

УДК 597.553.2–15(265.5)

С.В. Найденко, О.С. Темных*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

ВЫЖИВАЕМОСТЬ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКЕ В ЗИМНЕ-ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

На основании данных экспедиций ТИНРО-центра, проведенных в северо-западной части Тихого океана в зимний и весенний периоды в 1986–1992 и 2009–2011 гг., а также летом 2004–2014 гг., проанализировано влияние различных факторов (температуры, пищевой обеспеченности, хищничества, размеров молоди) на выживание тихоокеанских лососей во время их зимовки в открытых водах океана. Маловероятно, что температурный фактор может быть непосредственной причиной высокой смертности лососей зимой в океане, о его влиянии на кормовую обеспеченность лососей очевидных доказательств не получено. Биомасса кормового зоопланктона в зоне Субарктического фронта и в сопредельных субарктических водах в феврале-марте ниже, чем в апреле и июне-июле, но очень значительного снижения его количества в зимние месяцы не происходит. Учитывая, что численность нектонных потребителей зоопланктона в данном районе в зимний период невысока, сделан вывод о том, что пищевая обеспеченность лососей зимой в океане не является фактором, значительно влияющим на масштабы их смертности в этот период жизни. Различия в интенсивности питания разных видов лососей и их размерных групп в зимне-весенний период обусловлены их жизненными стратегиями. Отмеченное изменение интенсивности питания и жира накопления в период с осени до весны обусловлено не количеством и доступностью пищевых ресурсов, а циклическими сезонными изменениями физиологических процессов лососей. Малое количество хищников в субарктических водах и в зоне Субарктического фронта зимой также не может значительно уменьшить численность лососей. На примере охотоморской горбуши рассмотрено возможное влияние критических размеров молоди рыб на их выживаемость в зимний период. Сделан вывод, что далеко не всегда размеры молоди горбуши можно использовать в качестве предикторов ее последующих возвратов, так как выживание в морской период жизни лососей зависит как от стартовых условий во время ската, так и от сложившихся условий в океане зимой. Таким образом, ни один из указанных факторов не может рассматриваться как жестко лимитирующий численность лососей в зимний период. Вероятно, комплексное воздействие биотических и абиотических факторов в той или иной степени может влиять на выживаемость лососей в океане.

Ключевые слова: северная часть Тихого океана, Субарктический фронт, тихоокеанские лососи, выживание, смертность, биомасса, нектон, зоопланктон, пищевая обеспеченность, температура поверхности океана.

Naydenko S.V., Temnykh O.S. Survival of pacific salmons in the North Pacific in winter-spring season // *Izv. TINRO.* — 2016. — Vol. 185. — P. 67–94.

* Найденко Светлана Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: naydenko@tinro.ru; Темных Ольга Сергеевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: temnykh@tinro.ru.

Naydenko Svetlana V., Ph.D., leading researcher, e-mail: naydenko@tinro.ru; Temnykh Olga S., D.Sc., principal researcher, e-mail: temnykh@tinro.ru.

Influence of several factors (water temperature, food supply, predatory, size of juveniles) on pacific salmon survival during wintering is considered on the data collected from the upper pelagic layer in surveys conducted by Pacific Fisheries Research Center (TINRO) in the North-West Pacific. There is highly unlikely that the temperature influences on fish mortality directly. There is no obvious proof of negative influence of the low temperature on food base of salmon, as well. The lowering of forage zooplankton biomass in the Subarctic Front zone in February-March is insufficient for the salmon starvation taking into account that the total abundance of planktivorous nekton is also lowered in this area and generally in the Subarctic waters in winter-spring, so the food supply cannot be considered as a crucial factor of the salmon survival. Seasonal changes with lowering of feeding intensity, lipid accumulation, and somatic growth in winter known for pacific salmon aren't forced by poor food base but are a feature of their species-specific life strategy with cyclic changes of metabolism. Predators are not abundant in the Subarctic zone in winter, so the predatory also cannot cause the high mortality of salmon. Relationship between the size of juveniles and their mortality in winter is considered in detail for the Okhotsk Sea stocks of pink salmon and there is concluded that the size of juveniles cannot be a predictor of their year-classes return for spawning. Thus, any single factor doesn't determine winter mortality of pacific salmon but their survival is likely determined by a complex interaction of abiotic and biotic factors.

Key words: North Pacific, Subarctic Front, pacific salmon, survival, mortality, biomass, nekton, zooplankton, food supply, sea surface temperature.

Введение

В настоящее время вопрос об условиях зимнего обитания тихоокеанских лососей в открытом океане находится в стадии разноречивых обсуждений. До сих пор высказываются разные суждения о том, что зима является критическим периодом для тихоокеанских лососей из-за низких температур и недостаточной пищевой обеспеченности, а в подтверждение выводов о бедной кормовой базе и зимнем голодании лососей приводятся данные о снижении количества липидов в мышечной ткани рыб в этот период (Nagasawa et al., 1997, 1999; Nagasawa, 1999, 2000; Nomura et al., 1999, 2000; Ishida et al., 2000; Nomura and Kaga, 2007). В то же время существуют и довольно аргументированные, основанные на большом количестве конкретных данных о состоянии планктонных и нектонных сообществ суждения о том, что кормовые ресурсы в Северной Пацифике (и соответственно, пищевая обеспеченность лососей в этот период) не снижаются до уровня, лимитирующего численность этих видов рыб (Шунтов, Темных, 2004, 2008, 2011а; Шунтов и др., 2010; Найденко, Кузнецова, 2011; Naydenko and Kuznetsova, 2013). Эти выводы были получены в основном на конкретных данных летне-осенних и зимних съемок, проводимых ТИНРО-центром в дальневосточных морях и северо-западной части Тихого океана.

Так, в период 1986–1992 гг. ТИНРО-центр провел серию экспедиций в западной и центральной частях Северной Пацифики, данные которых значительно уточнили особенности зимнего обитания лососей (Шунтов, 1994; Старцев, Рассадников, 1997; Старовойтов, 2003; Шунтов, Темных, 2011б). В 2009–2011 гг. эти исследования были выполнены вновь, при этом сопровождалась количественными учетами не только лососей, но и других видов нектона, включая хищников по отношению к лососям. Особое внимание в этих съемках было уделено гидробиологическим исследованиям, в результате которых впервые были получены обширные материалы по тотальным оценкам кормовой базы лососей этой зоны в зимне-весенний период, особенностям питания как лососей, так и других видов нектона. Целью настоящей статьи является оценка степени воздействия различных факторов (в первую очередь кормовой базы и хищников) на выживаемость лососей в зимне-весенний период.

Материалы и методы

Район и сроки исследований

Материалом для статьи послужили данные, собранные в экспедициях ТИНРО-центра в северо-западной части Тихого океана в зимний и весенний периоды 1986–1992

и 2009–2011 гг. и летом 2004–2014 гг. (рис. 1). В зимне-весенний период район исследований включал акваторию между 37 и 50° с.ш. В западный сектор (между 152 и 172° в.д.) входила западная часть зоны Субарктического фронта (далее по тексту САФ) и сопредельные субарктические воды, а в центральный сектор (между 174° в.д. и 170° з.д.) — центральная часть зоны Субарктического фронта и сопредельные приалеутские воды. В центральной части исследования проводили только в 1988, 1989, 1991 и 2009 гг. В летний период (июнь-июль) работы вели в тихоокеанских водах Курильских островов и восточной Камчатки и частично в западной части зоны Субарктического фронта. В работе использованы данные 1998–2014 гг. по количественному учету сеголеток горбуши, ежегодно проводимому ТИНРО-центром в осенний период в южной части Охотского моря.

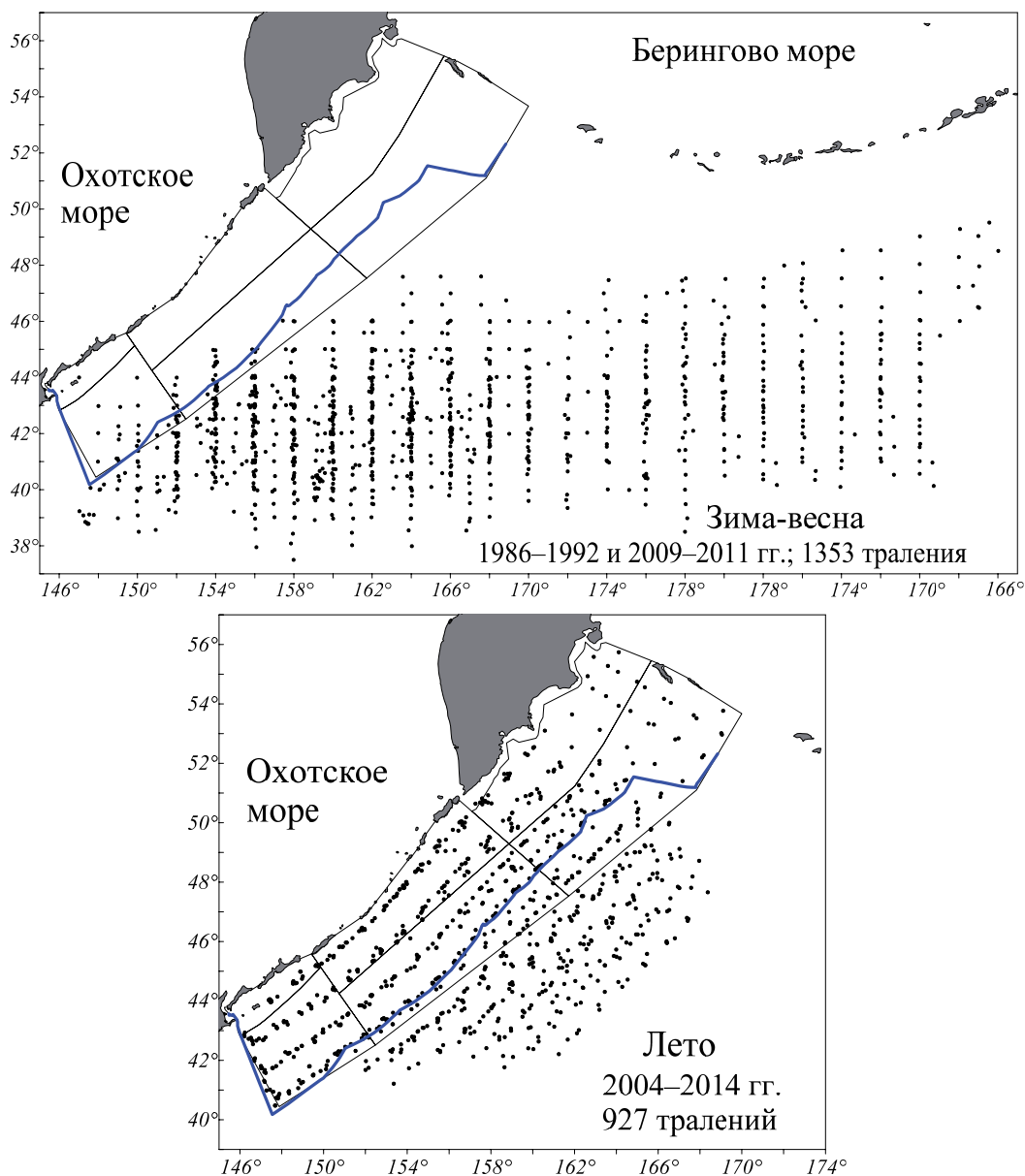


Рис. 1. Схема проведения исследований в западной и центральной частях зоны Субарктического фронта и сопредельных водах в зимний и весенний периоды 1986–1992 и 2009–2011 гг. и летом 2004–2014 гг. Нанесены границы биостатистических районов и 200-мильной зоны России

Fig. 1. Scheme of Russian surveys in the North-West Pacific in the winter-spring of 1986–1992 and 2009–2011 and in the summer of 2004–2014. Borders of biostatistical areas and the 200-mile EEZ of Russia (heavy line) are shown

Нектонные исследования

Траления в зимний и весенний периоды 1986–1992 гг. проводили разноглубинными канатными тралами РТ/ТМ 108/528 (на судах типа СТМ) и РТ/ТМ 118/620 (на судах типа БАТМ, РТМС). В зимне-весенний период 2009–2011 гг. и летом 2004–2014 гг. обловы проводили на однотипных НИС «ТИНРО» и «Профессор Кагановский» в верхнем слое эпипелагиали разноглубинным тралом 80/396 м с мелкоячейной (10 мм) вставкой в кутце, вооруженным по 4-кабельной схеме. В экспедициях применялся датчик прибора SIMRAD FS 20/25, посредством которого измерялось горизонтальное и вертикальное раскрытие трала. Траления продолжительностью 1 час в горизонте хода верхней подборы 0 и 30 м выполнялись круглосуточно. Скорость тралений изменялась в пределах 3,6–5,6 уз (в среднем 4,6 уз).

Так как в зимне-весенний период 1986–1992 и 2009–2011 гг. применялись тралы разной модификации, при построении графиков и карт распределения лососей использовали относительную величину — уловы данного вида лососей в тралениях, выраженные в процентах от их общего вылова в анализируемой съемке. Это позволило нивелировать различия, связанные с неодинаковыми параметрами применявшихся тралов, а также сравнивать годы с разной численностью лососей.

