

УДК 597–153:591.524.11(265.51)

А.Ф. Волков*

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

СОСТОЯНИЕ КОРМОВОЙ БАЗЫ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В БЕРИНГОВОМ МОРЕ В 2003–2012 ГГ. (ПО РЕЗУЛЬТАТАМ РАБОТ МЕЖДУНАРОДНЫХ ЭКСПЕДИЦИЙ BASIS-1 И 2)

Исследования тихоокеанских лососей в Беринговом море по программе NPAFC охватили два периода: теплый (2003–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.). Данные по ледовитости показывают синхронность ее динамики в западной и восточной частях моря. До 2000 г. теплый и холодный периоды чередовались через 1–2, максимум через 3 года, затем наступили более длительный теплый (2001–2006 гг.) и еще более продолжительный холодный, который, начавшись в 2006 г., длится уже 8 лет, включая 2013 г. Такие климатические изменения радикально отразились на структуре планктонного сообщества восточной части моря: доминирование мелкой (МФ) и средней (СФ) фракций зоопланктона сменилось доминированием крупной фракции (КФ) за счет возрастания биомассы массовых видов групп крупного планктона — эвфаузиид, гипериид, копепод и сагитт. Эта перестройка также адекватно отразилась на питании тихоокеанских лососей: если в 2003–2006 гг. основу пищи горбуши, кеты и нерки составляли сеголетки минтая, песчанка, мойва, личинки камбал, мальки мелких придонных рыб (нектон) и личинки крабов, то начиная с 2007 г. в их пище стал преобладать зоопланктон — эвфаузииды, гиперииды, крылоногие моллюски. В западной части моря подобной перестройки в планктоне и питании лососей не происходило, хотя межгодовая динамика обилия массовых видов и групп КФ, составляющих основу кормовой базы лососей, была хорошо выражена, но чаще всего резкие снижения биомассы и численности компенсировались на следующий год их не менее резким ростом.

Ключевые слова: Берингово море, численность, биомасса, зоопланктон, МФ, СФ, КФ — мелкая, средняя, крупная фракции, лососи, горбуша, кета, нерка, кижуч, чавыча, питание, кормовая база.

Volkov A.F. State of forage base for pacific salmon in the Bering Sea in 2003–2012 (by results of surveys of the international expeditions BASIS-1 and 2) // *Izv. TINRO.* — 2014. — Vol. 179. — P. 250–271.

The BASIS expeditions in the Bering Sea were conducted by North Pacific Anadromous Fish Commission (NPAFC) in the 2003–2006 and 2007–2012, in relatively warm and relatively cold conditions, respectively. The ice cover of the Sea changed synchronously in its western and eastern parts and indicated the warm regime since 2001 to 2006 and the cold regime since 2006 till nowadays. The regime shift changed radically the structure of zooplankton community in the eastern Bering Sea: the dominance of small-sized and medium-sized zooplankton was replaced by the dominance of large-sized zooplankton, with abundant large species of euphausiids, hyperiids, copepods, and arrowworms. This restructuring was reflected in the diet of pacific salmon: the bulk of the pink, chum and sockeye salmon diet was presented by fingerlings

* Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: volkov413@yandex.ru.

Volkov Anatoly F., D.Sc., leading researcher, e-mail: volkov413@yandex.ru.

of pollock, sand lance, and capelin, larvae of flounders and crabs, and fry of small demersal fish in 2003–2006, but by zooplankton as euphausiids, hyperiids, and pteropods since 2007. However, there weren't so essential changes in the western Bering Sea, both in zooplankton structure and salmon's diet; the year-to-year dynamics was significant here, too, but long-term tendencies were not observed.

Key words: Bering Sea, zooplankton abundance, zooplankton biomass, zooplankton, small-sized fraction, medium-sized fraction, large-sized fraction, salmon, pink salmon, chum salmon, sockeye salmon, coho salmon, chinook salmon, feeding.

Введение

В экспедициях BASIS-1 и 2 (Bering-Aleutian Salmon International Survey), выполненных по программе NPAFC (North Pacific Anadromous Fish Commission) в 2003–2012 гг. на научно-исследовательских судах России («ТИНРО», «Профессор Кагановский») и США («Sea Storm», «Oscar Dyson», «Epic Explorer») в восточной и западной частях Берингова моря, большое внимание уделялось изучению зоопланктона как кормовой базы тихоокеанских лососей и питанию лососей. Сбор и обработка проб по планктону и питанию рыб были выполнены специалистами ТИНРО-центра по единой методике, кратко изложенной ниже, поэтому полученные результаты по западной и восточной частям Берингова моря вполне сравнимы.

По окончании каждого экспедиционного года результаты исследований по планктону и питанию лососей публиковались в Известиях ТИНРО и Бюллетенях изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке, Бюллетенях NPAFC (Волков и др., 2004, 2006а–в, 2007а–в, 2009а, б; Ефимкин и др., 2005; Кузнецова и др., 2007, 2008, 2012; Karpenko et al., 2007; Naydenko et al., 2007; Шунтов, Темных, 2008а; Волков, 2009, 2012а–г; Davis et al., 2009; Naydenko, 2009; Volkov, 2012а, б; и др.), а также в обобщающих статьях (Шунтов и др., 2010а–г) и монографиях (Шунтов, Темных, 2008б, 2011). В результате были установлены основные характеристики структуры планктонных сообществ, их сезонной и межгодовой динамики, выявлены региональные, возрастные и видовые особенности трофологии тихоокеанских лососей, их суточная ритмика, что легло в основу определения суточных рационов. Также установлено, что наиболее активно лососи питаются в светлое время суток, т.е. они являются по большей части «зрительными» хищниками, у которых с началом сумерек преобладает процесс переваривания, к рассвету планктонная составляющая пищи переваривается полностью, и в это время большинство желудков оказываются пустыми. Эти особенности можно расценивать на уровне закономерностей, хотя, как и вообще в живой природе, в ряде случаев и закономерности допускают отклонения.

В настоящей статье особенности количественной структуры зоопланктона и его пространственного распределения рассматриваются прежде всего с точки зрения кормовой базы тихоокеанских лососей, поэтому параллельно приводятся материалы по их питанию.

Материалы и методы

Принятые в ТИНРО-центре в качестве стандартных методы сбора, обработки и представления данных по планктону и питанию рыб неоднократно излагались как в специальных руководствах (Волков, 1984, 1996, 2008; Чучукало, Волков, 1986; Чучукало, 2006), так и в научных статьях, тем не менее представляется полезным краткое изложение их в настоящей статье.

Планктон облавливался сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м², капроновое сито № 49, размер ячеей 0,168 мм) в слое 0–200 м или 0—дно, если глубина была менее 200 м. В «лососевых» съемках в российской зоне на глубоководных станциях дополнительно облавливался горизонт 0–50 м — основная зона обитания лососей. Скорость подъема сетей везде была одинаковой — 0,7–1,0 м/с.

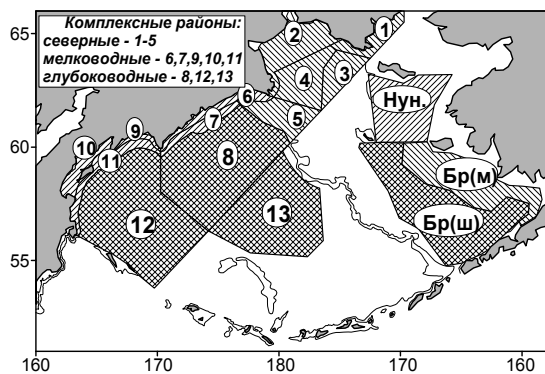
При обработке пробу зоопланктона разделяли на размерные фракции посредством ее процеживания через набор из двух сит: № 7 с ячейей 1,2 мм и № 14 с ячейей 0,5 мм. В

итоге получают 3 фракции: мелкая, МФ (длина животных от 0,6 до 1,2 мм), средняя, СФ (1,2–3,2 мм) и крупная, КФ (> 3,2 мм).

Численность МФ и СФ подсчитывалась в камере Богорова, а КФ — тотально. В полученные результаты вводились поправки на недолов: для МФ — 1,5; для СФ — 2,0; для планктона КФ применяются группо-специфические поправки: для эвфаузиид, мизид и щетинкочелюстных длиной до 10 мм — 2, 10–20 — 5, более 20 мм — 10; для гипериид длиной до 5 мм — 1,5, 5–10 — 3,0, более 10 мм — 5,0; для копепод длиной до 5 мм — 2, более 5 мм — 3; для полихет, мелких медуз, птеропод и других малоподвижных животных — 1.

