся уже около 30 лет потепление в Северном полушарии. Результатом потепления, в частности, является хорошо известное увеличение количества лососей в северобореальных и арктических широтах, но ухудшение воспроизводства этих рыб в южных частях репродуктивных ареалов. В данном случае также нужно иметь в виду, что на воспроизводство лососей оказывают существенное влияние не только местные абиотические и биотические условия, но и популяционные и эндогенные факторы, поэтому при определенном стечении обстоятельств в северных районах при потеплении урожайные поколения могут не сформироваться, а в южных теплых районах, напротив, появиться. Так, на южных Курильских островах (т.е. недалеко от южной границы репродуктивного ареала), где развито искусственное воспроизводство горбуши и кеты, вылов первого вида в последние 10 лет изменялся в пределах 1,6–33,4 тыс. т, а второго — от 5,3 до 18,2 тыс. т. По обоим видам максимальный вылов пришелся на 2018 г.

Заключение

Тема экологической емкости морских и океанических биотопов и связанные с ней вопросы динамики численности рыб и других гидробионтов, а также лимитирующих ее факторов важны не только с познавательных, но и с прикладных позиций. Для лососей это связано, с одной стороны, с регулярной подготовкой промысловых прогнозов и регулированием использования их запасов, а с другой — с развитием пастбищной аквакультуры этих рыб. Как известно, и это кратко освещено в настоящей статье, по данным вопросам сохраняются различные, в том числе альтернативные, взгляды. По-

мимо субъективных причин, что было подчеркнuto выше, существуют и объективные, связанные со сложностью темы и недостаточной изученностью многих вопросов.

Вряд ли у кого имеются сомнения в том, что изначально все изменения в природе, кроме антропогенных, начинаются с климатических перестроек. Но уже на этом изначальном этапе взгляды специалистов расходятся принципиально, при этом не только в констатации событий, но и в определении причин, их вызывающих (от дальнейшего потепления до ближайшего похолодания, продолжительности климатических циклов и т.д.).

Выше уже подчеркивалось, что уверенность, сохраняющаяся у многих ученых [Кляшторин, Любушин, 2005], в соответствии динамики численности тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в целом 60-летнему циклу климатических индексов, не оправдалась. Согласно этим представлениям, пик численности пришелся на середину 1990-х гг., а в 2020 г. он должен снизиться до уровня 1960-х гг. Но по крайней мере в азиатской части ареала этих рыб последняя волна численности продолжается до настоящего времени.

В то же время при благоприятных условиях численность флюктуирующих видов рыб, как и других животных, не может быть постоянно высокой, хотя бы в связи с изменчивостью популяционных и эндогенных факторов. Прежний сильный спад численности лососей в 1940–1960-е гг. связывается не только с климатическим фактором, но и с крупномасштабным японским дрейфтерным промыслом. В настоящее время дрейфтерного промысла нет, но есть масштабное искусственное разведение, которое играет заметную роль в поддержании численности кеты и горбуши. В связи с этим как при дальнейшем потеплении, так и при похолодании общая численность лососей, на наш взгляд, не должна снизиться до уровня, наблюдавшегося при прежней депрессии. Репродуктивный ареал лососей простирается от нижней Арктики до границы субтропической зоны. Следовательно, однонаправленное снижение или увеличение их численности маловероятно, поэтому реально рассчитывать по крайней мере на ее средний уровень в долгосрочной перспективе. И конечно, необходимо углубление исследований. Узких мест в представлениях о разных сторонах биологии лососей по-прежнему остается много. Но при этом нужно перестать игнорировать большие массивы данных, уже накопленные в результате экосистемных исследований морского и океанического периодов жизни этих рыб.

Благодарности

Руководителям комплексных экспедиций ТИНРО-центра в прикурильские воды Тихого океана А.Н. Старовойтову и К.М. Горбатенко за предоставление материалов по рыбному и планктонному сообществам.

Соблюдение этических стандартов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объекта.

Информация о вкладе авторов

Написание и обсуждение статьи осуществлено коллективно.