Численность и биомасса каждого вида или группы нектона на единицу обловленной площади — квадратный километр (в экземплярах и килограммах на квадратный километр) — для каждой траловой станции вычислялись по формулам:

$$\frac{N}{A} \cdot \frac{1}{k} = \frac{N}{1,852 \cdot v \cdot t \cdot 0,001 \cdot a \cdot k} \quad \text{и} \quad \frac{M}{A} \cdot \frac{1}{k} = \frac{M}{1,852 \cdot v \cdot t \cdot 0,001 \cdot a \cdot k},$$

где N — число, экз.; M — масса рыб в улове, кг; A — площадь, обловленная во время траления, км²; v — скорость траления, уз; t — продолжительность траления, ч; a — горизонтальное раскрытие устья трала, м; k — коэффициент уловистости трала; 1,852 — число километров в морской миле. Этот способ расчета отличается от традиционного «площадного» (Аксютин, 1968) только введением двух поправок p и k , компенсирующих недоучет гидробионтов. Коэффициент уловистости трала — k — применялся индивидуально для каждого вида гидробионтов согласно грациям, принятым в ТИНРО-центре в практике аналогичных экосистемных съемок (Волвенко, 1998; Нектон ..., 2005; Макрофауна ..., 2011).

Средняя плотность распределения вида в пределах района находилась как средняя арифметическая плотностей распределения вида на каждой отдельной станции (Q). Эту величину определяли делением количества (n) или массы (b) вида в улове на величину протраленной за 1 час площади (s), вычисленной исходя из горизонтального раскрытия трала и средней скорости судна, с учетом коэффициента уловистости вида (ku) по формуле:

$$Q = n(b)/ku \cdot s.$$

Итоговые численность и биомасса гидробионтов рассчитывались по формуле:

$$N(B) = Q \cdot S/1000000,$$

где N и B — численность и биомасса вида, млн экз. или тыс. т; Q — средняя плотность распределения вида в пределах исследуемого района, экз./км² или кг/км²; S — площадь, км².

Океанографические исследования

В статье использованы данные наблюдений за температурой и соленостью, которые проводили до горизонта 500 м во всех съемках. Также были использованы данные А.Л. Фигуркина (Фигуркин, Найдено, 2013) о термических условиях в местах обитания лососей, полученные с использованием судовых и спутниковых (в частности зимних) карт температуры поверхности океана (далее по тексту ТПО). Используемая классификация термического состояния вод проводилась по среднеплощадным значениям ТПО для ряда участков зоны САФ и сопредельных вод западного субарктического круговорота. Для этого были использованы данные о средней за февраль-март 1982–2014 гг. температуре поверхности океана в одноградусных

квадратах (сайт <http://www.cdc.noaa.gov/cdc/data.noaa.oisst.v2.html>) по пяти градациям: очень теплый — $T_i > T_{cp} + \sigma$; теплый — $T_{cp} + \sigma/2 \leq T_i \leq T_{cp} + \sigma$; норма — $T_{cp} - \sigma/2 \leq T_i \leq T_{cp} + \sigma/2$; холодный — $T_{cp} - \sigma \leq T_i \leq T_{cp} - \sigma/2$; очень холодный — $T_i < T_{cp} - \sigma$, где T_i — температура в i -м году; T_{cp} — ее среднееголетнее значение; σ — среднеквадратическое отклонение (Фигуркин, Найденко, 2013). Для анализа зависимости распределения лососей от температуры в зимний и весенний периоды использованы данные траловых уловов в западной и центральной частях зоны САФ в 1986–1992 и 2009–2011 гг.

Планктонные исследования

Гидробиологические исследования проводили параллельно с океанографическими и нектонными. Планктон облавливали большой сетью Джели, площадь входного отверстия 0,1 м², капроновое сито № 48 (ячейка 0,168 мм). Во время съемок выполнялись тотальные обловы планктона по гидрологической сетке станций до глубины 50 и 200 м, а если глубины были менее 200 м, то до дна. Пробы обрабатывали согласно методике, принятой в ТИНРО-центре (Волков, 1996, 2008), с разделением проб на размерные фракции: мелкая (животные с размерами тела < 1,2 мм), средняя (1,2–3,2 мм) и крупная (> 3,2 мм). При расчетах применяли эмпирические поправочные коэффициенты уловистости сети: для мелкой фракции зоопланктона — 1,5; средней — 2,0; в крупной фракции для животных с более крупными размерами использовали пропорционально возрастающие поправки: копеподы до 5 мм — 2; крупнее 5 мм — 3; эвфаузииды, мизиды и сагитты до 10 мм — 2, 10–20 мм — 5, крупнее 20 мм — 10; гиперииды до 5 мм — 1,5; 5–7 мм — 3,0; крупнее 7 мм — 5,0, — которые были предложены А.Ф. Волковым (1996). Подсчет численности видов проводился в камере Богорова. Размерно-весовые характеристики планктеров определяли по стандартным сырým массам (Борисов и др., 2004). Сбор и обработку проб планктона проводили непосредственно в рейсах сотрудники лаборатории гидробиологии ТИНРО-центра. Для сравнения сезонной динамики биомассы зоопланктона использованы данные планктонных исследований: в зимние месяцы (февраль-март) — в центральной части САФ в 2009 г. и в западной части САФ в 2009–2011 гг.; в весенние месяцы (апрель) — только в западной части САФ; в летние месяцы (июнь-июль) — в тихоокеанских водах Курильских островов и восточной Камчатки и частично в западной части САФ.

Трофологические исследования

Материалы по питанию лососей и других видов нектона собирали непосредственно из траловых уловов. Проба включала содержимое желудков от 10 до 25 экз. одного вида и одной размерной группы. Обработку желудочно-кишечных трактов проводили в соответствии с «Методическим пособием ...» (1974)* и стандартными методами, принятыми в ТИНРО-центре и изложенными в «Руководстве по изучению питания рыб» (1986). Сбор проб производили круглосуточно из каждого трала, что дало возможность определить не только состав пищи, степень накормленности, но и суточные пищевые рационы исследуемых объектов, их кормовую обеспеченность и степень выедания планктона нектоном. При расчетах потребления пищи нектоном за летний сезон потребление органического вещества нектонными организмами определяли по следующей формуле:

$$B = b \cdot R \cdot n,$$

где B — потребляемая биомасса, т; b — средняя биомасса нектонных видов за определенный период, т; R — суточный рацион, %; n — количество суток. Рационы рыб были рассчитаны по методике А.В. Коган (1963).

Для оценки статистической значимости различий средних значений индексов наполнения желудков (ИНЖ) разных размерных групп лососей для разных сезонов использовался дисперсионный анализ.

* Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М. : Наука, 1974. 253 с.

Смертность горбуши

Коэффициент смертности горбуши охотоморских стад был оценен как потеря численности отдельных поколений на различных стадиях морского и океанического периодов жизненного цикла. Смертность в зимне-весенний период рассчитана как доля (%) численности горбуши, учтенной в июне в тихоокеанских водах Курильских островов, от численности молоди этого поколения, учтенной в Охотском море в сентябре-ноябре предыдущего года. Смертность половозрелой горбуши летом — доля (%) численности горбуши в нерестовых реках (уловы и заполнение нерестилищ) от численности горбуши, учтенной в июне в тихоокеанских водах Курильских островов.

Результаты и их обсуждение

Уловы лососей в зависимости от температуры воды. В зимний и весенний периоды 1986–1992 и 2009–2011 гг. в центральной и западной частях САФ в уловах встречались пять видов тихоокеанских лососей: горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *O. keta*, нерка *O. nerka*, кижуч *O. kisutch* и чавыча *O. tshawytscha*. Около 87 % уловов горбуши находились в водах с ТПО 2,5–7,5 °С, остальная часть облавливалась в водах с ТПО 0,5–2,5 и 7,5–12,0 °С (рис. 2), при этом значительные уловы были отмечены как в холодных, так и в теплых водах. Основная часть мелкоразмерной кеты (до 94 % уловов) облавливалась в водах с ТПО 3,5–8,5 °С, а крупноразмерная кета (до 95 % уловов) распределялась в водах с ТПО 2,5–9,5 °С. Уловы нерки были приурочены к более холодным водам: в среднем 90 % уловов мелкоразмерных и 97 % уловов крупных рыб находились в водах с ТПО 2,5–5,5 °С. Напротив, кижуч (87 % уловов) облавливался в водах с ТПО от 7 до 10 °С. Чавыча встречалась в уловах при поверхностной температуре воды 4,5–9,0 °С. Таким образом, горбуша и кета распределялись в водах с широким диапазоном температуры поверхности воды, а нерка и кижуч — в более узком.

Состав и плотность nekтона. В зимний и весенний периоды в nekтоне сообщества верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта и сопредельных субарктических вод доминировали кальмары (в основном *Gonatopsis borealis* и *Watasenia scintillans*), тихоокеанские лососи, рыбы низкобореального и субтропического фаунистических комплексов (главным образом анчоус *Engraulis japonicus*) и мезопелагические рыбы (рис. 3) (Найденко и др., 2010, 2011; Старовойтов и др., 2010а, б; Glebov et al., 2011). Средняя плотность nekтона в период исследований в верхней эпипелагиали центральной и западной частей зоны фронта составила соответственно $0,435 \pm 0,106$ и $0,470 \pm 0,126$ т/км². Наибольшая плотность nekтона была отмечена в трансформированных субтропических водах западной части зоны САФ, где были высокими уловы анчоуса и мезопелагических рыб, однако уловы лососей в этих водах были низкими.

Количество хищников в местах зимне-весеннего обитания лососей. Основными хищниками лососей в открытых океанических водах в зимне-весенний период являются морские млекопитающие, птицы и хищные рыбы: кинжалозуб *Anotopterus nikparini*, алеписавр *Alepisaurus ferox* и акулы (в основном вид *Lamna ditropis*). Однако в период исследований случаи поимок хищных рыб были единичными. К сожалению, точно оценить смертность лососей от хищников невозможно, так как в уловах встречаются только травмированные рыбы, а погибшие (в том числе и от морских млекопитающих) не учитываются. По данным 2009–2011 гг. доля травмированных рыб зимой составляла 0,1–0,5 % от числа проанализированных (табл. 1). Более значительной она может быть в прикурильских или приалеутских водах, через которые проходят миграции лососей в океан и где численность хищников, в частности млекопитающих, очень высокая. Для сравнения, доля травмированных рыб в прибрежных прикурильских районах летом была от 6 до 20 раз выше, чем зимой в океане (табл. 1).

Состав и биомасса кормовых ресурсов. Основу кормовых ресурсов лососей в районе исследований в зимний и весенний периоды 2009–2011 гг. формировал крупноразмерный зоопланктон, доминирующими группами которого были копеподы, эвфаузииды и щетинкочелюстные (рис. 4). В западном секторе в слое эпипелагиали 0–200 м в феврале-марте средняя биомасса крупной фракции зоопланктона составила 451,2 и

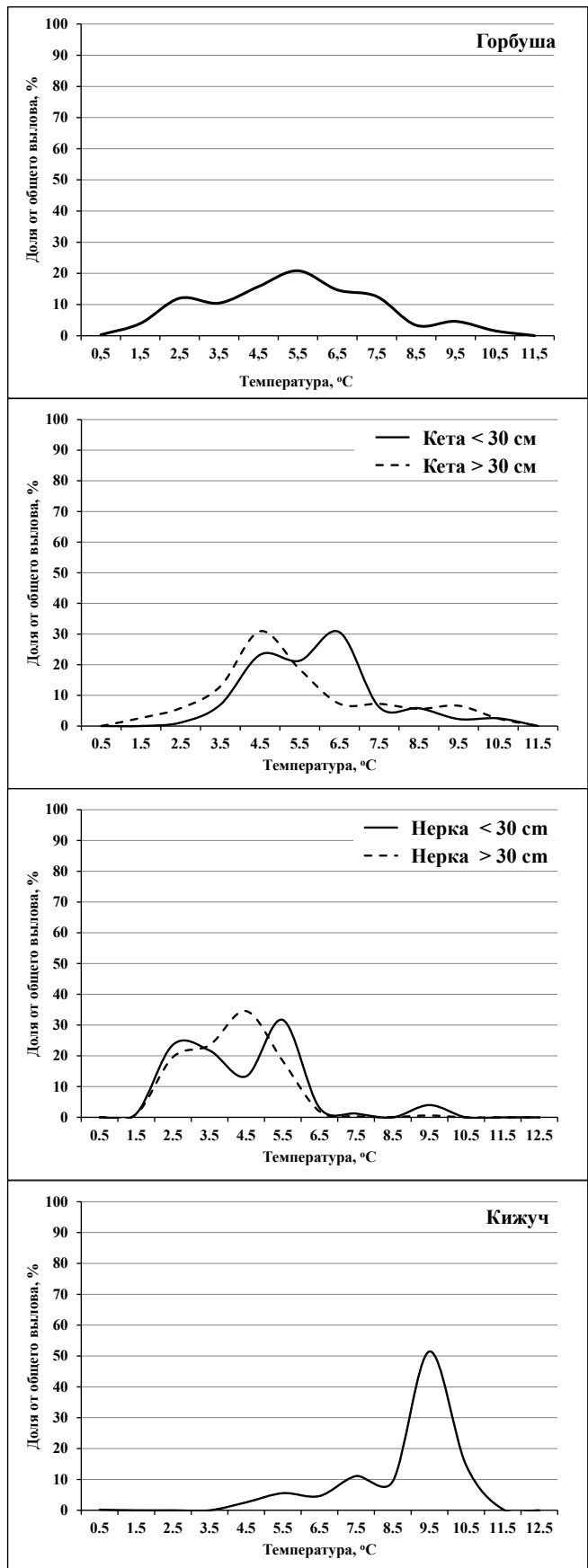


Рис. 2. Распределение уловов тихоокеанских лососей в зависимости от температуры поверхности океана в зимне-весенний период 1986–1992 и 2009–2011 гг. (Фигуркин, Найденко, 2013, с дополнениями)

Fig. 2. Catches of pacific salmon in dependence on sea surface temperature (°C) in the winter-spring of 1986–1992 and 2009–2011 (from: Фигуркин, Найденко, 2013, with additions)



Рис. 3. Состав нектона в верхней эпипелагиали в западной и центральной частях зоны Субарктического фронта и сопредельных субарктических вод в феврале-апреле 2009–2011 гг. (по: Старовойтов и др., 2010а, б; Naydenko et al., 2010; Найденко и др., 2011; Glebov et al., 2011)

Fig. 3. Biomass of nekton species and groups in the upper epipelagic layer in the central and western parts of the Subarctic Front zone and adjacent Subarctic waters in the winter-spring of 2009–2011, 10^3 t (from: Старовойтов и др., 2010а, б; Naydenko et al., 2010; Найденко и др., 2011; Glebov et al., 2011)

Таблица 1

Количество травмированных лососей в зоне Субарктического фронта в феврале-апреле 2009–2011 гг. и в тихоокеанских водах Курильских островов в июне-июле 2010–2012 гг.