Питание рыб. При обработке проб по питанию применялся так называемый «групповой» метод, когда от каждого размерного класса исследуемого вида отбирается 10–25 желудков (в случае с лососями количество желудков может исчисляться и единицами), пищевые комки раскладываются в кювете, визуально определяется их наполнение по 5-балльной системе (0 — пустой, 4 — туго «набитый», остальные — промежуточные) и пересчитывается процентный состав желудков по наполнению. Эти данные могут быть полезными при установлении суточной ритмики питания. Крупных животных (рыбы, ракообразные, кальмары, медузы, гребневики и т.п.) следует отделить от остальной массы из зоопланктона и мелкого ихтиопланктона. В «нектонной» фракции определяется видовой состав, длина животных, степень переваренности и масса или доля в процентах, после чего вся фракция взвешивается. В планктонной части визуально определяются доли групп (эвфаузииды, гиперииды, копеподы, крылоногие и т.п.) и степень их переваренности, после чего эта фракция также взвешивается. Проба обрабатывается без фиксации формалином непосредственно после ее получения. Общий индекс наполнения желудка (ИНЖ) рассчитывается как отношение массы пищи к массе рыбы (в процецимилле). Масса пищи, длина и масса рыбы рассчитываются как среднеарифметические для пробы.

При исследовании лососей биостатистические районы западной части Берингова моря (Шунтов и др., 1988) объединялись в 3 комплексных района: 1–5 — северные, 6–7, 10–11 — мелководные, 8, 12–13 — глубоководные; в восточной части моря были выделены 3 района: Бр(м), Бр(ш), Нун (Волков и др., 2004) (рис. 1, табл. 1, 2).



При построении карт горизонтального распределения по большим массивам станций координаты округлялись: долгота до 1,0°, широта — до 0,5°, так что данные, попадавшие в округленные координаты, автоматически осреднялись.

Рис. 1. Биостатистические и комплексные районы Берингова моря

Fig. 1. Biostatistical and complex areas of the Bering Sea

Результаты и их обсуждение

Температурные условия в Беринговом море в 2003–2012 гг.

На серии карт ледового покрытия Берингова моря показано смещение его южной границы к югу от 60° с.ш. (рис. 2): в 2003–2005 гг. оно было небольшим, начиная же с 2006 г. возрастало и все последующие годы (2007–2012 гг.) оставалось значительным. Ход ледовитости в западной и восточной частях Берингова моря совпадал в деталях (рис. 3), в восточной части ему соответствовал график аномалий придонной температуры в летний период, что показывает их связь и, похоже, зависимость второй от первой (рис. 4). Привлекает внимание следующее: в западной и восточной частях Берингова моря постоянно происходит чередование холодных

Таблица 1

Количество планктонных станций

Table 1

Number of plankton samples

Год	Западные районы			Восточные районы		
	Сев.	Глуб.	Мелк.	Бр(м)	Бр(ш)	Нун
2003	44	84	12	17	25	25
2004	7	43	2	62	44	29
2005	141	50	53	19	27	22
2006	20	66	10	16	30	15
2007	30	119	16	16	35	17
2008	119	72	40	14	18	0
2009	83	138	17	10	41	39
2010	148	122	68	23	48	67
2011	61	73	20	10	39	75
2012	102	78	31	20	57	0
Всего	755	845	269	207	364	289

Примечание. Бр(м) — Бристольский мелководный; Бр(ш) — Бристольский шельфовый; Нун — Нуниванский районы.

Таблица 2

Количество проб по питанию лососей

Table 2

Number of samples on feeding of salmon

Год	Западная часть моря					Восточная часть моря				
	Гор.	Кета	Нер.	Киж.	Чав.	Гор.	Кета	Нер.	Киж.	Чав.
2003	70	407	284	28	146	19	50	54	28	7
2004	50	132	116	22	65	97	161	100	64	102
2005	171	246	156	0	65	88	157	103	34	84
2006	202	472	289	30	125	36	155	41	27	60
2007	148	400	249	36	78	68	201	74	17	67
2008	95	266	179	34	78	15	22	28	20	20
2009	153	206	108	0	41	26	31	22	7	17
2010	102	346	179	33	74	25	37	29	8	17
2011	121	232	31	27	26	14	36	28	3	12
2012	97	164	80	1	19	1	33	19	5	13
Всего	1209	2871	1671	211	717	389	883	498	213	399

и теплых периодов, то коротких, то длинных. Показатели хода ледовитости и придонной температуры указывают на кратковременность этих периодов до 2000 г. (1–3 года), после чего последовали длительный теплый период (2001–2006 гг.) и холодный, который, начавшись в 2006 г., длится уже 8 лет.

По-видимому, во время коротких периодов степень влияния температурных флюктуаций на состояние биоты (в данном случае планктона) будет меньше, чем во время длинных. Пропорционально продолжительности этих периодов изменения в планктонном сообществе также должны проявляться в большей или меньшей степени.

Термические условия в Бристольском заливе осенью 2009 г., т.е. в разгар «холодного» периода, выглядели следующим образом (рис. 5): температура поверхностных вод от 0 м до «слоя скачка» была однородной, при этом в большей степени они были прогреты в мелководной части залива, но там же их мощность была минимальной, а по мере удаления в мористую часть глубина залегания «слоя скачка» возрастала от 10–12 до 45–55 м. Поток наиболее холодных вод с температурой до 2 °С в виде длинного языка, очевидно, поступал с северо-востока и «выжимал» прогретые воды ближе к поверхности, чем, по-видимому, и объясняется уменьшение их мощности с уменьшением глубин. Граница между теплыми и холодными водами на большей части акватории была резкой — толщиной до 1–2 м.

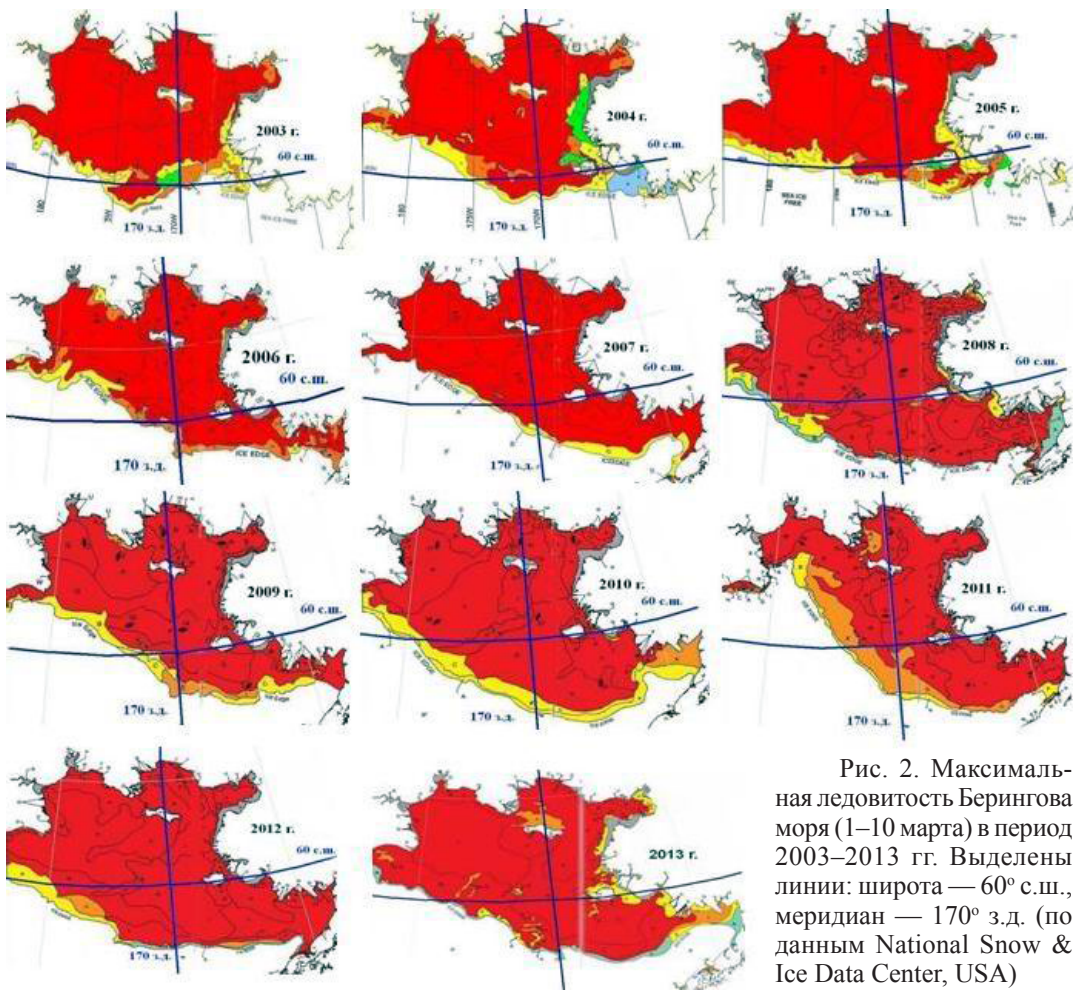


Рис. 2. Максимальная ледовитость Берингова моря (1–10 марта) в период 2003–2013 гг. Выделены линии: широта — 60° с.ш., меридиан — 170° з.д. (по данным National Snow & Ice Data Center, USA)