Список литературы

Атлас количественного распределения nekтона в западной части Берингова моря / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2006. — 1072 с.

Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2003. — 1040 с.

Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2005. — 1082 с.

Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Японского моря / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2004. — 988 с.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — Изд. 2-е, доп. — М. : Нацрыбресурсы, 2004. — 171 с.

Бугаев А.В. Биология и функциональная структура ареалов тихоокеанских лососей в период преднерестовых миграций в исключительной экономической зоне Российской Федерации : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ВНИРО, 2015а. — 48 с.

Бугаев А.В. Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне Российской Федерации : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2015б. — 416 с.

Бугаев А.В., Тепнин О.Б. Продуктивность тихоокеанских лососей: влияние термических условий вод в период первой зимы в бассейне Северной Пацифики // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 89–111.

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.

Волобуев В.В., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. — 303 с.

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

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 прилегающих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 241–246.

Гриценко О.Ф., Кловач Н.В., Богданов М.А. Новая эпоха существования тихоокеанских лососей // Мировой океан: использование биол. ресурсов. Инф.-аналитич. сб. — М., 2001. — Вып. 2. — С. 168–174.

Ерохин В.Г. Методико-биологические основы морского мониторинга тихоокеанских лососей в научной практике КамчатНИРО // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — Вып. 9. — С. 50–78.

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

Зиланов В.К. Лососевые под международным и национальным управлением // Рыб. хоз-во. — 2017. — № 2. — С. 3–11.

Каев А.М., Авдеев Д.В., Дзен Г.Н. и др. Результаты количественного учета покатной молоди горбуши в реках Сахалинской области в 2017 г. // Бюл. № 12 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2017. — С. 74–81.

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.

Карпенко В.И., Гриценко О.Ф. Международная комиссия по анадромным рыбам северной части Тихого океана — НПАФК // Тр. ВНИРО. — 2010. — Т. 149. — С. 375–390.

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

Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.

Котенев Б.Н., Богданов М.А., Кровнин А.С., Мурый Г.П. Изменение климата и динамика вылова дальневосточных лососей // Вопр. промысл. океанологии. — 2010. — Вып. 7, № 1. — С. 60–92.

Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 143–161.

Кровнин А.С., Кловач Н.В., Котенев Б.Н., Мурый Г.П. Связь уловов западно-камчатской горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) и нерки (*O. nerka*) с температурой поверхности океана в Северном полушарии и прогноз их вылова в 2010 г. // Рыб. хоз-во. — 2010. — № 3. — С. 43–46.

Кузнецова Н.А. Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 236 с.

Макрофауна бентали залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2009 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014а. — 307 с.

Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014б. — 803 с.

Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014в. — 1052 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2008 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014г. — 554 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014д. — 748 с.

Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009 / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012а. — 479 с.

Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2009 / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012б. — 800 с.

Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009 / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, И.В. Волвенко, В.В. Кулик ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012в. — 616 с.

Найденко С.В., Темных О.С. Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 67–94.

Нектон западной части Берингова моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 416 с.

Нектон Охотского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. — 643 с.

Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 544 с.

Нектон северо-западной части Японского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 225 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов : моногр. — М. : Наука, 1965. — 382 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов : моногр. — 2-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.

Сетной зоопланктон залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1988–2013 / Н.Т. Долганова, И.В. Волвенко ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016а. — 535 с.

Сетной зоопланктон западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1986–2013 / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016б. — 1153 с.

Сетной зоопланктон Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2013 / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016в. — 1555 с.

Сетной зоопланктон северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1985–2013 / А.Ф. Волков, И.В. Волвенко ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016г. — 857 с.

Сетной зоопланктон северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1985–2013 / Н.Т. Долганова, И.В. Волвенко ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2016д. — 656 с.

Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря : моногр. / отв. ред. П.Р. Макаревич. — Ростов н/Д : ЮНЦ РАН, 2010. — 388 с.

Справочные материалы по дрейтерному лову тихоокеанских лососей / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2010. — 196 с.

Фигуркин А.Л. Океанологические условия обитания молоди горбуши в осенне-зимний период 1991–2010 гг. // Вопр. промысл. океанол. — 2014. — Вып. 11, № 1. — С. 150–164.