Table 1

Number of salmon traumatized by predators from the catches in the Subarctic Front zone in February-April of 2009–2011 and in the Pacific waters at Kuril Islands in June-July of 2010–2012

Хищник	Зима-весна				Лето		
	Зона Субарктического фронта				Тихоокеанские воды		
	Центральная	Западная часть		Курильских островов			
	2009	2009	2010	2011	2010	2011	2012
Морские млекопитающие	0	0	0	1	14	21	7
Кинжалозуб <i>Anotopterus nikparini</i>	3	5	2	0	66	4	41
Миноги	5	0	0	0	7	27	3
Алеписавр <i>Alepisaurus ferox</i>	4	0	0	0	11	4	28
Неидентифицированные рыбы	10	2	2	0	2	11	35
Кол-во проанализированных рыб, шт.	1656	1387	1003	1628	3838	3658	4244
Доля травмированных рыб, %	1,3	0,5	0,4	0,1	2,6	1,8	2,7

479,7 мг/м³ соответственно в дневное и ночное время суток. В центральном секторе биомасса зоопланктона в эти месяцы была на таком же (401,6 и 463,7 мг/м³) уровне (табл. 2).

В слое эпипелагиали 0–50 м биомасса крупноразмерного зоопланктона была выше (табл. 3). В этом слое в западном секторе района исследований средняя биомасса крупноразмерного зоопланктона в феврале-марте в светлое время суток составляла 596,9 мг/м³, а ночью повышалась до 1593,3 мг/м³. В центральном секторе, напротив, средняя биомасса зоопланктона в светлое время суток была выше по сравнению с ночными значениями в 1,4 раза, что было обусловлено высокими дневными концентрациями щетинкочелюстных в верхнем слое эпипелагиали.

В апреле (исследования проводили только в западном секторе) биомасса зоопланктона в обоих слоях эпипелагиали увеличилась по сравнению с зимними месяцами в среднем в 1,6–2,0 раза (см. табл. 2 и 3). Сезонные изменения среднемесячных значений плотности зоопланктона были обусловлены изменениями биомассы главным образом

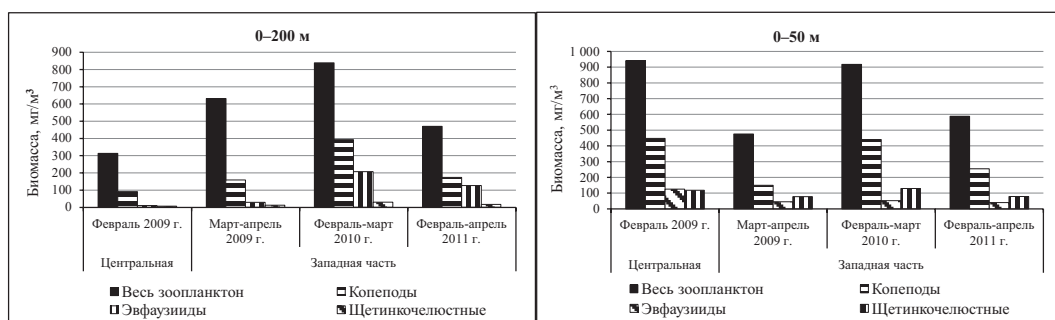


Рис. 4. Состав и биомасса зоопланктона в эпипелагиали в западной и центральной частях зоны Субарктического фронта и сопредельных субарктических вод в зимне-весенний период 2009–2011 гг. (по: Кузнецова, Ефимкин, 2010; Найденко и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а, б)

Fig. 4. Composition and biomass of zooplankton in the epipelagic layer in the western and central parts of the Subarctic Front zone and adjacent Subarctic waters in the winter-spring of 2009–2011 (from: Кузнецова, Ефимкин, 2010; Найденко и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а, б)

Таблица 2

Биомасса (\pm SE) разноразмерного зоопланктона в эпипелагиали (0–200 м) западной и центральной частей зоны Субарктического фронта в зимний (февраль–март 2009–2011 гг.), весенний (апрель 2009–2011 гг.) и летний (июнь–июль 2004–2014 гг.) периоды, мг/м³

Table 2

Biomass (\pm SE) of zooplankton in the epipelagic layer (0–200 m) in the western and central parts of the Subarctic Front zone in the daytime and nighttime, by seasons, mg/m³

Район	Сезон	Кол-во станций	Зоопланктон		
			Крупный (> 3,2 мм)	Средний (1,2–3,2 мм)	Мелкий (< 1,2 мм)
Светлое время суток					
Западная часть зоны САФ	Зима	70	451,21 \pm 35,92	65,13 \pm 10,18	112,12 \pm 7,0
	Весна	38	714,35 \pm 72,18	109,32 \pm 17,13	110,52 \pm 11,26
	Лето	123	722,39 \pm 45,59	19,0 \pm 1,8	25,66 \pm 2,45
Центральная часть зоны САФ*	Зима	31	401,57 \pm 53,11	117,85 \pm 29,77	49,94 \pm 7,84
Темное время суток					
Западная часть зоны САФ	Зима	67	479,68 \pm 47,04	83,55 \pm 8,72	94,13 \pm 6,81
	Весна	23	900,47 \pm 178,14	153,64 \pm 32,58	110,68 \pm 18,19
	Лето	58	667,82 \pm 66,07	24,80 \pm 3,03	34,22 \pm 5,55
Центральная часть зоны САФ	Зима	25	463,73 \pm 70,06	94,91 \pm 19,98	48,09 \pm 9,69

* В центральной части САФ исследования проводили только в феврале до середины марта.

Таблица 3

Биомасса (\pm SE) разноразмерного зоопланктона в эпипелагиали (0–50 м) западной и центральной частей зоны Субарктического фронта в зимний (февраль–март 2009–2011 гг.), весенний (апрель 2009–2011 гг.) и летний (июнь–июль 2004–2014 гг.) периоды, мг/м³

Table 3

Biomass (\pm SE) of zooplankton in the upper epipelagic layer (0–50 m) in the western and central parts of the Subarctic Front zone in the daytime and nighttime, by seasons, mg/m³

Район	Сезон	Кол-во станций	Зоопланктон		
			Крупный (> 3,2 мм)	Средний (1,2–3,2 мм)	Мелкий (< 1,2 мм)
Светлое время суток					
Западная часть зоны САФ	Зима	70	596,98 \pm 92,45	97,62 \pm 15,84	183,68 \pm 14,87
	Весна	29	1223,61 \pm 166,44	236,83 \pm 48,43	213,34 \pm 29,09
	Лето	120	1376,73 \pm 109,61	32,00 \pm 2,97	50,08 \pm 4,32
Центральная часть зоны САФ	Зима	31	1430,17 \pm 312,22	236,66 \pm 49,28	111,29 \pm 20,46
Темное время суток					
Западная часть зоны САФ	Зима	65	1593,30 \pm 344,54	116,20 \pm 22,31	220,68 \pm 16,96
	Весна	15	3129,35 \pm 861,47	499,17 \pm 210,69	339,54 \pm 63,66
	Лето	57	1422,95 \pm 154,19	57,89 \pm 9,48	73,43 \pm 10,66
Центральная часть зоны САФ	Зима	25	999,41 \pm 159,48	138,17 \pm 31,69	77,41 \pm 13,32

двух групп планктона — копепод и эвфаузиид. Так, средняя биомасса копепод и эвфаузиид в верхнем слое эпипелагиали в ночное время в апреле составляла соответственно 1331 и 1008 мг/м³ (рис. 5).

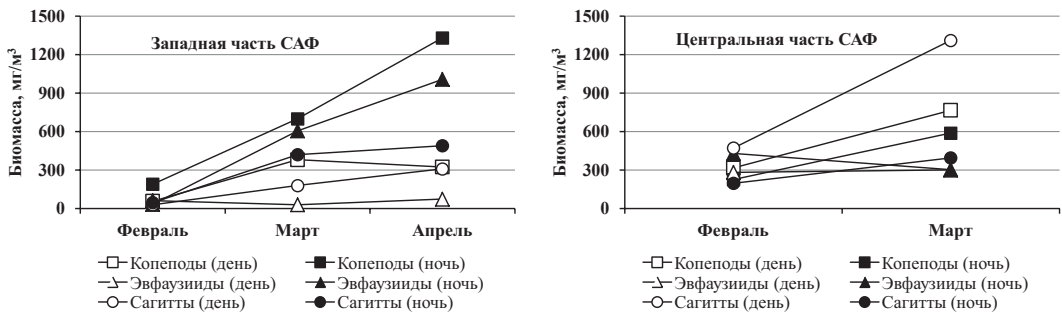


Рис. 5. Динамика среднемесячных значений биомассы основных групп зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали в западной и центральной частях зоны САФ и сопредельных субарктических вод в феврале-апреле 2009–2011 гг.

Fig. 5. Dynamics of mean monthly biomass for the main groups of zooplankton in the upper epipelagic layer in the western and central parts of the Subarctic Front zone and adjacent Subarctic waters in February-April, 2009–2011

Как в зимнем, так и в весеннем планктоне среди копепод доминировали три вида — *Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus* и *Eucalanus bungii*, представленные в уловах копеподами разных стадий. При этом в западном секторе в конце марта — апреле у *N. cristatus* и *N. plumchrus* доля копеподитов старших стадий (IV–V и V) была наибольшей, так как к периоду вегетации фитопланктона у этих видов происходит переход молодежи в старшие копеподиты. В апреле среднемесячная биомасса *N. cristatus* в слое 0–50 м в светлое и темное время суток составляла соответственно 491 и 919 мг/м³, биомасса *N. plumchrus* была ниже — 256 и 168 мг/м³. Анализ сезонной динамики биомассы этих видов показал, что в летние и особенно в осенние месяцы биомасса *N. cristatus* снижалась, что связано с опусканием взрослых рачков на глубину. Но у *N. plumchrus* высокая биомасса отмечалась и в летние месяцы (рис. 6). Это связано с тем, что сроки нереста этих двух видов не совпадают и растянуты по времени (Бродский, 1983; Гейнрих, 1993; Terazaki, 1994; Шебанова, 1997). Вид *E. bungii* в уловах находился на IV–V копеподитных стадиях. Подъем этого вида в поверхностные слои в зимне-весенний период связан с необходимостью откорма рачков во время весеннего развития фитопланктона для их успешного нереста (Гейнрих, 1961). Средняя биомасса *E. bungii* в слое 0–50 м в апреле в светлое и темное время суток составляла соответственно 57 и 177 мг/м³ и, как и у предыдущих видов, снижалась в осенние месяцы (рис. 6), т.е. те виды копепод, которые считаются предпочитаемыми кормовыми объектами лососей, в феврале не были обильны, но в марте и апреле имели биомассу, сопоставимую с летней и даже в некоторых случаях выше.

Среди эвфаузиид в зимне-весенний период в зоне САФ и сопредельных субарктических водах наибольшую биомассу имели *Euphausia pacifica*, *Thysanoessa longipes* и *Th. inspinata*, представленные разными размерными группами. Но у вида *E. pacifica* доминировали рачки с размерами 10–15 и 15–20 мм, у *Th. longipes* — с размерами 15–20 и 20–25 мм, а у *Th. inspinata* — 10–15 мм. Плотность концентраций этих видов как в феврале-марте, так и в апреле была наиболее высокой в ночное время в поверхностном слое эпипелагиали, а в летние и осенние месяцы была ниже (рис. 7). Это обусловлено тем, что зимой молодые рачки эвфаузиид населяют преимущественно слой 50–100 м и поднимаются к поверхности в ночное время суток, а в весенние месяцы в верхних слоях эпипелагиали происходит нерест, с дальнейшим опусканием части взрослых рачков на глубину (Пономарева, 1990). Высокие концентрации массовых видов эвфаузиид являются важной составной частью кормовых ресурсов лососей в местах их зимне-весеннего обитания.