Fig. 2. Maximum ice cover of the Bering Sea (March 1–10) in 2003–2013 (by National Snow and Ice Data Center, USA). The parallel 60° N and meridian 170° W are highlighted

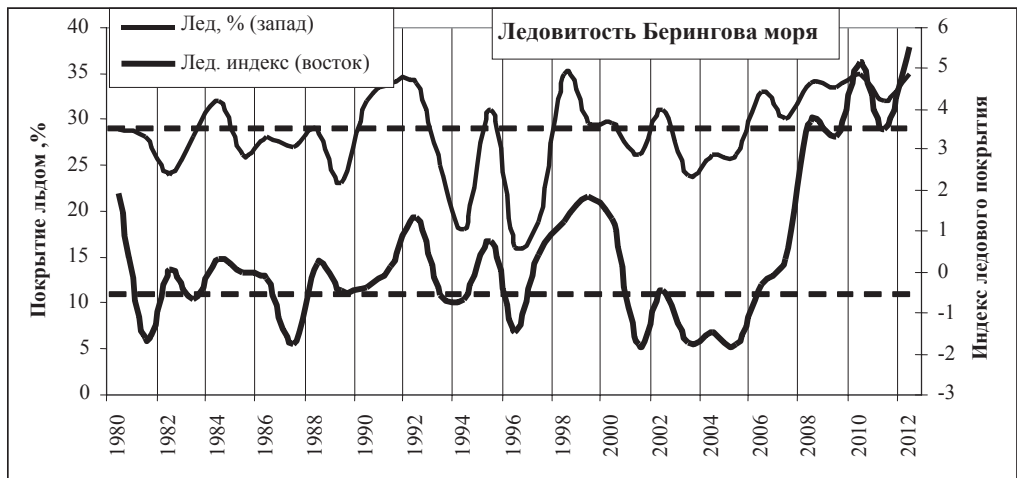


Рис. 3. Ледовое покрытие Берингова моря (западная часть по: Хен и др., 2009; восточная — по: <http://www.beringclimate.noaa.gov>) с дополнениями за 2011 и 2012 гг. Средние для периода (пунктирные линии) — 1980–2012 гг.: запад — 28,60 %, восток — 0,48 (ледовый индекс)

Fig. 3. Ice cover for the western and eastern parts of the Bering Sea (from: Хен и др., 2009 and <http://www.beringclimate.noaa.gov>). Mean values for the 1980–2012 are shown by dashed lines (28.6 % for the western part, 48 % for the eastern part)

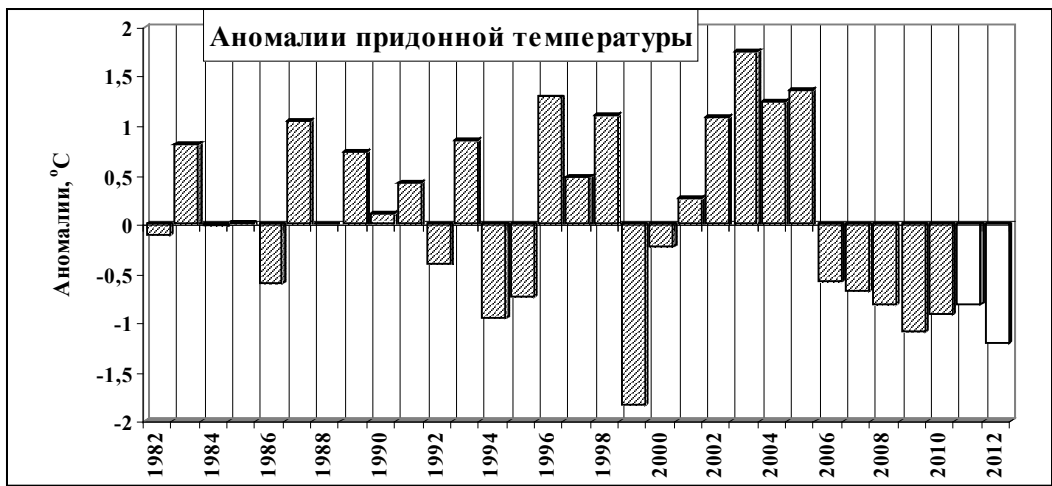


Рис. 4. Летние аномалии придонной температуры в восточной части Берингова моря (по: <http://www.beringclimate.noaa.gov>) с дополнениями за 2011 и 2012 гг.

Fig. 4. Summer anomaly of bottom temperature in the eastern Bering Sea (from: <http://www.beringclimate.noaa.gov>)

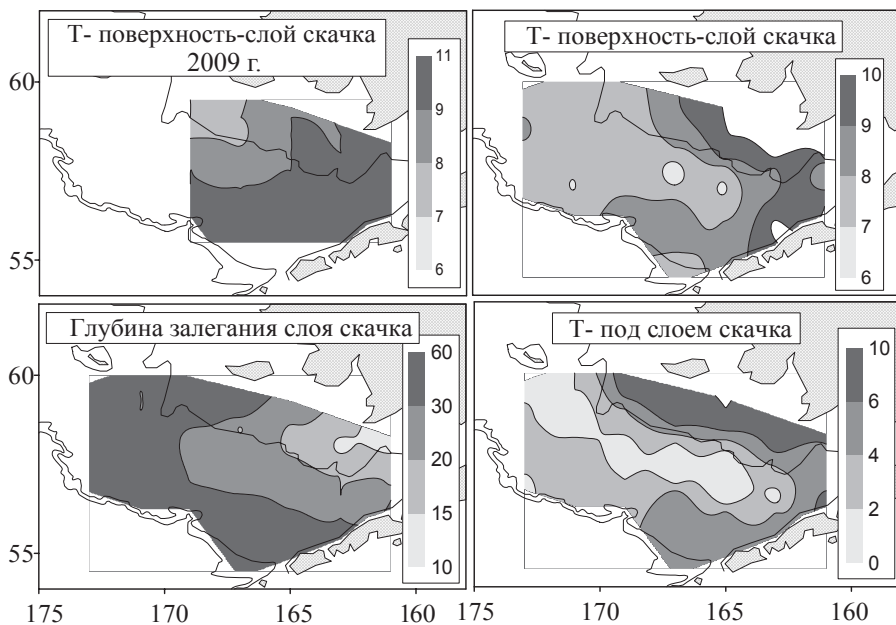


Рис. 5. Термические условия в сентябре 2009 г.
Fig. 5. Sea surface temperature in September 2009

В западной части Берингова моря столь четкой картины не наблюдалось, поскольку там ширина шельфа сравнительно с восточной частью невелика, а мощная толща воды в глубоководных районах, занимающих основную часть акватории, вместе с подтоком вод южного происхождения смягчают влияние холодного периода, на что указывает и меньшее проникновение ледового покрова на юг. Эти различия между диаметрально противоположными зонами Берингова моря следует помнить и учитывать при анализе качественного и количественного распределения планктона и значения его отдельных видов и групп в питании лососей.

Зоопланктон верхней и нижней эпипелагиали западной части Берингова моря

Известно, что основной горизонт обитания горбуши, кеты, нерки и кижуча в теплое время года в Беринговом море не выходит за пределы слоя 0–50 м, а во многих

случаях не превышает верхних 10–20 м, хотя максимальные глубины, на которых обитают горбуша, нерка и кижуч, могут достигать 70–100 м, а кета и чавыча — 200–350 м и даже больше (табл. 3) (Walker et al., 2007), что опять же нельзя не учитывать при количественной оценке кормовой базы лососей, а также при изучении их суточной ритмики питания. Понятно, что такая проблема более остро стоит в глубоководных зонах западной части Берингова моря, чем в Бристольском заливе, большая часть акватории которого имеет глубины менее 100 м.