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

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

- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : моногр. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2016. — Т. 2. — 604 с.
- Шунтов В.П.** Некоторые результаты экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей в связи с задачами дальнейших исследований // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИПРО-центр, 2010. — С. 186–195.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.** Дополнения к количественным оценкам зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Северной Пацифики // Изв. ТИПРО. — 2017. — Т. 191. — С. 130–146. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-130-146.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИПРО, 1993. — 426 с.
- 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 : ТИПРО-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 : ТИПРО-центр, 2017. — С. 3–14.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Иллюзии и реалии экосистемного подхода к изучению и управлению морскими и океаническими биологическими ресурсами // Изв. ТИПРО. — 2013. — Т. 173. — С. 3–29.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А.** Об устойчивости стереотипов в представлениях о морской экологии тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) // Изв. ТИПРО. — 2017. — Т. 188. — С. 3–36.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Шевляков В.А.** Лососевая путина–2015: успехи и неудачи, контрасты «север–юг» // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2015. — С. 3–15.
- Batten S.D., Ruggerone G.T., Ortiz I.** Pink Salmon induce a trophic cascade in plankton populations in the southern Bering Sea and around the Aleutian Islands // *Fish. Oceanogr.* — 2017. — Vol. 27, Iss. 6. — P. 548–559. DOI: 10.1111/fog.12276.
- Dale K.E., Daly E.A., Brodeur R.D.** Interannual variability in the feeding and condition of sub-yearling Chinook salmon off Oregon and Washington in relation to fluctuating ocean conditions // *Fish. Oceanogr.* — 2017. — Vol. 26, Iss. 1. — P. 1–16. DOI: 10.1111/fog.12180.
- Debertin A.J., Irvine J.R., Holt C.A. et al.** Marine growth patterns of southern British Columbia chum salmon explained by interactions between density-dependent competition and changing climate // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 2017. — Vol. 74, Iss. 7. — P. 1077–1087. DOI: 10.1139/cjfas-2016-0265.
- Jeffrey K.M., Côté I.M., Irvine J.R., Reynolds J.D.** Changes in body size of Canadian Pacific salmon over six decades // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 2017. — Vol. 74, Iss. 2. — P. 191–201. DOI: 10.1139/cjfas-2015-0600.
- Kaeriyama M., Seo H., Kudo H.** Trends in run size and carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean // *N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull.* — 2009. — № 5. — P. 293–302.
- Manzer J.I., Ishida T., Peterson A.E., Hanavan M.G.** Salmon of the North Pacific Ocean. Part 5: Offshore distribution of salmon : *Int. North Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull.* — 1965. — № 15. — 452 p.
- Nagasawa K.** Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // *N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull.* — 2000. — № 2. — P. 21–32.
- Naydenko S.V.** The feeding habits of pacific salmon, their trophic status and role in the North Pacific marine ecosystem // *Salmon: Biology, Nutrition and Consumption. Series: Fish, Fishing and Fisheries.* — N.Y. : Nova Sci. Publ., 2010. — P. 61–111.
- Pacific Salmon Life Histories** / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC Press, 1991. — 564 p.
- Ruggerone G.T., Irvine J.R.** Numbers and biomass of natural- and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, 1925–2015 // *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science.* — 2018. — Vol. 10, Iss. 2. — P. 152–168. DOI: 10.1002/mcf2.10023.

The ocean ecology of Pacific salmon and trout / ed. R.J. Beamish. — Bethesda, Maryland, 2018. — 1147 p.

References

Atlas kolichestvennogo raspredeleniya nektona v zapadnoi chasti Beringova morya (Atlas of Nekton Species Quantitative Distribution in the Western Part of the Bering Sea), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2006.

Atlas kolichestvennogo raspredeleniya nektona v Okhotskom more (Atlas of Quantitative Distribution of Nekton Species in the Okhotsk Sea), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2003.

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

Atlas kolichestvennogo raspredeleniya nektona v severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya (Atlas of Nekton Species Quantitative Distribution in the North-Western Part of the Japan Sea), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2004.