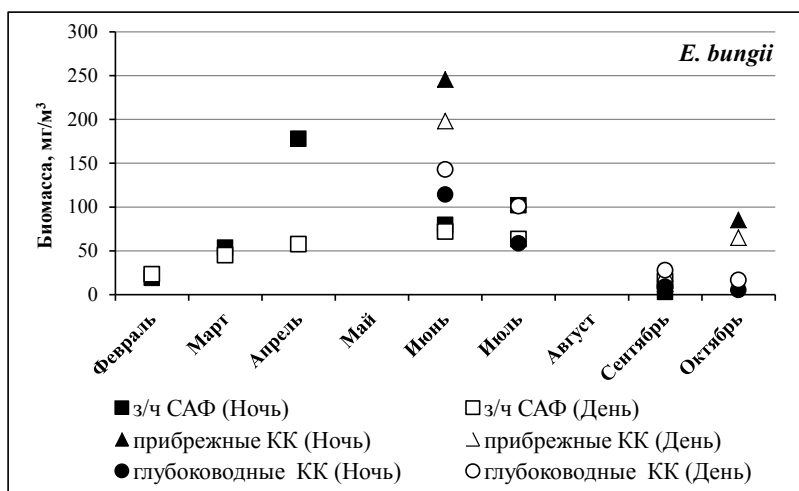
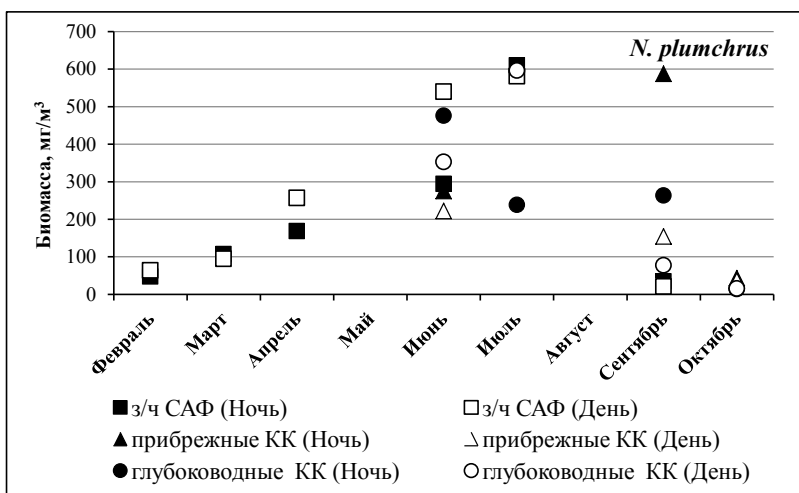
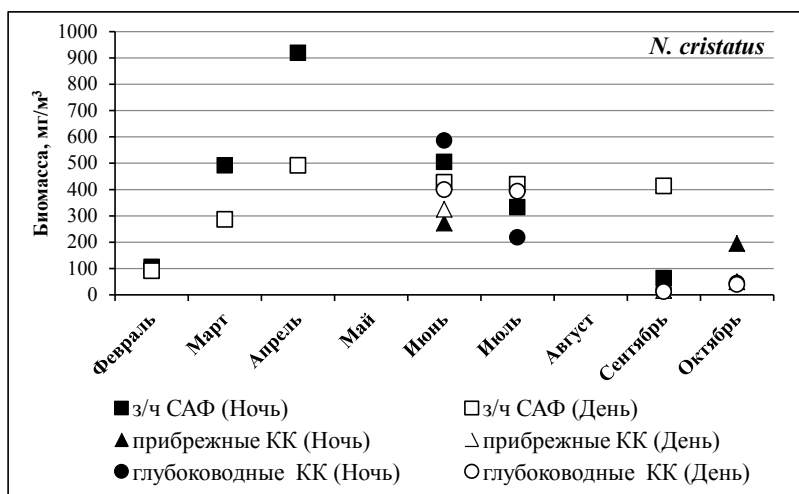


Рис. 6. Динамика среднемесячных значений биомассы наиболее массовых видов копепоид в верхней эпипелагиали (0–50 м) СЗТО в дневное и ночное время в 2000-е гг.: *з/ч САФ* — западная часть зоны Субарктического фронта; *прибрежные КК* — прибрежные курило-камчатские районы; *глубоководные КК* — глубоководные курило-камчатские районы

Fig. 6. Year-to year dynamics of mean monthly biomass of copepods in the upper epipelagic layer (0–50 m) in the North-West Pacific in the daytime and nighttime: *з/ч САФ* — western part of the Subarctic Front zone; *прибрежные КК* — coastal waters of Kuril Islands and eastern Kamchatka; *глубоководные КК* — deep waters at Kuril Islands and eastern Kamchatka

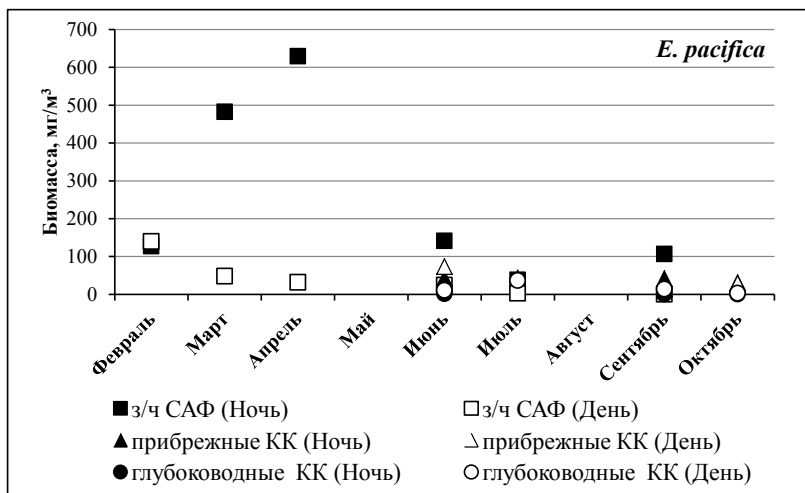
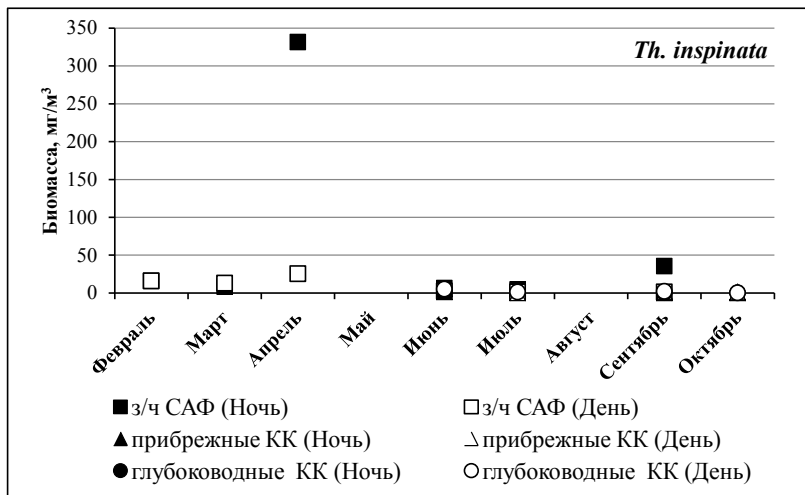
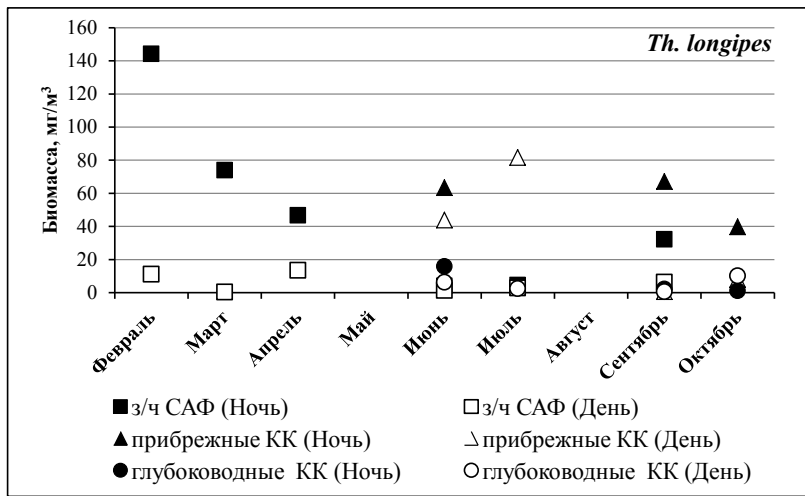


Рис. 7. Динамика среднемесячных значений биомассы наиболее массовых видов эвфаузиид в верхней эпипелагиали (0–50 м) СЗТО в дневное и ночное время в 2000-е гг.: *з/ч САФ* — западная часть зоны Субарктического фронта; *прибрежные КК* — прибрежные курило-камчатские районы; *глубоководные КК* — глубоководные курило-камчатские районы

Fig. 7. Year-to-year dynamics of mean monthly biomass of euphausiids in the upper epipelagic layer (0–50 m) in the North-West Pacific in daytime and nighttime: *з/ч САФ* — western part of the Subarctic Front zone; *прибрежные КК* — coastal waters of Kuril Islands and eastern Kamchatka; *глубоководные КК* — deep waters at Kuril Islands and eastern Kamchatka

Наибольшая плотность средне- и мелкоразмерного зоопланктона в слоях эпипелагиали 0–50 и 0–200 м была отмечена в апреле (табл. 2 и 3).

Таким образом, в западном секторе района исследований зимняя биомасса крупноразмерного зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали, где происходит основное питание лососей, в дневное время была ниже летней в 2,3 раза, а в ночное время — на уровне летних биомасс. В апреле биомасса зоопланктона в дневное время была на уровне летней, а в ночное время — выше в 2,2 раза. В центральном секторе зимняя биомасса в дневное время была выше, чем в западном секторе, за счет повышенной концентрации сагитт в верхнем слое.

Состав рациона лососей в местах зимне-весеннего обитания. Основу питания горбуши, кеты и нерки в зимний и весенний периоды составляли рачковый зоопланктон (эвфаузииды, копеподы и гиперииды), птероподы, а кеты — также желетельные гидробионты (рис. 8–10). Из копепоид главным образом потреблялись наиболее массовые виды *N. cristatus*, *N. plumchrus* и *E. bungii*, а из эвфаузиид — *E. pacifica*, *Th. longipes* и *Th. inspinata*. Так, в феврале — начале марта 2009 г. в центральной части зоны САФ и сопредельных приалеутских водах отмечали питание горбуши, нерки и мелкоразмерной кеты преимущественно эвфаузиидами, а в марте-апреле в западной части САФ и сопредельных субарктических водах — копеподами, так как концентрация этих групп планктона в верхнем слое эпипелагиали, где питаются лососи, была высокой. Желетельный планктон (гребневики, сальпы, медузы) имел большое значение в питании только у кеты, что, вероятно, связано с морфологическими особенностями строения ее желудочно-кишечного тракта. При тех же кормовых условиях доля желетельных в рационе горбуши и нерки была крайне низкой. Щетинкочелюстные, полихеты, килевогие моллюски, а также мелкоразмерный нектон в питании планктоноядных видов лососей были второстепенной пищей. В рационе чавычи и кижуча основными кормовыми объектами были кальмары и рыбы.

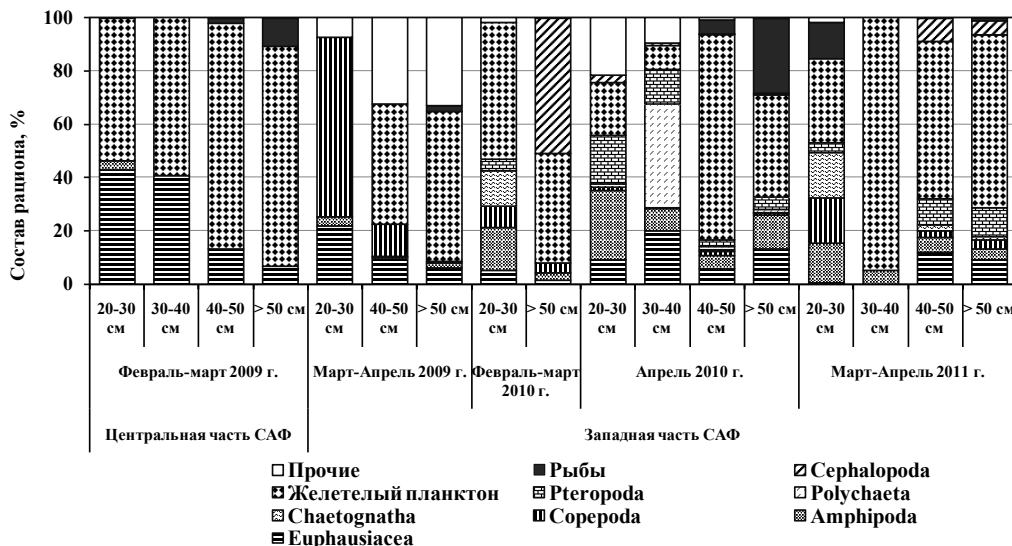


Рис. 8. Состав рациона кеты в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2009–2011 гг. (по: Кузнецова, 2010; Найдено и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а, б)

Fig. 8. Composition of chum salmon diet in the western and central parts of the Subarctic Front zone in the winter-spring of 2009–2011 (from: Кузнецова, 2010; Найдено и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а, б)

Интенсивность питания лососей в зимний и весенний периоды. У горбуши, пойманной в феврале-марте, 1,0 % рыб имели пустые желудки, 46,6 % желудков были слабо или частично заполнены, 41,5 % имели заполнение выше среднего и 10,9 % — очень высокое (рис. 11). Средний ИНЖ в зимние месяцы составил 92,9 и 107,9 ‰ у рыб с размерами соответственно 10–30 и 30–50 см (табл. 4).