Таблица 3

Регистрация глубин обитания 5 видов лососей в северной части Тихого океана по результатам мечения (1999–2006 гг.) (Walker et al., 2007), м

Table 3

Depth of habitat for five salmon species, by tagging results in 1999–2006 (Walker et al., 2007), m

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

В глубоководной зоне (более 200 м) западной части моря на станциях, где были выполнены дополнительные обловы планктона в слое 0–50 м, путем вычитания их из обловов в слое 0–200 м были рассчитаны биомасса и численность для фракций, групп и видов в слое 50–200 м (табл. 4 и 5). В табл. 4 и 5 эти горизонты обозначены как «вэп» (верхняя эпипелагиаль, 0–50 м), «эп» (эпипелагиаль, 0–200 м) и «нэп» (нижняя эпипелагиаль, 50–200 м).

В нижней эпипелагиали в ряде случаев значения биомассы и численности имеют отрицательные или нулевые значения. Причиной этого является пятнистость распределения (агрегированность) зоопланктона, в котором даже мелкие виды обычно концентрируются в виде больших или меньших скоплений, поэтому биомасса или численность планктона в пробе с горизонта 0–50 м могут оказаться равны или даже большими, чем в пробе с 0–200 м. Расчет биомассы (численности) для слоя 50–200 м: [Б(Ч) х 200 м – Б(Ч) х 50 м] : 150 м.

Там, где в столбцах «вэп» значения выше, чем в других, цифры выделены жирным шрифтом. Благодаря этому видно, что биомасса и численность видов во всех фракциях в верхней эпипелагиали в подавляющем большинстве случаев значительно выше, чем в нижней, как в светлое, так и в темное время суток. Не составляют исключение эвфаузииды и гиперииды, которые присутствуют в верхней эпипелагиали и в дневное время, хотя и в меньшем количестве, чем в ночное. Таким образом, состояние кормовой базы лососей в верхней эпипелагиали находится на более высоком уровне, чем в нижней, особенно притом что во время нагула они обитают разреженно.

Динамика КФ, массовых групп и видов в планктоне и питании лососей в летне-осенний период 2003–2012 гг.

В межгодовой динамике биомассы КФ в западной зоне Берингова моря видны значительные изменения, но явно выраженных тенденций к подъему или депрессии не наблюдается. Более того, складывается впечатление об определенной стабильности (рис. 6). Однако эта относительная стабильность или выравненность образуется благодаря наложению биомасс разных видов и групп, которые во многих случаях происходят неоднофазно.

Совсем иная ситуация наблюдается в восточной части моря: как КФ в целом, так и ее главные составляющие группы показывают очевидную тенденцию к возрастанию биомассы во всех трех районах. Также прослеживаются изменения и в

Таблица 4

Состав планктона в глубоководных районах западной части Берингова моря

Table 4

Species composition of zooplankton in deep-water areas of the western Bering Sea

Состав планктона	Биомасса, мг/м ³						Численность, экз./м ³					
	День			Ночь			День			Ночь		
	Вэп	Нэп	Эп	Вэп	Нэп	Эп	Вэп	Нэп	Эп	Вэп	Нэп	Эп
Фракции — группы КФ												
Фито	154	3	42	144	4	39						
МФ	157	12	49	130	19	47	9297	629	2823	7271	1135	2671
СФ	112	17	42	121	23	47	268	47	103	267	57	109
КФ	791	473	554	1123	349	542	135	51	72	189	42	78
Copepoda	389	154	213	408	113	185	92	31	47	127	22	48
Euphausiacea	40	16	23	90	55	63	4	1	1	5	1	2
Amphipoda	12	5	7	37	10	17	4	1	2	11	1	4
Chaetognatha	322	255	272	509	149	240	33	14	19	41	14	21
Pteropoda	3	1	1	4	1	2	0	0	0	0	0	0
МФ												
Globigerina	2	0	1	2	0	1	274	36	96	297	37	103
Copepoda ova	2	0	0	0	0	0	428	-70	56	106	9	34
Copepoda nauplius	22	-1	5	10	2	4	1646	-38	392	819	133	311
Neocalanus cop.	3	0	1	2	0	1	59	1	16	48	1	13
<i>Eucalanus bungii</i>	8	0	2	4	0	1	106	-5	24	49	0	12
<i>Pseudocalanus minutus</i>	21	2	7	23	2	7	282	33	96	315	29	103
Metridia cop.	5	1	2	7	1	3	125	41	63	200	33	73
<i>Oithona similis</i>	81	6	25	67	9	24	5794	414	1763	4803	683	1714
<i>Limacina helicina</i>	1	0	0	1	0	0	66	-1	18	58	2	13
<i>Bivalvia veliger</i>	0	0	0	0	0	0	25	11	14	10	3	5
Polychaeta larvae	6	1	2	7	1	3	215	39	86	328	52	121
СФ												
Neocalanus cop.	25	3	8	19	3	7	66	7	22	51	8	19
<i>Eucalanus bungii</i>	38	1	10	28	4	10	71	1	19	53	7	19
<i>Pseudocalanus minutus</i>	6	1	2	5	2	3	47	9	18	38	18	22
<i>Metridia pacifica</i>	18	8	11	44	7	16	21	13	15	66	11	24
Euphausiacea calyptopis	2	0	1	1	0	0	8	0	3	4	1	2
Euphausiacea furcilia	3	0	1	2	0	1	4	0	1	3	0	1
<i>Themisto pacifica</i>	9	1	3	12	2	5	16	2	5	27	3	9
<i>Clione limacina</i>	1	0	0	1	0	0	4	1	2	3	1	2
<i>Limacina helicina</i>	2	0	1	2	0	1	6	1	2	6	1	3
<i>Sagitta elegans</i>	2	1	1	1	1	1	16	6	9	8	5	5
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i>	2	0	1	1	0	0	18	4	8	12	1	4
КФ												
<i>Calanus glac. + marsh.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neocalanus plum. + flem.</i>	159	43	74	190	35	74	60	16	28	72	13	27
<i>Neocalanus cristatus</i>	114	40	59	101	20	40	10	4	5	9	2	4
<i>Eucalanus bungii</i>	110	66	76	81	53	58	15	9	10	11	7	8
<i>Metridia pacifica</i>	5	2	3	29	-2	6	6	2	3	33	-2	7
<i>Thysanoessa raschii</i>	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Thysanoessa inermis</i>	0	1	1	9	6	7	0	0	0	0	0	0
<i>Thysanoessa longipes</i>	36	14	20	64	43	48	1	0	0	2	1	1
<i>Themisto pacifica</i>	12	4	6	36	5	13	4	1	2	10	1	4
<i>Sagitta elegans</i>	322	255	272	509	149	240	33	14	19	41	14	21
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i>	6	8	8	15	3	6	1	2	2	3	2	2

пространственном распределении групп КФ (рис. 7). Очевидна прямая связь этих изменений со сменой климатических периодов, отмеченных выше. В результате там происходит полная перестройка в количественной структуре планктонного со-

Таблица 5
Состав планктона в северных шельфовых районах западной части Берингова моря
Table 5