Birman, I.B., *Morskoj period zhizni i voprosy dinamiki stada tikhookeanskikh lososej* (The Marine Life History and the Issues of Dynamics of the Pacific Salmon Stock), Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2004, 2nd ed.

Bugaev, A.V., Biology and functional structure of Pacific salmon ranges in the period of pre-spawn migrations in the exclusive economic zone of the Russian Federation, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2015a.

Bugaev, A.V., *Prednerestovye migratsii tikhookeanskikh lososej v ekonomicheskoi zone Rossii* (Pre-Spawn Migrations of Pacific Salmon in the Economic Zone of Russia), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2015b.

Bugaev, A.V. and Tepnin, O.B., Productivity of Pacific salmon: influence of water thermal conditions during the period of first winter in the basin of North Pacific, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 89–111.

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.

Volobuev, V.V. and Marchenko, S.L., Tikhookeanskiye lososi kontinental'nogo poberezh'ya Okhotskogo morya (biologiya, populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti, promysel) (Pacific Salmon of the Continental Coast of the Okhotsk Sea (Biology, Population Structure, Abundance Dynamics, Fishery)), Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2011.

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

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 prilozhashchikh 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.

Gritsenko, O.F., Klovach, N.V., and Bogdanov, M.A., The new epoch of existence of Pacific salmon, in *Mirovoi okean: ispol'zovaniye biologicheskikh resursov* (The World Oceans: the Use of Biological Resources), Moscow: Vseross. Inst. Nauchn. Tekh. Inf., 2001, no. 2, pp. 168–174.

Yerokhin, V.G., Methodical and biological basis of marine monitoring of Pacific Salmon in scientific practice of KamchatNIRO, in *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana* (Research of Water Biological Resources of Kamchatka and of the Northwest Part of Pacific Ocean), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007, vol. 9, pp. 50–78.

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

Zilanov, V.K., Salmon as an object of international and national management, *Rybn. Khoz.*, 2017, no. 2, pp. 3–11.

Kaev, A.M., Avdeev, D.V., Dzen, G.N., Zakharov, A.V., and Nikitin, V.D., Results of quantitative survey of downstream migrating juvenile pink salmon in the rivers of Sakhalin Oblast in 2017, in *Byulleten' no. 12 izucheniya tikhookeanskikh lososej na Dal'nem Vostokie* (Bulletin No. 12 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2017, pp. 74–81.

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

Karpenko, V.I. and Gritsenko, O.F., North Pacific Anadromous Fish Commission — NPAFC, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 149, pp. 375–390.

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

Klyashtorin, L.B. and Lyubushin, A.A., *Tsiklicheskiye izmeneniya klimata i ryboproduktivnosti* (Cyclic Changes in Climate and Fish Capacity), Moscow: VNIRO, 2005.

Kotenev, B.N., Bogdanov, M.A., Krovnin, A.S., and Muryi, G.P., The climate change and the dynamics of catch of Far Eastern salmon, *Vopr. Promysl. Okeanogr.*, 2010, vol. 7, no. 1, pp. 60–92.

Kotenev, B.N., Krovnin, A.S., Klovach, N.V., Mordasova, N.V., and Muriy, G.P., Impact of climatic and oceanographic factors on the state of main pink salmon stocks, 1950–2015, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 143–161.

Krovnin, A.S., Klovach, N.V., Kotenev, B.N., and Mouri, G.P., The connection between of West Kamchatka pink (*Oncorhynchus gorbusha*) and sockeye (*O. nerka*) salmon catches and sea surface temperature of the ocean in the Northern Hemisphere. The approximate forecast of their catches for 2010, *Rybn. Khoz.*, 2010, no. 3, pp. 43–46.