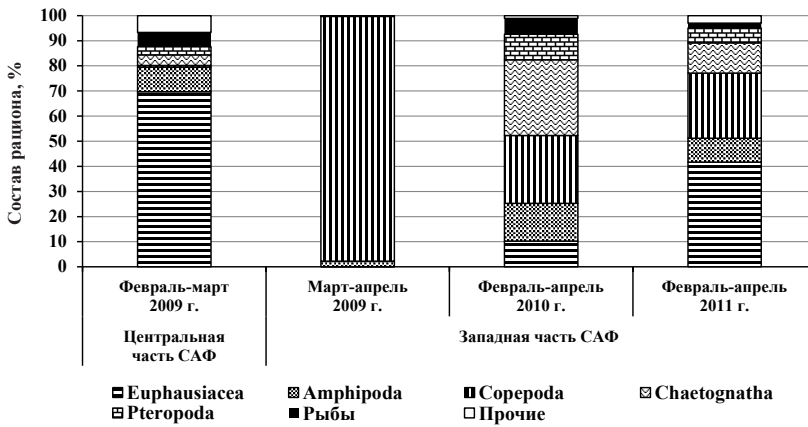


Рис. 9. Состав рациона горбуши в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2009–2011 гг. (по: Кузнецова, 2010; Найдено и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а, б)

Fig. 9. Composition of pink salmon diet in the western and central parts of the Subarctic Front zone in the winter-spring of 2009–2011 (from: Кузнецова, 2010; Найдено и др., 2010; Кузнецова и др., 2011а, б)

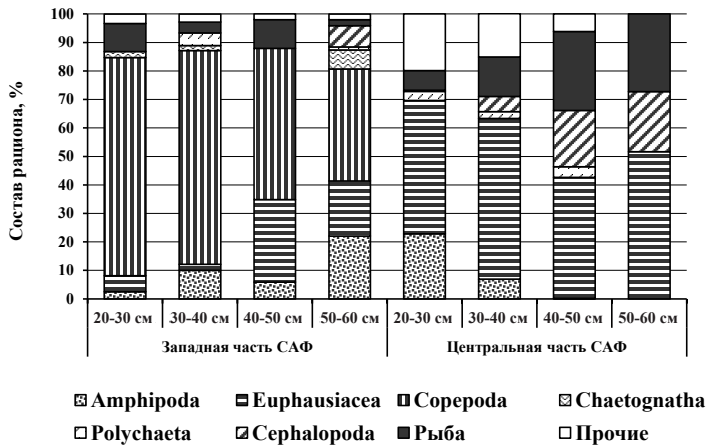


Рис. 10. Состав рациона нерки в центральной и западной частях зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2009 г. (по: Найдено и др., 2010)

Fig. 10. Composition of sockeye salmon diet in the western and central parts of the Subarctic Front zone in the winter-spring of 2009–2011 (from: Найдено и др., 2010)

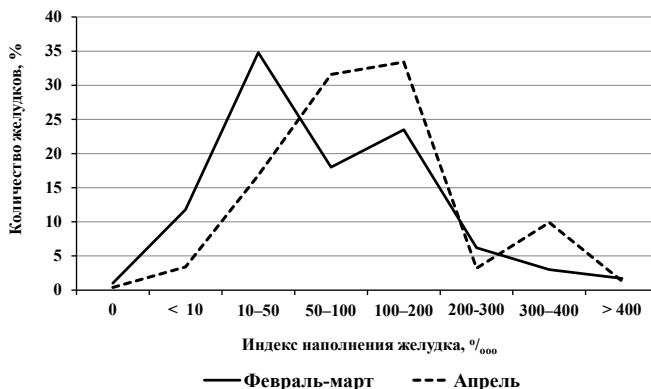


Рис. 11. Динамика интенсивности питания горбуши в феврале-апреле 2009–2011 гг. в зоне Субарктического фронта

Fig. 11. Feeding intensity of pink salmon in the Subarctic Front zone in the winter-spring of 2009–2011

Таблица 4

Интенсивность питания тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в феврале-апреле 2009–2011 гг., ‰

Table 4

Feeding intensity of pacific salmon in the Subarctic Front zone and adjacent Subarctic waters in February-April of 2009–2011, ‰

Месяц	Средний ИНЖ ± SE			Кол-во желудков
	10–30 см	30–50 см	> 50 см	
<i>Горбуша</i>				
Февраль-март	92,85 ± 11,46	107,91 ± 20,06		1587
Апрель	104,35 ± 28,99	127,36 ± 11,45		700
<i>Кета</i>				
Февраль-март	99,28 ± 11,44	69,96 ± 7,61	24,87 ± 5,08	635
Апрель	103,42 ± 31,07	76,26 ± 10,60	64,28 ± 11,44	290
<i>Нерка</i>				
Февраль-март	62,88 ± 8,45	35,02 ± 3,79	27,34 ± 9,30	722
Апрель	50,00 ± 22,86	63,54 ± 34,32	95,17 ± 44,70	55

В апреле доля слабопитающихся рыб уменьшилась, а доля рыб с высоким наполнением желудка возросла. Средний ИНЖ весной составил 104,4 и 127,4 ‰ у рыб с размерами соответственно 10–30 и 30–50 см (табл. 4).

Средний ИНЖ *кеты* в феврале-марте у рыб с размерами 10–30 см был на таком же уровне, как и у горбуши, и составил 99,3 ‰. Интенсивность питания рыб с размерами 30–50 и > 50 см была ниже (табл. 4). В апреле интенсивность питания кеты всех размерных групп была выше, чем в зимние месяцы, но ниже, чем у горбуши.

Интенсивность питания *нерки* с размерами тела 10–30 и 30–50 см была ниже по сравнению с таковой горбуши и кеты, но в апреле интенсивность питания крупной нерки увеличилась (табл. 4).

ИНЖ *кижуча* размером до 50 см в феврале-марте составил 93,7 ‰.

Сезонные изменения интенсивности питания лососей. Наибольшая интенсивность питания *горбуши* отмечается в сентябре у молоди с размерами тела 10–30 см и в апреле у рыб с размерами 30–50 см (рис. 12). Статистически значимых различий средних ИНЖ горбуши в эти месяцы не выявлено (табл. 5). В октябре-ноябре интенсивность питания молоди горбуши снизилась. В феврале у рыб размером 10–30 и 30–50 см отмечена такая же интенсивность питания, как и в ноябре у молоди. В апреле интенсивность питания горбуши значительно возростала, а в летние и осенние месяцы снижалась. При этом отмечено высокое сходство средних показателей интенсивности питания горбуши размером 30–50 см в феврале и в летние месяцы (табл. 5).

Наиболее высокая интенсивность питания *кеты* была отмечена у молоди с размерами тела 10–30 см в августе-сентябре. Так же как и у горбуши, в октябре-ноябре ИНЖ молоди кеты снижались, питание в феврале было таким же неинтенсивным, как и в ноябре (рис. 13). Статистически значимые различия между средними ИНЖ молоди в ноябре и феврале отсутствуют (табл. 6). В зимние месяцы самое слабое питание было отмечено у крупноразмерных рыб. В апреле интенсивность питания кеты всех размерных групп увеличивалась, в июне-июле ИНЖ были высокими, а в осенние месяцы снижались, особенно значительно у крупных (вероятно половозрелых) рыб. Высокое сходство интенсивности питания отмечено для рыб размером 30–50 см в апреле и в июне-июле (табл. 6).

Сезонные изменения среднемесячных значений ИНЖ *нерки* размером до 30 см были такими же, как и у молоди горбуши и кеты (рис. 14, табл. 7). Но в летние и осенние месяцы среднемесячные значения ИНЖ молоди нерки ниже, чем у молоди горбуши и кеты. Интенсивность питания нерки размером 30–50 и > 50 см в феврале-марте невысокая, при этом крупноразмерная нерка питалась зимой так же слабо, как и крупная кета. В апреле среднемесячный ИНЖ повышался и был выше, чем в июне-июле. ИНЖ рыб размером > 30 см в осенние месяцы был невысоким.

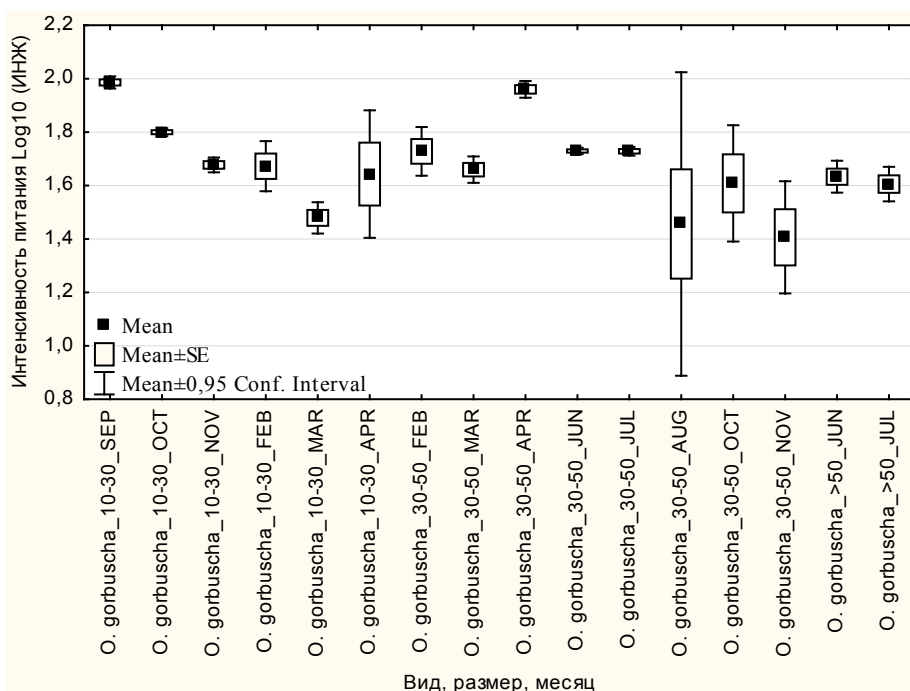


Рис. 12. Динамика интенсивности питания (среднемесячные ИНЖ, ‰) горбуши в дальневосточных морях и СЗТО в 2000-е гг.

Fig. 12. Dynamics of feeding intensity (mean monthly index of stomach fullness, ‰) for pink salmon in the Far-Eastern Seas and central and western parts of the Subarctic Front zone and adjacent Subarctic waters in the 2000s

Таблица 5

Уровень значимости различий средних ИНЖ горбуши разных размеров в различные месяцы

Table 5

Statistical significance (p) of differences between the mean monthly indices of stomach fullness for certain size groups of pink salmon, by months

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}
10–30 см Сент {1}																
10–30 см Окт {2}	0,000															
10–30 см Ноябрь {3}	0,000	0,000														
10–30 см Февр {4}	0,000	0,005	0,918													
10–30 см Март {5}	0,000	0,000	0,000	0,000												
10–30 см Апр {6}	0,000	0,092	0,715	0,774	0,088											
30–50 см Окт {7}	0,000	0,009	0,353	0,453	0,095	0,768										
30–50 см Ноябрь {8}	0,000	0,000	0,000	0,001	0,333	0,043	0,048									
30–50 см Февр {9}	0,000	0,094	0,253	0,367	0,000	0,405	0,157	0,000								
30–50 см Март {10}	0,000	0,000	0,481	0,793	0,000	0,862	0,500	0,001	0,149							
30–50 см Апр {11}	0,310	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000						
30–50 см Июнь {12}	0,000	0,000	0,000	0,205	0,000	0,352	0,099	0,000	0,969	0,002	0,000					
30–50 см Июль {13}	0,000	0,000	0,002	0,221	0,000	0,360	0,104	0,000	0,993	0,004	0,000	0,919				
30–50 см Авг {14}	0,039	0,179	0,388	0,405	0,929	0,492	0,568	0,851	0,294	0,428	0,050	0,285	0,288			
> 50 см Июнь {15}	0,000	0,000	0,187	0,468	0,000	0,920	0,752	0,003	0,070	0,481	0,000	0,002	0,003	0,492		
> 50 см Июль {16}	0,000	0,000	0,051	0,234	0,003	0,705	0,974	0,011	0,025	0,181	0,000	0,000	0,001	0,563	0,548	

Примечание. Здесь и далее в таблицах выделены данные, указывающие на отсутствие статистически значимых различий средних значений ИНЖ ($p > 0,05$).

Смертность лососей. В качестве косвенного показателя смертности горбуши охотоморских стад был рассмотрен показатель убыли численности горбуши отдельных поколений на различных этапах морского и океанического периодов жизни. Смертность охотоморской горбуши в 2004–2014 гг., рассчитанная на основе морских и береговых учетов, варьировала в широком диапазоне: за период с ноября по июнь следующего

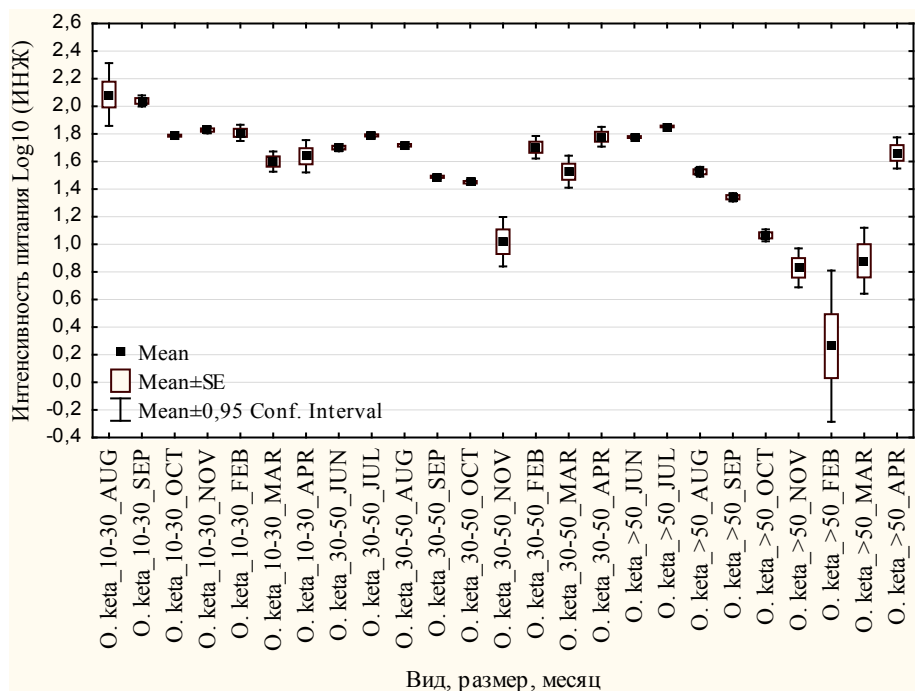


Рис. 13. Динамика интенсивности питания (среднемесячные ИНЖ, ‰) кеты в дальневосточных морях и СЗТО в 2000-е гг.