Species composition of zooplankton in shelf areas of the western Bering Sea

Состав планктона	Биомасса, мг/м ³						Численность, экз./м ³					
	День			Ночь			День			Ночь		
	Вэп	Нэп	Эп	Вэп	Нэп	Эп	Вэп	Нэп	Эп	Вэп	Нэп	Эп
Фракции — группы КФ												
Фито	17	4	10	172	42	87						
МФ	91	25	52	102	30	54	4429	941	2365	5898	1483	2855
СФ	100	47	63	142	41	72	268	107	157	556	171	278
КФ	503	502	503	725	650	664	126	75	93	143	54	79
Copepoda	299	278	283	375	136	207	93	70	76	113	37	59
Euphausiacea	24	73	57	130	303	244	7	-2	2	7	6	6
Amphipoda	34	42	38	20	6	9	2	1	1	3	2	2
Chaetognatha	117	104	111	176	130	147	16	7	11	17	8	11
Pteropoda	4	0	1	3	2	2	1	0	0	1	0	0
МФ												
Globigerina	1	0	0	0	0	0	160	-3	42	34	16	21
Copepoda ova	0	0	0	0	0	0	25	10	14	15	1	4
Copepoda nauplius	4	0	2	3	0	1	312	37	145	390	-14	112
Neocalanus cop.	1	1	1	0	0	0	18	26	22	8	1	4
<i>Eucalanus bungii</i>	2	0	1	0	0	0	35	-2	9	0	0	0
<i>Pseudocalanus minutus</i>	22	8	15	23	6	13	323	114	228	466	100	227
Metridia cop.	6	5	5	10	3	6	146	125	122	305	115	193
<i>Oithona similis</i>	41	5	20	48	14	24	2792	377	1370	3656	991	1798
<i>Limacina helicina</i>	1	0	0	5	0	2	99	-26	20	373	16	133
<i>Bivalvia veliger</i>	1	0	1	1	0	0	110	14	77	193	3	49
Polychaeta larvae	8	3	5	5	1	3	265	102	163	179	68	109
СФ												
Neocalanus cop.	10	5	7	12	-1	3	23	10	14	40	1	11
<i>Eucalanus bungii</i>	40	4	15	16	5	9	78	8	28	24	10	15
<i>Pseudocalanus minutus</i>	6	6	6	7	3	5	44	40	39	84	39	57
<i>Metridia pacifica</i>	12	25	19	87	29	47	15	34	26	316	101	156
Euphausiacea calyptopis	0	0	0	1	0	0	2	0	1	5	-2	0
Euphausiacea furcilia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Themisto pacifica</i>	3	-1	1	3	1	2	3	-1	1	6	2	3
<i>Clione limacina</i>	1	0	0	1	0	1	3	1	1	5	3	4
<i>Limacina helicina</i>	2	-1	0	1	0	1	4	-1	1	8	1	3
<i>Sagitta elegans</i>	2	0	1	2	0	1	9	0	3	10	6	7
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i>	4	-1	1	1	0	1	40	-6	9	22	-3	5
КФ												
<i>Calanus glac. + marsh.</i>	70	39	47	15	24	21	29	17	20	7	11	9
<i>Neocalanus plum. + flem.</i>	125	88	96	132	45	67	46	29	33	51	14	24
<i>Neocalanus cristatus</i>	42	44	42	86	3	28	4	4	4	6	0	2
<i>Eucalanus bungii</i>	55	98	90	98	64	75	8	12	13	12	8	9
<i>Metridia pacifica</i>	2	5	4	18	3	7	2	6	4	22	4	9
<i>Thysanoessa raschii</i>	18	18	20	49	3	18	5	-3	1	2	0	1
<i>Thysanoessa inermis</i>	3	46	31	35	255	185	0	1	1	1	4	3
<i>Thysanoessa longipes</i>	0	8	5	29	47	39	0	0	0	1	1	1
<i>Themisto pacifica</i>	4	3	4	20	3	7	1	1	1	3	1	2
<i>Sagitta elegans</i>	117	104	111	176	130	147	16	7	11	17	8	11
<i>Oikopleura vanhoeffeni</i>	15	-3	3	7	3	4	5	-1	1	1	0	1

общества, выражающаяся в смене доминирующих элементов и отразившаяся соответственно на характере питания нектона, в данном случае тихоокеанских лососей (табл. 6–7, рис. 8).

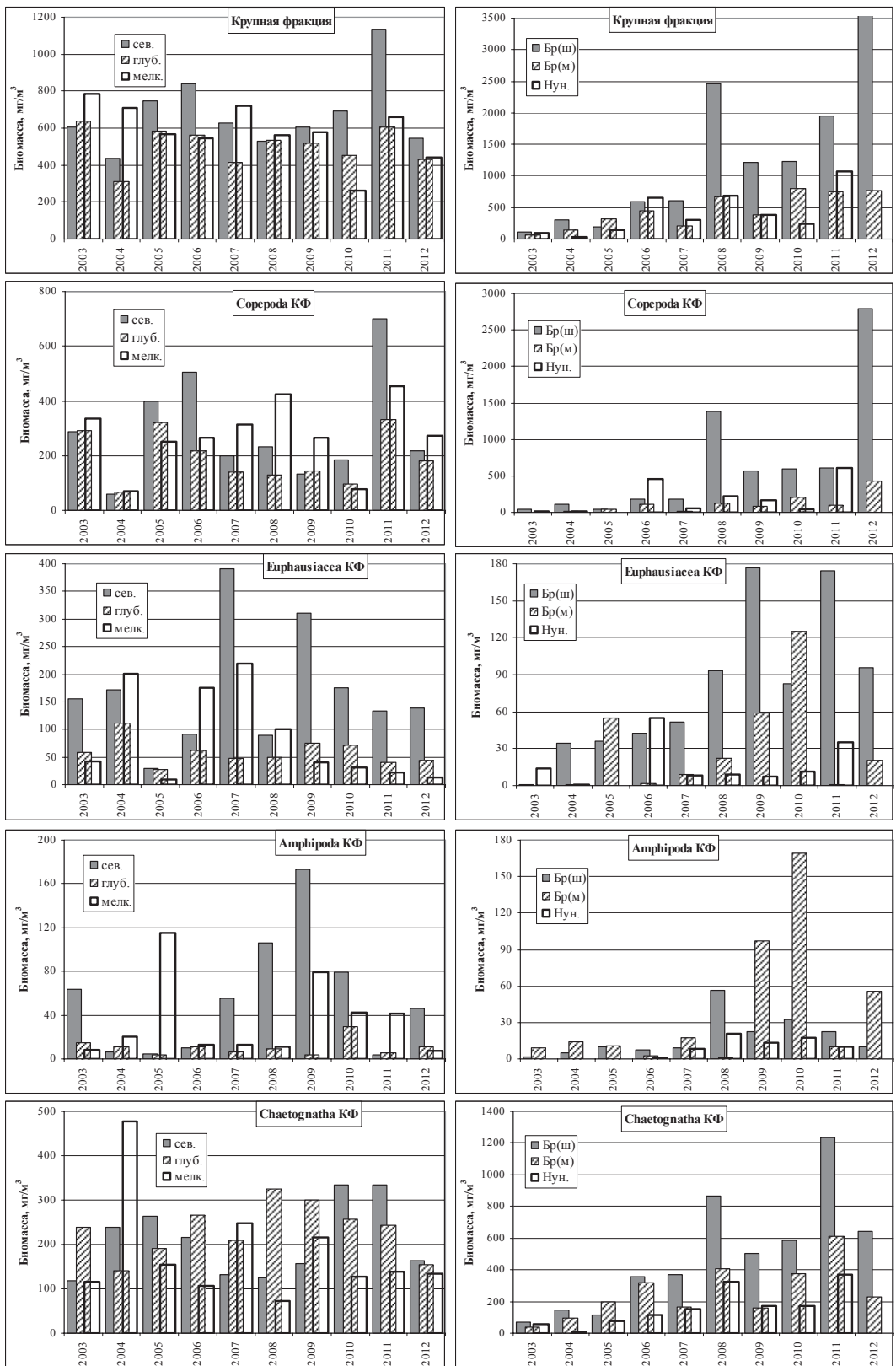


Рис. 6. Биомасса массовых групп КФ зоопланктона западной (левый ряд) и восточной (правый ряд) частей Берингова моря в летне-осенний период 2003–2012 гг., mg/m^3
 Fig. 6. Biomass of mass large-sized taxonomic groups of zooplankton in the western (left) and eastern (right) parts of the Bering Sea in the summer-autumn of 2003–2012, mg/m^3