Kuznetsova, N.A., *Pitaniye i pishchevye otnosheniya nektona v epipelagiali severnoi chasti Okhotskogo morya* (Diet and Feeding Interactions of Nekton in the Epipelagic Zone of the Northern Sea of Okhotsk), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali zaliva Petra Velikogo (Yaponskoe more): tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1978–2009* (Benthic Macrofauna of Peter the Great Bay (Japan/East Sea): Occurrence, Abundance, and Biomass. 1978–2009), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014a.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali zapadnoi chasti Beringova morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2010* (Benthic Macrofauna of the Western Part of the Bering Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014b.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2010* (Benthic Macrofauna of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014c.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2008* (Benthic Macrofauna of the Northwestern Pacific: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2008), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014d.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1978–2010* (Benthic Macrofauna of the Northwestern Part of Japan (East) Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1978–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014e.

Shuntov, V.P., Bocharov, L.N., Volvenko, I.V., and Kulik, V.V., *Makrofauna pelagiali zapadnoi chasti Beringova morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1982–2009* (Pelagic Macrofauna of the Western Part of the Bering Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1982–2009), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012a.

Shuntov, V.P., Bocharov, L.N., Volvenko, I.V., and Kulik, V.V., *Makrofauna pelagiali Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1984–2009* (Pelagic Macrofauna of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1984–2009), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012b.

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

Naydenko, S.V. and Temnykh, O.S., Survival of pacific salmon in the North Pacific in winter-spring season, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 185, pp. 67–94.

Nekton zapadnoi chasti Beringova morya. Tablitsy chislennosti, biomassy i sootnosheniya vidov (Nekton of the Western Part of the Bering Sea. Abundance, Biomass and Species Ratio), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Nekton Okhotskogo morya. Tablitsy chislennosti, biomassy i sootnosheniya vidov (Nekton of the Okhotsk Sea. Abundance, Biomass and Species Ratio), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2003.

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

Nekton severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya. Tablitsy chislennosti, biomassy i sootnosheniya vidov (Nekton of the Northwestern Part of Japan (East) Sea. Abundance, Biomass and Species Ratio), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004.

Nikolsky, G.V., Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noi ekspluatatsii i vosproizvodstva rybnyykh resursov (The Theory of Fish Stock Dynamics as a Biological Basis for the Rational Exploitation and Reproduction of Fish Resources), Moscow: Nauka, 1965.

Nikolsky, G.V., Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noi ekspluatatsii i vosproizvodstva rybnyykh resursov (The Theory of Fish Stock Dynamics as a Biological Basis for the Rational Exploitation and Reproduction of Fish Resources), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974, 2nd ed.

Dolganova, N.T. and Volvenko, I.V., Setnoi zooplankton zaliva Petra Velikogo (Yaponskoe more): tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1988–2013 (Net Zooplankton of Peter the Great Bay (Japan/East Sea): Occurrence, Abundance, and Biomass, 1988–2013), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016a.

Volkov, A.F. and Volvenko, I.V., Setnoi zooplankton zapadnoi chasti Beringova morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1986–2013 (Net zooplankton of the Western Part of the Bering Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1986–2013), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016b.

Volkov, A.F. and Volvenko, I.V., Setnoi zooplankton Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1984–2013 (Net Zooplankton of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass, 1984–2013), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016c.

Volkov, A.F. and Volvenko, I.V., Setnoi zooplankton severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1985–2013 (Net Zooplankton of the Northwestern Pacific: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1985–2013), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016d.

Dolganova, N.T. and Volvenko, I.V., Setnoi zooplankton severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1985–2013 (Net Zooplankton of the Northwestern Part of Japan (East) Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass, 1985–2013), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., Eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016e.

Sovremennoye sostoyaniye ekosistemy zapadnoi chasti Beringova morya (The Current Status of the Ecosystem in the Western Bering Sea), Makarevich, P.R., Ed., Rostov-on-Don: Yuzhn. Nauchn. Tsentr, Ross. Akad. Nauk, 2010.

Spravochnye materialy po driftnomu lovu tikhookeanskikh lososei (Reference Materials on Driftnet Fishing of Pacific salmon), Gritsenko, O.F., Ed., Moscow: VNIRO, 2010.

Figurkin, A.L., Oceanological habitat conditions for juvenile pink salmon in the autumn–winter periods of 1991–2010, Vopr. Promysl. Okeanol., 2014, vol. 11, no. 1, pp. 150–164.