Fig. 13. Dynamics of feeding intensity (mean monthly index of stomach fullness, ‰) for chum salmon in the Far-Eastern Seas and central and western parts of the Subarctic Front zone and adjacent Subarctic waters in the 2000s

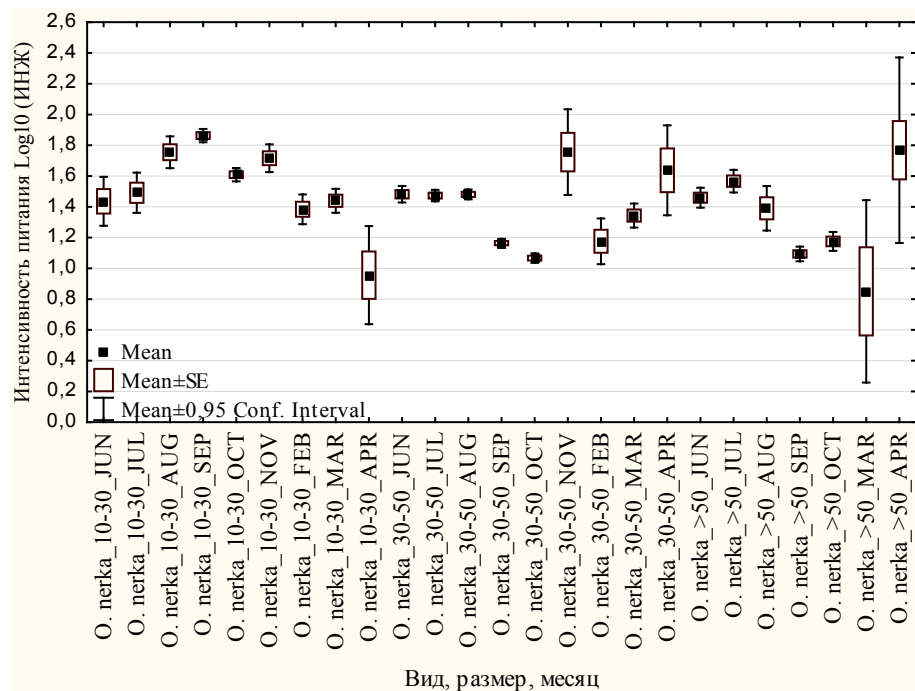


Рис. 14. Динамика интенсивности питания (среднемесячные ИНЖ, ‰) нерки в дальневосточных морях и СЗТО в 2000-е гг.

Fig. 14. Dynamics of feeding intensity (mean monthly index of stomach fullness, ‰) for sockeye salmon in the Far-Eastern Seas and central and western parts of the Subarctic Front zone and adjacent Subarctic waters in the 2000s

Statistical significance (p) of differences between the mean monthly indices of stomach fullness for certain size groups of chum salmon, by months

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}	{19}	{20}	{21}	{22}	{23}	{24}	{25}	
10–30 см Авг {1}																										
10–30 см Сент {2}	0,801																									
10–30 см Окт {3}	0,105	0,000																								
10–30 см Ноябрь {4}	0,162	0,000	0,004																							
10–30 см Февр {5}	0,147	0,000	0,711	0,713																						
10–30 см Март {6}	0,009	0,000	0,000	0,000	0,001																					
10–30 см Апр {7}	0,021	0,000	0,017	0,003	0,041	0,574																				
30–50 см Июнь {8}	0,037	0,000	0,000	0,000	0,064	0,003	0,333																			
30–50 см Июль {9}	0,108	0,000	0,860	0,022	0,746	0,000	0,017	0,000																		
30–50 см Авг {10}	0,046	0,000	0,000	0,000	0,114	0,000	0,215	0,472	0,000																	
30–50 см Сент {11}	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,018	0,000	0,000	0,000																
30–50 см Окт {12}	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,000	0,000	0,000	0,001															
30–50 см Ноябрь {13}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000														
30–50 см Февр {14}	0,053	0,000	0,249	0,090	0,251	0,184	0,496	0,975	0,240	0,845	0,003	0,001	0,000													
30–50 см Март {15}	0,005	0,000	0,000	0,000	0,000	0,355	0,250	0,002	0,000	0,000	0,183	0,032	0,000	0,072												
30–50 см Апр {16}	0,107	0,000	0,875	0,327	0,700	0,001	0,072	0,124	0,841	0,220	0,000	0,000	0,000	0,380	0,000											
> 50 см Июнь {17}	0,094	0,000	0,407	0,001	0,591	0,000	0,027	0,000	0,424	0,001	0,000	0,000	0,000	0,309	0,000	0,969										
> 50 см Июль {18}	0,208	0,000	0,000	0,102	0,401	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,039	0,000	0,127	0,000									
> 50 см Авг {19}	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,036	0,085	0,000	0,000	0,000	0,082	0,001	0,000	0,018	0,622	0,000	0,000	0,000								
> 50 см Сент {20}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000						
> 50 см Окт {21}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,501	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000						
> 50 см Ноябрь {22}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,039	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000					
> 50 см Февр {23}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,002				
> 50 см Март {24}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,681	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,777	0,003	0,000			
> 50 см Апр {25}	0,033	0,000	0,018	0,001	0,076	0,107	0,549	0,713	0,018	0,458	0,000	0,000	0,000	0,817	0,032	0,138	0,034	0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	

Statistical significance (p) of differences between the mean monthly indices of stomach fullness for certain size groups of sockeye salmon, by months

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}	{16}	{17}	{18}	{19}	{20}	{21}	{22}	{23}	{24}	{25}			
10-30 см Июнь {1}	0																											
10-30 см Июль {2}	0,575																											
10-30 см Авг {3}	0,008	0,019																										
10-30 см Сент {4}	0,000	0,000	0,272																									
10-30 см Окт {5}	0,030	0,072	0,125	0,000																								
10-30 см Ноябрь {6}	0,004	0,010	0,727	0,033	0,095																							
10-30 см Февр {7}	0,618	0,236	0,001	0,000	0,001	0,000																						
10-30 см Март {8}	0,970	0,480	0,002	0,000	0,000	0,000	0,480																					
10-30 см Апр {9}	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004	0,001																				
30-50 см Июнь {10}	0,586	0,891	0,006	0,000	0,001	0,001	0,186	0,420	0,000																			
30-50 см Июль {11}	0,623	0,807	0,004	0,000	0,000	0,000	0,185	0,431	0,000	0,875																		
30-50 см Авг {12}	0,591	0,876	0,005	0,000	0,000	0,001	0,183	0,416	0,000	0,979	0,892																	
30-50 см Сент {13}	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	0,122	0,000	0,000	0,000																
30-50 см Окт {14}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,411	0,000	0,000	0,000	0,000															
30-50 см Ноябрь {15}	0,133	0,204	0,997	0,594	0,462	0,848	0,076	0,118	0,001	0,174	0,161	0,171	0,003	0,001														
30-50 см Февр {16}	0,013	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,027	0,001	0,148	0,000	0,000	0,000	0,882	0,131	0,006													
30-50 см Март {17}	0,404	0,088	0,000	0,000	0,000	0,000	0,756	0,191	0,004	0,030	0,020	0,026	0,000	0,000	0,053	0,025												
30-50 см Апр {18}	0,174	0,302	0,456	0,084	0,824	0,577	0,076	0,136	0,000	0,236	0,208	0,230	0,000	0,000	0,616	0,001	0,040											
> 50 см Июнь {19}	0,787	0,659	0,003	0,000	0,001	0,000	0,325	0,719	0,000	0,661	0,716	0,667	0,000	0,000	0,143	0,000	0,093	0,179										
> 50 см Июль {20}	0,153	0,345	0,075	0,000	0,428	0,058	0,025	0,046	0,000	0,158	0,092	0,142	0,000	0,000	0,356	0,000	0,002	0,603	0,087									
> 50 см Авг {21}	0,716	0,385	0,007	0,000	0,029	0,005	0,970	0,646	0,009	0,380	0,399	0,382	0,023	0,001	0,099	0,076	0,792	0,124	0,514	0,109								
> 50 см Сент {22}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,306	0,000	0,000	0,000	0,016	0,322	0,001	0,288	0,000	0,000	0,000	0,000	0,004							
> 50 см Окт {23}	0,002	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,000	0,112	0,000	0,000	0,000	0,767	0,002	0,004	0,993	0,000	0,000	0,000	0,000	0,037	0,050						
> 50 см Март {24}	0,035	0,010	0,000	0,000	0,000	0,000	0,062	0,019	0,422	0,007	0,007	0,007	0,675	0,760	0,007	0,658	0,073	0,004	0,012	0,001	0,091	0,927	0,629					
> 50 см Апр {25}	0,327	0,410	0,970	0,774	0,630	0,877	0,255	0,322	0,023	0,388	0,376	0,385	0,068	0,034	0,975	0,079	0,222	0,712	0,352	0,546	0,272	0,042	0,073	0,064				

года (6 месяцев, включая зиму) она изменялась от 35 до 80 % (составив в среднем 60 %), а на последующей стадии анадромных миграций из прикурильских тихоокеанских вод к побережьям Охотского моря она изменялась от 42 до 60 % (рис. 15).

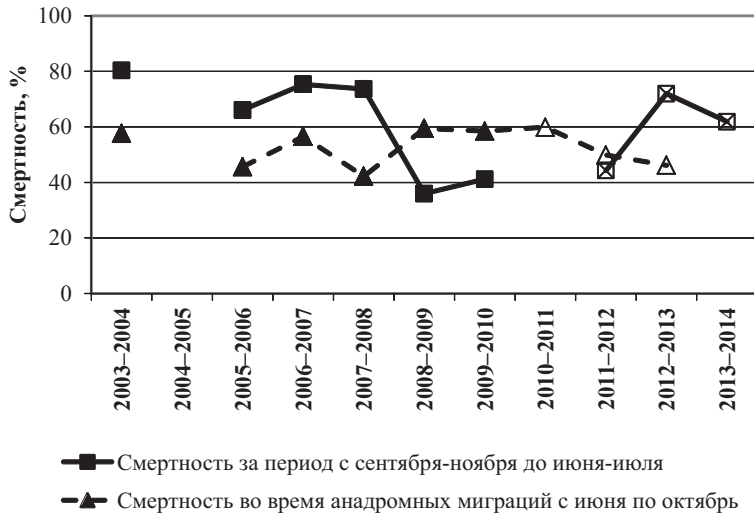


Рис. 15. Смертность (%) охотоморской горбуши на разных стадиях морского периода жизни (данные 2003–2014 гг., в 2004 и 2010 гг. данные учетов молоди горбуши отсутствуют)
 Fig. 15. Mortality (%) of pink salmon from the Okhotsk Sea at various stages of its marine life (on the data of 2003–2014, except the data for juveniles in 2004 and 2010)

Лососи в течение всего жизненного цикла, как и другие животные, находятся под влиянием комплекса различных абиотических и биотических факторов — в пресных, эстуарных и морских водах. Из абиотических факторов на их выживаемость, рост и численность могут оказывать влияние в первую очередь климато-гидрологические условия. В морях и океанах это прежде всего температурные, градиентные и циркуляционные аномалии. Влияние биотического окружения в общем плане принято подразделять на факторы, лимитирующие жизнедеятельность и численность через «контроль сверху» (в первую очередь хищники) и «контроль снизу» (продуктивность вод и кормовые условия, численность и плотность концентрации основных видов нектона и нектобентоса). Приведенные выше результаты исследований позволяют рассмотреть, в какой степени эти факторы могут лимитировать выживаемость и, соответственно численность лососей во время зимне-весеннего периода.

Известно, что температурный фактор, влияющий на жизнедеятельность и выживаемость лососей, работает при экстремально низких или высоких (т.е. пороговых для лососей) значениях температуры воды и на определенных этапах их жизни. Однако зимой в океане (в частности в районах обитания лососей в зоне САФ) таких экстремальных значений температуры воды не наблюдается. Кроме того, эволюционное становление океанических форм лососей сопровождалось выработкой различных видоспецифичных адаптаций, в том числе и к обитанию в диапазоне зимних температур. Как было показано выше (см. рис. 2), каждый вид лососей обитает зимой в тех температурных условиях, к которым адаптирован, а водные массы зоны зимне-весеннего обитания лососей в Северной Пацифике с определенной вертикальной и термохалинной структурами являются для них благоприятными биотопами. К тому же, имея широкое пространственное распределение, весьма подвижные лососи могут избегать зоны с некомфортными температурами (Шунтов, Темных, 2008, 2011a). Таким образом, температура вряд ли может быть фактором, напрямую влияющим на выживаемость лососей в океане зимой. Однако в основе экологического воздействия температуры лежит ее влияние на самые важные функции живых организмов — обмен веществ и размножение. В частности, термический режим вод и продолжительность периода с минимальными температурами влияет на начало, продолжительность и интенсивность

развития планктона, являющегося наиболее значимой частью кормовой базы лососей, определяя тем самым более или, наоборот, менее благоприятную пищевую обеспеченность и условия выживания в целом.