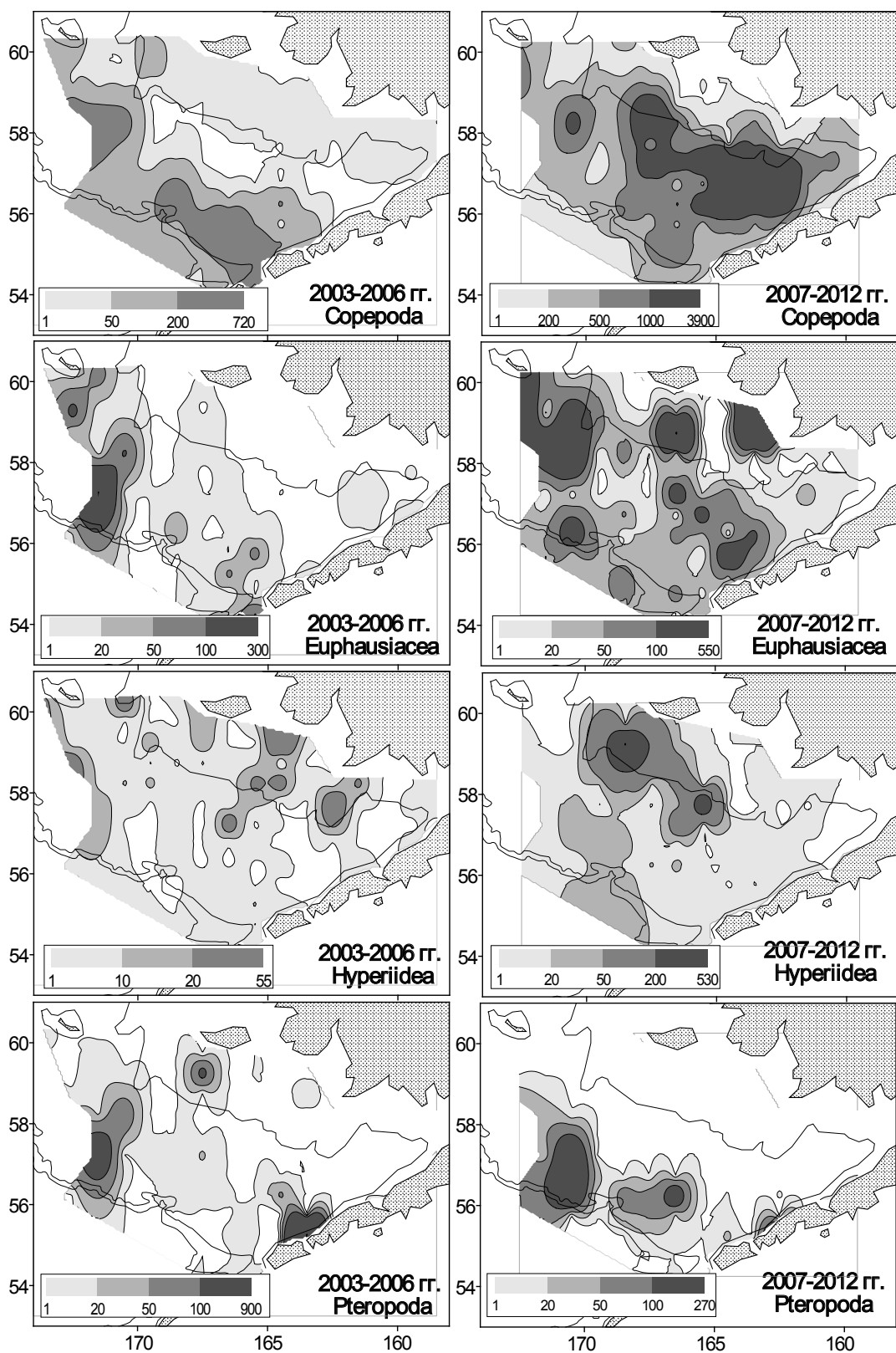


Рис. 7. Распределение биомассы групп КФ зоопланктона в восточной части Берингова моря в теплый (2003–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.) периоды, mg/m^3

Fig. 7. Distribution of biomass for large-sized taxonomic groups of zooplankton in the eastern Bering Sea in 2003–2006 (warm regime) and 2007–2012 (cold regime), mg/m^3

Биомасса фракций, групп и видов КФ зоопланктона Берингова моря, мг/м³ Таблица 6

Biomass of size fractions, taxonomic groups and large-sized species of zooplankton in the Bering Sea, mg/m³ Table 6

Состав зоопланктона	Сев.		Глуб.		Мелк.		Бр(м)		Бр(ш)		Нун	
	Т	Х	Т	Х	Т	Х	Т	Х	Т	Х	Т	Х
МФ	76	108	45	32	93	87	413	331	202	175	271	266
СФ	88	123	60	30	182	122	136	89	65	92	168	105
КФ	657	690	523	492	652	538	242	599	302	1835	232	498
Copepoda	313	278	224	170	231	302	40	157	93	1020	120	219
Euphausiacea	112	211	65	54	107	71	14	39	28	112	17	16
Mysidacea	0	33	0	0	10	1	6	13	0	1	0	1
Amphipoda	21	77	10	11	39	32	9	58	6	26	0	12
Decapoda	6	3	1	0	1	1	12	12	1	1	3	5
Chaetognatha	209	208	209	249	214	156	162	325	172	700	63	217
Pteropoda	4	1	2	1	3	1	1	22	11	29	1	0
Coelenterata	13	6	28	27	10	8	14	4	1	5	26	29
Прочие	4	19	5	8	14	4	4	6	2	4	2	3
<i>Calanus glac. + marsh.</i>	89	66	0	0	6	2	36	153	28	922	9	130
<i>Neocalanus plum. + flem.</i>	51	65	76	33	45	89	2	0	7	15	3	7
<i>Neocalanus cristatus</i>	24	43	70	65	14	68	0	0	7	7	0	0
<i>Eucalanus bungii</i>	145	91	68	64	155	139	0	0	49	76	107	79
<i>Thysanoessa raschii</i>	29	85	1	1	19	32	2	34	4	86	14	10
<i>Thysanoessa inermis</i>	62	84	5	3	78	32	13	5	24	22	4	5
<i>Thysanoessa longipes</i>	21	42	52	48	10	7	0	0	0	4	0	0
<i>Euphausia pacifica</i>	0	0	7	2	0	1	0	0	0	0	0	0
Euphausiacea Furcilia	12	3	1	0	58	5	0	8	0	1	0	2
<i>Themisto pacifica</i>	5	3	10	11	14	17	0	1	2	7	0	0
<i>Themisto libellula</i>	0	65	0	2	0	8	0	105	0	14	0	23
Gammaridae	15	10	0	0	28	8	9	13	4	7	0	2
<i>Clione limacina</i>	2	1	1	1	2	0	0	0	2	1	1	0
<i>Limacina helicina</i>	1	1	1	0	1	0	1	22	10	28	0	0
<i>Sagitta elegans</i>	209	208	209	249	214	156	162	325	172	700	63	217
<i>Aglantha digitale</i>	4	4	21	26	8	7	14	1	1	1	26	29

Численность МФ и СФ зоопланктона Берингова моря, экз./м³ Таблица 7

Abundance of small-sized and medium-sized zooplankton in the Bering Sea, ind./m³ Table 7

Состав зоопланктона	Сев.		Глуб.		Мелк.		Бр(м)		Бр(ш)		Нун	
	Т	Х	Т	Х	Т	Х	Т	Х	Т	Х	Т	Х
Globigerina (МФ)	27	8	142	88	58	66	9	1	3	9	0	0
Copepoda ova (МФ)	11	13	24	26	17	92	15	54	17	7	2	6
Copepoda nauplius (МФ)	190	430	198	227	434	598	1661	1635	848	440	996	1103
Neocalanus cop. (МСФ)	3	42	28	57	16	48	1577	7	411	21	1074	23
<i>Eucalanus bungii</i> (МСФ)	22	27	74	12	32	26	0	0	8	5	9	5
<i>Pseudocalanus minutus</i> (МСФ)	593	827	97	112	890	609	3786	4541	1121	1948	1387	2298
<i>Microcalanus pygmaeus</i> (МСФ)	93	52	99	40	102	35	117	2	45	14	0	38
<i>Scolecithricella minor</i> (МФ)	0	1	2	3	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Eurytemora herdmanni</i> (МФ)	1	0	0	0	10	2	317	33	3	0	203	25
<i>Metridia pacifica</i> (МСФ)	246	340	199	104	458	192	65	3	173	88	138	260
<i>Centropages abdominalis</i> (МСФ)	49	166	1	1	286	221	697	314	96	15	419	108
<i>Lucicutia flavicornis</i> (МФ)	0	0	0	0	0	0	0	500	0	82	0	360
<i>Acartia clausi + longiremis</i> (МСФ)	51	11	1	1	69	4	1479	2052	659	632	672	684
<i>Tortanus discaudatus</i> (МФ)	0	0	0	0	0	0	21	10	0	0	0	10
<i>Oithona similis</i> (МФ)	1802	1287	2116	880	2073	1030	7844	1264	6419	2546	6866	3863

Состав зоопланктона	Сев.		Глуб.		Мелк.		Бр(м)		Бр(ш)		Нун	
	Т	Х	Т	Х	Т	Х	Т	Х	Т	Х	Т	Х
<i>Oncaea borealis</i> (МФ)	31	69	35	37	41	83	1	0	1	4	3	40
<i>Microsetella rosea</i> (МФ)	28	13	61	18	37	13	13	3	8	4	41	4
Podon + Evadne (МФ)	3	0	1	0	1	0	272	6	22	0	238	14
Euphausiacea ova (МФ)	0	2	0	3	0	9	3	47	3	18	0	1
Euphausiacea nauplius (МФ)	1	4	0	13	1	35	44	62	20	7	4	3
Euphausiacea calyptopis (СФ)	1	3	0	1	1	14	1	6	2	2	0	0
Euphausiacea furcilia (СФ)	0	5	0	1	3	13	0	6	0	1	0	1
Themisto juvenis (МСФ)	1	1	5	5	3	14	0	1	3	4	1	1
Balanus nauplius (МФ)	131	90	0	0	120	80	51	13	64	3	191	83
<i>Clione limacina</i> (МСФ)	2	22	2	2	4	14	2	1	45	2	1	8
<i>Limacina helicina</i> (МСФ)	186	62	18	14	50	11	173	129	455	420	55	95
<i>Sagitta elegans</i> (МСФ)	9	2	5	4	10	3	49	37	35	34	16	41
Echinodermata larvae (МФ)	39	4	9	2	169	6	5109	846	1941	204	2473	964
Bivalvia veliger (МФ)	51	365	4	4	587	803	562	272	181	73	626	1530
Polychaeta larvae (МФ)	41	494	1	198	200	389	0	78	0	20	0	563
<i>Fritillaria borealis</i> . (МФ)	64	20	13	4	37	32	276	38	322	25	187	127
<i>Oikopleura vanhoffeni</i> (МСКФ)	46	7	9	4	198	4	12	24	25	11	257	85