Chuchukalo, V.I., Pitaniye 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.

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

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

Shuntov, V.P., Some results of the ecosystem study of biological resources in the Far Eastern seas in connection with the objectives of further studies, Bull. N 5 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei" (Bull. no. 5 of Realization of the "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: Tikhookean. Nauchno-Issled. Rybokhoz. Tsentr, 2010, pp. 186–195.

Shuntov, V.P. and Volvenko, I.V., Supplements to quantitative assessments of zooplankton in the Far Eastern Seas and adjacent waters of the North Pacific, Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2017, vol. 191, pp. 130–146. doi 10.26428/1606-9919-2017-191-130-146

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., 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 Vostokie* (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 Vostokie* (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., Illusions and realities of ecosystem approach to study and management of marine and oceanic biological resources, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 173, pp. 3–29.

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.

Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., and Ivanov, O.A., On steadyness of stereotypes in conceptions on marine ecology of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 188, pp. 3–36.

Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., and Shevlyakov, V.A., Salmon fishing season 2015: Success and failures, “north–south” contrasts, in *Byull. N 10 izuch. tikhookean. lososei Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 10 Study Pac. Salmon Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2015, pp. 3–15.

Batten, S.D., Ruggerone, G.T., and Ortiz, I., Pink Salmon induce a trophic cascade in plankton populations in the southern Bering Sea and around the Aleutian Islands, *Fish. Oceanogr.*, 2017, vol. 27, no. 6, pp. 548–559. doi 10.1111/fog.12276

Dale, K.E., Daly, E.A., and Brodeur, R.D., Interannual variability in the feeding and condition of subyearling Chinook salmon off Oregon and Washington in relation to fluctuating ocean conditions, *Fish. Oceanogr.*, 2017, vol. 26, no. 1, pp. 1–16. doi 10.1111/fog.12180

Debertin, A.J., Irvine, J.R., Holt, C.A., Oka, G., and Trudel, M., Marine growth patterns of southern British Columbia chum salmon explained by interactions between density-dependent competition and changing climate, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2017, vol. 74, no. 7, pp. 1077–1087. doi 10.1139/cjfas-2016-0265

Jeffrey, K.M., Côté, I.M., Irvine, J.R., and Reynolds, J.D., Changes in body size of Canadian Pacific salmon over six decades, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2017, vol. 74, no. 2, pp. 191–201. doi 10.1139/cjfas-2015-0600

Kaeriyama, M., Seo, H., and Kudo, H., Trends in run size and carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean, *North Pac. Anadromous Fish Comm. Bull.*, 2009, no. 5, pp. 293–302.

Manzer, J.I., Ishida, T., Peterson, A.E., and Hanavan, M.G., Salmon of the North Pacific Ocean, part 5: Offshore distribution of salmon, *Int. North Pac. Anadromous Fish Comm. Bull.*, 1965, no. 15.

Nagasawa, K., Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), *North Pac. Anadromous Fish Comm. Bull.*, 2000, no. 2, pp. 21–32.

Naydenko, S.V., The feeding habits of pacific salmon, their trophic status and role in the North Pacific marine ecosystem, in *Salmon: Biology, Nutrition and Consumption. Series: Fish, Fishing and Fisheries*, New York: Nova Science Publ., 2010, pp. 61–111.

Pacific Salmon Life Histories, Groot, C. and Margolis, L., Eds., Vancouver: UBC Press, 1991.

Ruggerone, G.T. and Irvine, J.R., Numbers and biomass of natural- and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, 1925–2015, *Mar. Coastal Fish.: Dyn., Manage., Ecosyst. Sci.*, 2018, vol. 10, no. 2, pp. 152–168. doi 10.1002/mcf2.10023

The Ocean Ecology of Pacific Salmon and Trout, Beamish R.J., Ed., Bethesda, Md.: Am. Fish. Soc., 2018.

Поступила в редакцию 5.12.2018 г.

После доработки 25.12.2018 г.

Принята к публикации 15.01.2019 г.