Так, в теплый 2009 г. (Фигуркин, Найденко, 2013) значительное увеличение биомассы зоопланктона отмечали уже в конце февраля — марте. В центральной части зоны САФ с сопредельными приалеутскими водами в феврале максимальная биомасса копепод в верхнем слое эпипелагиали на некоторых станциях составляла 1106–1272 мг/м³, а эвфаузиид — 3023 мг/м³. В западной части зоны САФ с сопредельными субарктическими водами максимальная биомасса копепод в марте достигала 4603–6323 мг/м³, а эвфаузиид — 7024–7818 мг/м³. Максимальные ИНЖ горбуши в центральном секторе в отдельных случаях достигали 328–611 ‰ (при преимущественном питании эвфаузиидами), а в западном секторе — 460 ‰ (при питании копеподами), что свидетельствует о том, что в зимне-весенний период в 2009 г. сложились вполне благоприятные кормовые условия для лососей. Зимне-весенняя выживаемость горбуши была также очень высокой, и ее смертность за этот период составила всего 36 % (см. рис. 15). В 2009 г. отмечали и самый максимальный по величине береговой улов лососей (542,3 тыс. т, из них горбуши 421,6 тыс. т) за всю историю российского рыболовства (Шунтов, Темных, 2009). Два последующих года (2010 и 2011) также были благоприятными по термическим и кормовым условиям, хотя в 2011 г. биомасса планктона была немного ниже, чем в 2009 и 2010 гг. (см. рис. 4). Выживаемость горбуши в зимне-весенний период 2010 г. была высокой, составив 59 % (смертность соответственно 41 %). А 2011 г. стал вторым максимальным по величине (504,7 тыс. т, из них горбуши 389,5 тыс. т) берегового вылова лососей (Шунтов, Темных, 2011б). Можно предположить, что благоприятные термические условия, в том числе повлиявшие на состояние кормовой базы, стали причиной хорошей выживаемости и высоких возвратов лососей. Однако холодная зима в зоне САФ и сопредельных водах в 2012 г. не стала причиной высокой смертности горбуши, и выживаемость ее составила 56 %. Вылов лососей в этот год стал третьим (438,9 тыс. т, из них горбуши 292,5 тыс. т) по величине (Шунтов, Темных, 2012). И напротив, зима в 2014 г. была теплой, но выживаемость лососей была низкой — 38 % (смертность составила 62 %). Таким образом, не во всех случаях по температурному фактору и его влиянию на кормовую базу можно судить о выживаемости лососей. Хотя в некоторых работах (Тананаева, 2008) именно по термическим условиям в местах зимовки, в частности, горбуши предлагается судить о величине предстоящих ее возвратов.

Состояние кормовой базы, а именно ее обилие, состав, доступность и энергетическая ценность, является основным индикатором пищевой обеспеченности лососей в местах их обитания. Считается, что в зимние месяцы в северо-западной части Тихого океана биомасса зоопланктона значительно снижается, особенно в декабре-январе (Odate, 1994; Taguchi, 1995; Mackas, Tsuda, 1999; Sinjae et al., 2008). По данным некоторых исследователей биомасса зоопланктона в зоне САФ в зимние месяцы (с ноября по февраль) составляет всего 10 % от летних запасов (Sugimoto and Tadokoro, 1998; Nagasawa, 1999, 2000). На основании этого делаются выводы о вынужденном питании лососей низкокалорийной пищей и даже их зимнем голодании (Ishida et al., 2000; Nomura et al., 2000; Nomura and Kaga, 2007).

Как показали результаты настоящих исследований, зимние запасы зоопланктона действительно ниже, чем в весенний и летний периоды (см. табл. 2 и 3), но «катастрофического» снижения обилия зоопланктона и одномоментного опускания всех его видов в более глубокие слои эпипелагиали не происходит. Это связано с тем, что общая биомасса зоопланктона — это интегральная сумма биомасс разных видов планктона с определенными сезонными фазами размножения (зачастую растянутыми по времени), послойным распределением разных размерных групп в пелагиали и вертикальными миграциями, а также межгодовой динамикой численности. По данным планктонных исследований в 2000-е гг., в феврале в верхнем слое эпипелагиали зоны САФ и сопредельных субарктических вод биомасса эвфаузиид *Th. longipes* и *E. pacifica*

(за счет развития и роста разных размерно-возрастных стадий) была даже выше, чем в летние или осенние месяцы (в зоне САФ и прикурильских и прикамчатских водах) (см. рис. 7). Следует отметить, что доля эвфаузиид в рационе лососей в феврале была также высокой. Биомасса основных видов копепод, напротив, в феврале была низкой, но значительно повышалась в марте-апреле, соответственно их доля в рационе в эти месяцы возрастала (см. рис. 6 и 8–10). Такое поэтапное развитие планктона является важным моментом пищевой обеспеченности лососей (а также других видов nekтона) в зимний и весенний периоды. Существенная доля эвфаузиид, копепод, а также гипериид и птеропод в рационе лососей свидетельствует о доступности и достаточном обилии этих групп зоопланктона в верхнем слое эпипелагиали в эти сезоны.

Не подтверждают выводы о зимнем голодании лососей и данные об интенсивности их питания. Результаты исследований сезонной динамики питания лососей показали, что для зимнего периода действительно характерны несколько пониженные индексы наполнения желудков рыб (см. рис. 12–14). Но снижение интенсивности питания от лета-осени к зиме и изменение активности питания в зимние и весенние месяцы у разных видов лососей и их размерных групп происходят по-разному. Горбуше и кете, проводящим в пресных водах одну зиму, для обеспечения жизнестойкости, выживания и роста их молоди, особенно в первые месяцы, требуется больше энергетических ресурсов, чем для молоди нерки (у которой более длительный пресноводный период). Соответственно, интенсивность питания молоди горбуши и кеты осенью и зимой выше, чем у нерки. Кроме того, горбуше, а также кижучу с одним морским годом жизни необходимы быстрый активный рост и созревание. Поэтому питание этих видов лососей (не только молоди, но и более крупных рыб) в зимний и весенний периоды более интенсивно, чем крупноразмерной кеты и разноразмерной нерки (рис. 12–14). Факт, что при одних и тех же условиях пищевой обеспеченности в местах зимовок разные виды лососей и их размерные группы имеют неодинаковую активность питания, свидетельствует о том, что кормовые условия не являются причиной изменения интенсивности их питания в зимний период. Мы полагаем, что различия в интенсивности питания лососей как в зимне-весенний период, так и в течение всего жизненного цикла обусловлены их разными жизненными стратегиями. Следует отметить, что и в более ранних исследованиях отмечено интенсивное питание лососей в период зимнего их обитания в северо-западной части Тихого океана (Тутубалин, Чучукало, 1992; Волков, 2006).

В зимний период отмечается снижение содержания липидов в мышечной ткани лососей (Nomura et al., 1999, 2000; Ishida et al., 2000; Kaga et al., 2006; Ерохин, Климов, 2011; Кальченко и др., 2013; Klimov et al., 2013; Лаженцев, Мазникова, 2014). По данным указанных исследователей, зимой содержание липидов в мышцах снижается у молоди горбуши до 0,2–2,6 % и у молоди кеты — до 0,3–2,4 %, т.е. в среднем в 4–12 раз. Для нерки характерна другая стратегия биохимической адаптации: содержание липидов осенью у нерки ниже, чем у молоди горбуши и кеты, и разница осеннего и зимнего содержания липидов не очень значительна (Ерохин, Климов, 2011; Klimov et al., 2013). Снижение содержания липидов в мышцах лососей многие из вышеназванных авторов также связывают с низкой пищевой обеспеченностью и адаптацией рыб к низким температурам воды. Однако установлено (Швыдкий, Вдовин, 1999; Горбатенко и др., 2008; Шунтов, Темных, 2008), что изменения интенсивности питания, жиракопления и темпа роста в период с осени до весны обусловлены циклическими изменениями физиологических процессов лососей, т.е. эндогенными ритмами, а не бедностью пищевых ресурсов и их слабой доступностью.

Немаловажное значение при оценке пищевой обеспеченности лососей в местах их обитания имеют обилие потребителей кормовых ресурсов. Как уже отмечалось выше, биомасса nekтона в верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта и сопредельных субарктических вод в годы исследований была меньше 1 т/км². Это очень низкий показатель для столь обширной акватории. Для сравнения, летом в тихоокеанских водах Курильских островов биомасса nekтона в разные годы варьирует от 1 до 6 т/км² (Хоружий, Найдено, 2014). Кроме этого, важно отметить, что пространственное

распределение видов тропико-субтропического фаунистического комплекса, которые в годы их высокой численности прямо или косвенно могут конкурировать за пищу, не совпадает с распределением лососей. Соответственно, в местах зимне-весеннего обитания лососей в зоне САФ и сопредельных субарктических водах планктоноядными видами нектона потребляется лишь незначительная часть зоопланктонных ресурсов. Так, в зимне-весенний период 2009–2011 гг. суточное выедание нектоном эвфаузиид, копепод и гипериид не превышало 0,07 % общих запасов этих групп в слое, где питаются лососи (Найденко, Кузнецова, 2011; Naydenko and Kuznetsova, 2013). Для сравнения, летом в тихоокеанских водах Курильских островов планктоноядными рыбами и кальмарами за сутки выедалось до 0,2 % запаса эвфаузиид, копепод и гипериид (Найденко, Хоружий, 2014). Рассчитанное соотношение общего запаса кормового зоопланктона и его суточного потребления в зимний период изменялось от 134 до 315, в то время как летом оно не превышало 135, что также подтверждает выводы о вполне достаточном запаса кормовых ресурсов в океане в феврале-апреле.

Таким образом, «пищевая обеспеченность», определяемая составом и обилием зоопланктонных ресурсов (даже с учетом сезонного снижения биомассы планктона) и плотностью концентраций нектона, не является фактором, который может лимитировать численность лососей в открытых водах океана в зимний период.

В некоторых работах (например, Тананаева, 2008) отмечается, что выживаемость лососей зимой снижается по причине того, что из-за плохих кормовых условий они становятся более уязвимыми для хищников. Однако на основании цифр о количестве травмированных рыб (см. табл. 1) можно заключить, что низкая численность хищников в местах зимнего обитания лососей в зоне САФ также не может вызывать повышенную смертность лососей.

Следующим фактором, с которым в значительной степени связывают смертность молоди лососей в первый морской год их жизни, являются их размеры (Pearcy, 1992; Willette et al., 1999; Каев, 2003; Moss et al., 2005). Согласно гипотезе критического размера и критического периода (Beamish and Mahnken, 2001; Farley et al., 2007), мелкоразмерные рыбы, накопившие летом-осенью меньше запасов, в большей степени элиминируются во время последующей зимовки. А.В. Заволокин и Е.В. Стрежнева (2013) исследовали размерно-селективную смертность горбуши на основе измерений приростов чешуи молоди горбуши, пойманной в южной части Охотского моря осенью 2007 и 2008 гг., и вернувшихся в следующем году на нерест рыб этих поколений. Эти два поколения имели одинаковую численность осенью, но разные темпы роста и различное выживание зимой. Согласно данной гипотезе, мелкие и медленно растущие сеголетки охотоморских стад осенью 2007 г. не имели достаточных энергетических запасов, чтобы пережить конец осени и зиму в океане, и, вероятно, поэтому выживание этого поколения в этот период было низким — 26 %. В следующем 2008 г. у более крупных и хорошо растущих сеголеток 2008 г. выживание в осенне-зимний период оказалось высоким — 64 %. При этом корреляционный анализ выявил значимую отрицательную связь длины и массы молоди горбуши с ее смертностью в океане. Однако, проверив эту гипотезу для сеголеток, нагуливающих в Охотском море осенью 2011 и 2012 гг., мы получили другие результаты. По данным учетной съемки в Охотском море осенью 2011 г. численность горбуши оценивалась в 940 млн экз., размеры учтенной молоди были мелкими (средняя масса составила 107 г), но выживание за период с ноября 2011 г. по июнь 2012 г. составило 56 %. Численность сеголеток горбуши в 2012 г. была оценена в 1128 млн экз., размеры учтенной молоди были крупные (средняя масса 188 г), но выживаемость за период с ноября 2012 г. по июнь 2013 г. оказалась низкой и составила всего 28 %.

Необходимо отметить, что при использовании размеров молоди горбуши в качестве предикторов возврата половозрелых рыб на следующий год после осеннего учета в Охотском море необходима разумная осторожность, особенно в четные годы. Смешанные морские скопления имеют сложный популяционный состав (несколько региональных стад, часть из которых имеет сезонные формы, различающихся сроками

миграций и размерами). Но даже при условии, что в четные 2008 и 2012 гг. (это годы нечетных поколений) в Охотском море доминировали главным образом покатники южных стад (осенняя форма), имеющие крупные размеры, их выживаемость при прочих равных условиях оказалась разной. Для восточнокамчатской горбуши крупные размеры скатившейся молоди осенью также не во всех случаях оказывались предпосылкой низкой смертности зимой и хороших возвратов летом.

Таким образом, далеко не всегда размеры молоди горбуши могут использоваться в качестве предикторов ее последующих возвратов, так как выживание в морской период жизни лососей зависит как от стартовых условий во время ската, так и от сложившихся условий в океане зимой. Поэтому, заключения о смертности лососей в зависимости от критических размеров иногда могут соответствовать данной гипотезе (например, Farley et al., 2011; Заволокин, Стрежнева, 2013) или не соответствовать ей (например, Middleton, 2011; Trudel et al., 2012).

Заключение

Таким образом, полученные данные о зимней смертности лососей свидетельствуют о значительной ее вариабельности (у горбуши от 35 до 80 %), обусловленной комплексным влиянием различных абиотических и биотических условий и, по-видимому, эндогенными факторами. Ранее (Radchenko, 2012) также было установлено, что смертность горбуши охотоморских стад (с осени до преднерестовых подходов в следующем году) может изменяться от 75 до 91 % в разные годы. Это свидетельствует о том, что уровень смертности лососей зимой в океане не выше, чем в пресноводный или эстуарный периоды, в течение которых, в частности у горбуши, элиминируется до 99 % общей численности рыб в поколении (Радченко, Рассадников, 1997; Шунтов, Темных, 2008, 2011а). Высокий уровень смертности в пресноводный период отмечен, например, в наблюдениях Трудела с соавторами (Trudel et al., 2012) для чавычи: было установлено, что от 61 до 99 % ее молоди из р. Мраморной Британской Колумбии гибнет во время пресноводного периода. И в других исследованиях (например Karpenko, 1998; Wertheimer, Thrower, 2007; Beamish et al., 2012) было также показано, что смертность молоди лососей в ранний морской период может быть очень значительной.