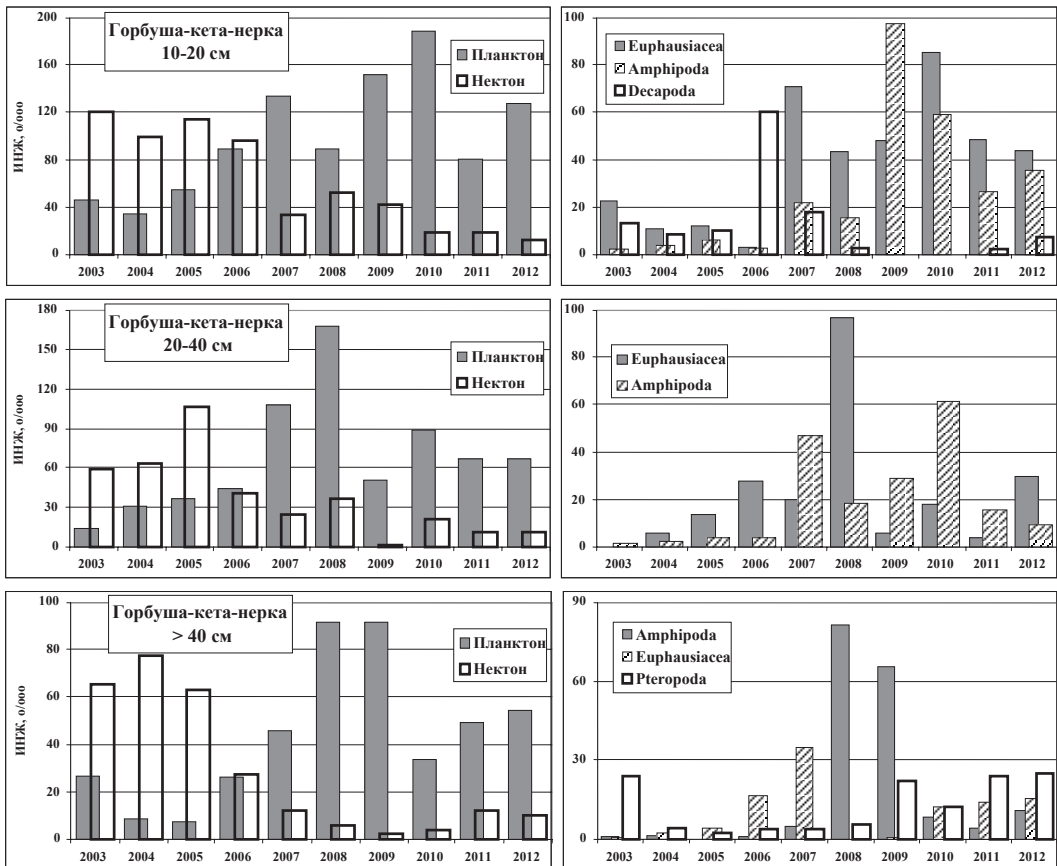


Рис. 8. Межгодовая динамика основных компонентов пищи горбуши–кеты–нерки в восточной части Берингова моря в летне-осенний период 2003–2012 гг., ‰

Fig. 8. Year-to-year dynamics of the main components of pink, chum and sockeye salmon diet in the eastern Bering Sea in summer-autumn of 2003–2012, ‰

В первые годы исследований (2003–2005 гг.), имея лишь отрывочные данные по планктону восточной части Берингова моря за более ранний период, мы полагали, что

существовавшая тогда структура планктонного сообщества устойчива, а отмечаемые межгодовые изменения посчитали обычными флюктуациями (Волков и др., 2004, 2006а, б; и др.). Планктонное сообщество, населявшее в те годы восточные районы Берингова моря, характеризовалось как типично прибрежное с преобладанием мелкого и среднего зоопланктона, невысокой биомассой и численностью эвфаузиид, гипериид и крупных копепод. Таким образом, доступного для питания лососей планктона было явно недостаточно, поэтому основу пищи всех пяти видов составлял нектон (табл. 8): преимущественно сеголетки минтая, личинки и молодь мойвы, песчанка, а также личинки и молодь десятиногих ракообразных.

Таблица 8

Состав пищи лососей в восточной части Берингова моря, ‰

Table 8

Diet composition of salmon in the eastern Bering Sea, ‰

Состав пищи	Бр(м)						Бр(ш)					
	2003–2006 гг.			2007–2012 гг.			2003–2006 гг.			2007–2012 гг.		
	Мол.	Сред.	Круп.	Мол.	Сред.	Круп.	Мол.	Сред.	Круп.	Мол.	Сред.	Круп.
<i>Горбуша</i>												
ИНЖ, ‰	131	79	206	162	89	106	189	103	78	173	37	18
Amphipoda	2,1	0	0	12,8	0	0,4	5,4	1,6	0,4	82,1	0	1,9
Euphausiacea	5,4	35,8	0	65,0	88,9	53,6	5,6	18,7	1,6	59,3	12,2	14,2
Pteropoda	4,5	0	0	0	0	0,1	46,7	7,7	6,8	7,5	1,6	0,3
Tunicata	0,2	0	0	11,8	0	0	0,8	0,0	0	2,4	0	0
Soropoda	14,6	0	0	6,9	0	0	3,1	0,0	0	2,4	0,1	0
Планктон, %	29	45	1	64	100	51	38	27	21	94	42	91
Нектон, %	71	55	99	36	0	49	62	73	79	6	58	9
<i>Кета</i>												
ИНЖ, ‰	133	6	142	192	79	89	137	105	82	215	78	68
Amphipoda	1,5	5,7	1,0	12,0	0	32,7	6,3	0,9	0,2	95,8	19,0	30,3
Euphausiacea	12,1	0	114,4	82,3	79,0	40,9	4,9	5,2	0,8	78,6	4,1	2,5
Pteropoda	0,8	0	0	0	0	0,1	4,2	17,5	2,5	5,3	35,1	20,0
Tunicata	1,0	0	0	31,0	0	0	3,2	0,1	0,1	9,6	1,7	0,1
Coelenterata	1,1	0	0,6	10,1	0	6,4	0,4	0	0,1	0	0	2,2
Планктон, %	16	100	82	75	100	91	17	25	5	92	89	82
Нектон, %	84	0	18	25	0	6	83	75	95	8	11	18
<i>Нерка</i>												
ИНЖ, ‰	134		112	106	129	137	142	48	51	131	40	30
Amphipoda	2,5		0	1,4	0	0	1,3	1,6	0,2	15,9	11,9	7,3
Euphausiacea	7,0		0	27,7	124,1	137,3	12,3	7,9	13,6	44,0	9,0	4,3
Pteropoda	2,2		0	3,3	0	0	4,7	6,5	3,9	9,9	5,4	8,4
Chaetognatha	1,2		0	0,7	0	0	0,1	0	0	23,1	0,2	0
Soropoda	9,2		0	10,2	0	0	1,6	0,3	0	5,5	0,5	3,0
Планктон, %	28		0	42	97	100	22	43	37	79	82	85
Нектон, %	72		100	58	3	0	78	57	63	21	18	15
<i>Кижуч</i>												
ИНЖ, ‰	191	255	259	296	147	59		175	98	184	255	63
Рыбы	186,2	255,3	258,9	205,4	146,4	18,3		166,5	97,0	122,1	245,6	31,6
Кальмары	0	0	0	0,1	0,6	0		1,4	0	21,5	0	24,3
Планктон, %	2	0	0	31	0	69		4	1	22	4	12
Нектон, %	98	100	100	69	100	31		96	99	78	96	88
<i>Чавыча</i>												
ИНЖ, ‰	181	31	83	76	193	54	149	85	96	80	109	61
Рыбы	177,9	26,5	83,4	52,3	161,2	23,0	147,9	71,7	73,1	79	69,5	36,5
Кальмары	0	0	0	0	0	0	0	12,1	22,7	0	31,2	20,8
Планктон, %	2	16	0	32	17	57	1	1	0	2	7	6
Нектон, %	98	84	100	68	83	43	99	99	100	98	93	94