Ни один из рассмотренных факторов не может считаться жестко лимитирующим выживание лососей и их численность, обуславливающим высокую смертность в зимний период. Каждый фактор вносит свой вклад и, по-видимому, может усиливать или, наоборот, ослаблять действие других факторов. Большое значение имеет также фактор случайности, когда, например, при стечении благоприятных условий усиливается эффективность воспроизводства гидробионтов (Кляшторин, Любушин, 2005; Шунтов, Темных, 2008). Поэтому только совокупность биотических и абиотических факторов, совпадение или несовпадение благоприятных или неблагоприятных условий в той или иной степени могут влиять на выживаемость лососей в океане. Но прогнозировать масштабы этого воздействия и тем более выявить зависимость выживаемости от взаимовлияния этих факторов на данном этапе исследований не реально, в том числе и из-за очень короткого ряда наблюдений.

Список литературы

- Аксютин З.М.** Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1968. — 288 с.
- Борисов Б.М., Волков А.Ф., Горбатенко К.М. и др.** Стандартные таблицы сырых весов и некоторых энергетических характеристик (калорийность, жиры, белки, углеводы, минеральный остаток) зоопланктона дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 355–367.
- Бродский К.А.** Веслоногие ракообразные (Copepoda, Calanoida) морей СССР и сопредельных вод : моногр. — Л. : Наука, 1983. — Т. 1. — 356 с.
- Волвенко И.В.** Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съемок // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 473–500.

- 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.** О методике взятия проб зоопланктона // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 306–311.
- Волков А.Ф.** Планктон и питание лососей в северной части Тихого океана в зимний период 2006 г. (рейс НИС «Кайо-Мару», Япония) // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 147. — С. 265–275.
- Гейнрих А.К.** Сезонные явления в планктоне Мирового океана // Сезонные явления в планктоне средних и высоких широт : Тр. ИОАН СССР. — 1961. — Т. 51. — С. 57–81.
- Гейнрих А.К.** Сравнительная экология планктонных океанических сообществ : моногр. — М. : Наука, 1993. — 140 с.
- Горбатенко К.М., Кадникова И.А., Лаженцев А.Е. и др.** Калорийность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) Охотского моря и прилегающих вод СЗТО на разных этапах онтогенеза // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 182–192.
- Ерохин В.Г., Климов А.В.** О зависимости миграций молоди горбуши и кеты от их физиологического состояния // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 271–274.
- Заволокин А.В., Стрежнева Е.В.** Размерно-селективная смертность охотоморской горбуши в период ее зимне-весеннего обитания в океане // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 125–134.
- Каев А.М.** Особенности воспроизводства кеты в связи с её размерно-возрастной структурой : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 288 с.
- Кальченко Е.И., Климов А.В., Ерохин В.Г. и др.** Динамика состава жирных кислот молоди кеты и горбуши в процессе осенне-зимних и океанических миграций // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 30. — С. 89–99.
- Кляшторин Л.Б., Любушин А.А.** Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.
- Коган А.В.** О суточном рационе и ритме питания чехони Цимлянского водохранилища // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, вып. 4. — С. 596–601.
- Кузнецова Н.А.** Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 146–152.
- Кузнецова Н.А., Ефимкин А.Я.** Характеристика планктонных сообществ в западной части Субарктического фронта Северной Пацифики в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 164–177.
- Кузнецова Н.А., Овсянников Р.Г., Радченко К.В.** Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011а. — С. 159–169.
- Кузнецова Н.А., Радченко К.В., Овсянников Р.Г.** Состояние планктонных сообществ в районе зимовок тихоокеанских лососей в СЗТО в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011б. — С. 148–158.
- Лаженцев А.Е., Мазникова О.А.** Сеголетки горбуши и кеты южной части Охотского моря в преданадромный период (август-октябрь 2012 г.). Распределение, питание, закономерности роста // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 51–61.
- Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009** / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — 616 с.
- Найденко С.В., Ефимкин А.Я., Карякин К.А. и др.** Состав, биомасса и распределение рыб и кальмаров в верхней эпипелагиали зоны Субарктического фронта в зимне-весенний период 2010 г. // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 165. — С. 15–32.
- Найденко С.В., Кузнецова Н.А.** Трофические отношения и пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в СЗТО в зимне-весенние периоды 2009–2010 гг. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 212–217.
- Найденко С.В., Старовойтов А.Н., Куренкова Е.В. и др.** Питание тихоокеанских лососей в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период 2009 г. // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 161. — С. 142–161.
- Найденко С.В., Хоружий А.А.** Пищевая обеспеченность нектона эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 240–260.

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.

Пономарева Л.А. Биология эвфаузиид Мирового океана : моногр. — М. : Наука, 1990. — 211 с.

Радченко В.И., Рассадников О.А. Тенденции многолетней динамики запасов азиатских лососей и определяющие ее факторы // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 72–94.

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

Старовойтов А.Н. Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях — биологическая характеристика вида. 1. Сезонное распределение и миграции кеты в дальневосточных морях и открытых водах северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 43–81.

Старовойтов А.Н., Найденко С.В., Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в центральной части Северной Пацифики в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 160. — С. 89–104.

Старовойтов А.Н., Найденко С.В., Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в северо-западной части Северной Пацифики в ранневесенний период // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 160. — С. 105–117.

Старцев А.В., Рассадников О.А. Особенности зимнего распределения охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в водах Северной Пацифики // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, № 3. — С. 323–328.

Тананаева Ю.Н. Влияние температурных условий тихоокеанской субарктической фронтальной зоны на выживаемость горбуши в зимний период // Океанол. — 2008. — Т. 48(2). — С. 417–424.

Тугубалин Б.Г., Чучукало В.И. Питание тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северной части Тихого океана в зимне-весенний период // Биологические ресурсы Тихого океана. — М. : ВНИРО, 1992. — С. 77–85.

Фигуркин А.Л., Найденко С.В. Пространственное распределение горбуши в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 69–84.

Хоружий А.А., Найденко С.В. Видовая структура и межгодовая динамика биомассы нектона в верхней эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 16–36.

Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиол. — 1999. — № 39(6). — С. 269–272.

Шебанова М.А. Закономерности сезонного распределения *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* (Copepoda, Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 342–361.

Шунтов В.П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 3–41.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Долганова Н.Т. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого нектона — кормовой базы тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 160. — С. 185–208.

Шунтов В.П., Темных О.С. Итоги и уроки лососевой путины — 2012 // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — С. 3–9.

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

Шунтов В.П., Темных О.С. Рекордная лососевая путина — 2009 // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 3–11.

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, 2011а. — Т. 2. — 473 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Анализ предпосылок и результатов лососевой путины — 2011 // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011б. — С. 3–9.

Beamish R.J. and Mahnken C. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change // Prog. Oceanogr. — 2001. — Vol. 49. — P. 423–437.

Beamish R.J., Sweeting R.M., Neville C.M. et al. Wild Chinook salmon survive much better than hatchery salmon in a period of poor production // Environ. Biol. Fish. — 2012. — № 94. — P. 135–148.

Farley E.V., Moss J.H., and Beamish R.J. A review of the critical size, critical period hypothesis for juvenile Pacific salmon // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. — 2007. — № 4 — P. 311–317. (Available at <http://www.npafc.org>)

Farley E.V., Starovoytov A., Naydenko S. et al. Implications of a warming eastern Bering Sea for Bristol Bay sockeye salmon // ICES J. Mar. Sci. — 2011. — № 68. — P. 1138–1146.

Glebov I.I., Naydenko S.V., Kuznetsova N.A. et al. Composition and structure of epipelagic nekton and plankton communities in the Western parts of Subarctic Frontal Zone in Winter-Spring 2011 (Result of 2011 Research Cruise of R/V «TINRO») : N. Pac. Anadr. Fish Comm. Doc. — 2011. — № 1331 (Rev. 1). — 28 p. (Available at <http://www.npafc.org>)

Ishida Y., Ueno Y., Nagasawa K., and Shiimoto A. Review of ocean salmon research by Japan from 1991 to 1998 // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull. — 2000. — № 2. — P. 191–201. (Available at <http://www.npafc.org>)

Kaga T., Sato S., Fukuwaka M. et al. Total lipid contents of winter chum and pink salmon in the North Pacific Ocean and Gulf of Alaska : N. Pac. Anadr. Fish Comm. Doc. — 2006. — № 962 (Rev. 1). — 12 p. (Available at <http://www.npafc.org>)

Karpenko V.I. Ocean mortality of northeast Kamchatka pink salmon and influencing factors // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. — 1998. — № 1. — P. 251–261. (Available at <http://www.npafc.org>)

Klimov A.V., Lozovoy A.P., and Zhiganova I.V. Behavioral and Biochemical Adaptations of Juvenile Pacific Salmon in the Okhotsk Sea and Northwestern Pacific Ocean // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. — 2013. — № 9. — P. 131–135. (Available at <http://www.npafc.org>)

Mackas D.L., Tsuda A. Mesozooplankton in the eastern and western subarctic Pacific: community structure, seasonal life histories, and interannual variability // Progress in Oceanography. — 1999. — Vol. 43, № 2–4. — P. 335–363.

Middleton K.R. Factors affecting overwinter mortality and early marine growth in the first ocean year of juvenile Chinook salmon in Quatsino Sound, British Columbia. — Canada : MS Thesis, Univ. of Victoria, Victoria, BC, 2011. (Available at <https://dspace.library.uvic.ca:8443/handle/1828/3435/>)

Moss J.H., Beauchamp D.A., Cross A.D. et al. Higher marine survival associated with faster growth for pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Trans. Am. Fish. Soc. — 2005. — № 134. — P. 1313–1322.

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

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. (Available at <http://www.npafc.org>)

Nagasawa K., Ishida Y., Ueno Y., and Koval M.K. Data on winter zooplankton biomass in the North Pacific Ocean: trans-Pacific surveys aboard the R/V «Kaiyo maru» in November–December 1992 and January 1996 // Salmon Rep. Ser. — 1997. — № 43. — P. 31–40.

Nagasawa K., Ishida Y., Ueno Y., Koval M.V. Winter zooplankton biomass in the western and central North Pacific Ocean and Bering Sea: survey aboard the R/V «Kaiyo maru» in February 1998 // Salmon Rep. Ser. — 1999. — № 48. — P. 39–44.

Naydenko S.V. and Kuznetsova N.A. Food supply of juvenile pink salmon in the subarctic frontal zone of the western North Pacific Ocean in the winter and spring // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. — 2013. — № 9. — P. 253–254. (Available at <http://www.npafc.org>)

Naydenko S.V., Efimkin A.Ya., Karyakin K.K. et al. Result of Research Survey by R/V «TINRO» in Winter-Spring 2010 in Subarctic Frontal Zone : N. Pac. Anadr. Fish Comm. Doc. — 2010. — № 1272. — 13 p. (Available at <http://www.npafc.org>)

Nomura T. and Kaga T. Trophic status of young ocean chum salmon estimated by lipid analysis // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. — 2007. — № 7. — P. 99–100. (Available at <http://www.npafc.org>)

Nomura T., Carlson H.R., Urawa S. et al. Variations in lipid content of high-seas chum and pink salmon : N. Pac. Anadr. Fish Comm. Doc. — 1999. — № 423. — 9 p. (Available at <http://www.npafc.org>)

Nomura T., Urawa S., and Ueno Y. Variations in muscle lipid content of high-seas chum and pink salmon in winter // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. — 2000. — № 2. — P. 347–352. (Available at <http://www.npafc.org>)

Odate K. Zooplankton biomass and its long-term variation in the western North Pacific Ocean, Tohoku Sea Area, Japan // Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst. — 1994. — № 56. — P. 115–173.

Pearcy W.G. Ocean ecology of the North Pacific salmonids. — University of Washington Press, 1992. — 179 p.

Radchenko V.I. Abundance dynamics of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) as a structured process determined by many factors // N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. — 2012. — № 8. — P. 14–18. (Available at <http://www.npafc.org>)

Sinjae Y., Batchelder H.P., Peterson W.T., Sydemann W.J. Seasonal, interannual and event scale variation in North Pacific ecosystems // Progress in Oceanography. — 2008. — Vol. 77, № 2–3. — P. 155–181.

Sugimoto T. and Tadokoro K. Interdecadal variations of plankton biomass and physical environment in the North Pacific // Fish. Oceanogr. — 1998. — № 7. — P. 289–299.

Taguchi S. Monitoring of lower trophic level variability and response to long-term forcing in the subarctic Pacific Ocean // PICES Sci. Rep. — 1995. — № 3. — P. 73–94.

Terazaki M. Large marine ecosystem of the Japan Sea // Intern. Symp. on «The Large marine ecosystem of the Pacific Ocean» — Qingdao, P.R. Chine, 1994. — P. 54–55.

Trudel M., Middleton K.R., Tucker S. et al. Estimating winter mortality in juvenile Marble River Chinook salmon : N. Pac. Anadr. Fish Comm. Doc. — 2012. — № 1426. — 13 p. (Available at <http://www.npafc.org>)

Wertheimer A.C., Throrer F.P. Mortality rates of chum salmon during their initial marine residency // American Fish. Soc. Symp. Ser. — 2007. — № 57. — P. 233–247.

Willette T.M., Cooney R.T., and Hyer K. Predator foraging mode shifts affecting mortality of juvenile fishes during the subarctic spring bloom // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1999. — № 56. — P. 364–376.

Поступила в редакцию 17.03.16 г.