Начиная с 2007 г. изменения в планктоне приобрели характер полной его перестройки вследствие увеличения биомассы крупного планктона, которого стало больше, чем мелкого и среднего вместе взятых, особенно в шельфовом районе Бр(ш). Биомасса крупных копепод возросла почти исключительно за счет *Calanus glac.* + *marsh.*, который, впрочем, не будучи столь крупным, как *Neocalanus plum.* + *flem.*, *N. cristatus* и *Eucalanus bungii*, имеет ограниченное значение в питании молоди лососей. Именно с этого периода в питании горбуши, кеты и нерки абсолютно преобладает КФ зоопланктона, а в пище кижуча и чавычи доля зоопланктона стала более заметной. Резко возросла биомасса групп и видов зоопланктона, составивших основу питания лососей: эвфаузиид (*Thysanoessa raschii*), гипериид (*Themisto pacifica*, *T. libellula*), крылоногих моллюсков (*Limacina helicina*), а также составляющих «резервную» часть кормовой базы сагитт (*Sagitta elegans*). Свою способность быстро переключаться на новый объект лосося показали в 2009 г., когда в планктоне появилось большое количество крупных гипериид *T. libellula*, отсутствовавших в планктоне восточной зоны в предыдущие годы: этот вид сразу занял доминирующее место в их питании (Волков, 2012а; Volkov, 2012а).

В западных районах Берингова моря (см. табл. 6–7) межпериодные изменения фракционных и групповых биомасс были сравнительно невелики и не носили перестроечного характера, исключение (как и в восточной части) составляло резкое увеличение на короткое время биомассы *T. libellula*, также занявшей доминирующую роль в питании рыб (Волков, 2012а; Volkov, 2012а).

В составе целого ряда видов МФ и СФ также произошли заметные межпериодные изменения: во всех восточных и двух западных районах возросла численность *Pseudocalanus minutus*, а численность *Oithona similis* снизилась до 5 раз (табл. 7). Также снизилась численность аппендикулярий (*Fritillaria borealis* и *Oikopleura vanhoffeni*). Среди личинок донных беспозвоночных наблюдалось резкое уменьшение в одних и увеличение в других районах.

В табл. 8 и 9 в самом общем виде (без указания видового состава) показаны осредненные значения различных групп КФ в пище лососей трех размерных групп в летне-осенний период: «мол.» — молодь (10–30 см), «сред.» — средние (30–50 см), «круп.» — крупные (> 50 см). Цифры, выделенные жирным шрифтом, показывают, на какие группы планктона следует обращать большее внимание при подсчете его выедания лососями и определении состояния кормовой базы лососей. Понятно, что доля разных составляющих зоопланктона в пище лососей может существенно изменяться вместе с изменениями качественного и количественного состава кормовой базы в сезонном и межгодовом аспектах, как это было показано выше на примере планктона в восточной части Берингова моря.

Таблица 9
Состав пищи лососей в западной части Берингова моря, ‰

Table 9

Diet composition of salmon in the western Bering Sea, ‰

Состав пищи	Северные районы			Глубоководные районы			Мелководные районы		
	Мол.	Сред.	Круп.	Мол.	Сред.	Круп.	Мол.	Сред.	Круп.
<i>Горбуша</i>									
ИНЖ, ‰	189	48	49	154	76	75			71
Amphipoda	105,7	14,4	12,6	90,2	4,9	2,6			13,6
Euphausiacea	20,7	6,6	6,0	16,3	30,3	40,9			11,4
Pteropoda	11,4	2,5	9,9	27,2	11,3	11,0			22,0
Decapoda	0,7	12,9	12,0	2,6	2,1	2,9			3,2
Кальмары	0,7	0,6	2,4	3,5	6,6	7,9			1,4
Рыбы	23,9	7,3	4,5	2,7	10,8	5,8			7,2
Планктон, %	87	84	86	95	73	79			86
Нектон, %	13	16	14	4	23	18			12

Окончание табл. 9
Table 9 finished

Состав пищи	Северные районы			Глубоководные районы			Мелководные районы		
	Мол.	Сред.	Круп.	Мол.	Сред.	Круп.	Мол.	Сред.	Круп.
<i>Кета</i>									
ИНЖ, ‰	137	94	74	125	64	59	187	81	67
Amphipoda	84,3	54,0	39,6	75,9	10,2	5,1	80,6	13,3	5,5
Euphausiacea	14,6	6,6	3,0	7,4	7,8	7,1	53,7	7,8	3,4
Pteropoda	5,7	1,0	1,1	16,6	10,6	12,1	13,7	5,3	2,1
Decapoda	0,6	2,7	0,3	1,8	1,5	0,3	0,1	2,4	0,2
Tunicata	7,0	7,3	4,8	2,6	5,4	4,0	18,0	6,1	4,4
Кальмары	1,5	0,5	1,0	0,1	1,3	2,1	0	0	0,1
Рыбы	11,3	13,8	7,8	0,2	4,4	5,4	0,4	31,0	30,5
Планктон, %	88	78	67	95	61	51	94	45	25
Нектон, %	9	15	12	0	9	13	0	38	46
<i>Нерка</i>									
ИНЖ, ‰	79	48	40	87	33	25	97	51	36
Amphipoda	21,1	17,7	11,3	53,0	10,6	3,6	44,3	15,5	8,8
Euphausiacea	28,3	20,5	17,8	8,5	6,3	8,8	20,4	19,3	12,9
Pteropoda	11,4	0,5	1,8	10,2	5,3	2,0	6,5	5,1	0,2
Decapoda	7,6	4,9	5,1	1,0	1,4	2,2	0,1	1,3	4,4
Кальмары	0	1,3	0	2,2	2,4	2,6	0,6	1,7	2,6
Рыбы	6,4	2,6	3,9	1,0	3,6	3,3	0	3,8	2,1
Планктон, %	92	92	90	94	81	74	99	88	74
Нектон, %	8	8	10	4	18	24	1	11	13
<i>Чавыча</i>									
ИНЖ, ‰	103	49	121	110	505	473	123	65	80
Euphausiacea	0,7	5,7	0	2,2	12,9	17,1	2,8	1,8	0
Decapoda	18,2	1,4	0,1	2,9	0,1	0	13,0	0	0
Кальмары	0	34,7	0	54,7	429,4	335,3	21,3	4,1	21,6
Рыбы	83,6	7,6	110,1	49,3	60,0	105,1	82,2	45,5	12,0
Планктон, %	19	15	9	5	3	7	16	3	0
Нектон, %	81	85	91	94	97	93	84	77	42

Благодаря тому что период исследований совпал с двумя четко выраженными климатическими периодами — «теплым» 2003–2006 гг. и «холодным» 2007–2012 гг., удалось проследить не только радикальные изменения в планктонном сообществе, но и их влияние на питание тихоокеанских лососей, что показано на картах горизонтального распределения количества пищевых элементов у горбуши, кеты и нерки вместе взятых (рис. 9). Левый («нектонный» период) и правый («планктонный» период) ряды смотрятся по отношению друг к другу негативно (обратно пропорционально). Эти карты служат также хорошим дополнением к картам распределения зоопланктона. Это особенно относится к двум группам, которые сетями БСД облавливаются далеко не полно: недолов эвфаузиид обычен в дневное время, а большая часть станций в восточной зоне приходилась именно на день, крупные до 20–30 мм особи *T. libellula*, по-видимому, держатся разреженно, поэтому в уловах планктонными сетями встречаются значительно реже, чем в желудках у рыб (Волков, 2012а).

Состав рыб, доминировавших в пище кижуча и чавычи (минтай, мойва и песчанка), остался неизменным в оба периода, хотя их пространственное и количественное распределение (по значению в пище) заметно изменилось: площади, занимаемые сеголетками минтая и песчанкой, сократились, так что они стали иметь меньшее значение, зато расширился ареал мойвы (рис. 10).

Как видно на рис. 11, количество траловых ловов с лососями в 2007–2012 гг. было заметно меньше, чем в 2003–2006 гг., и не только потому, что было выполнено меньше станций, а также потому, что численность лососей в этот период стала заметно сокращаться. Во всех съемках пробы по питанию отбирались из всех результативных тралов

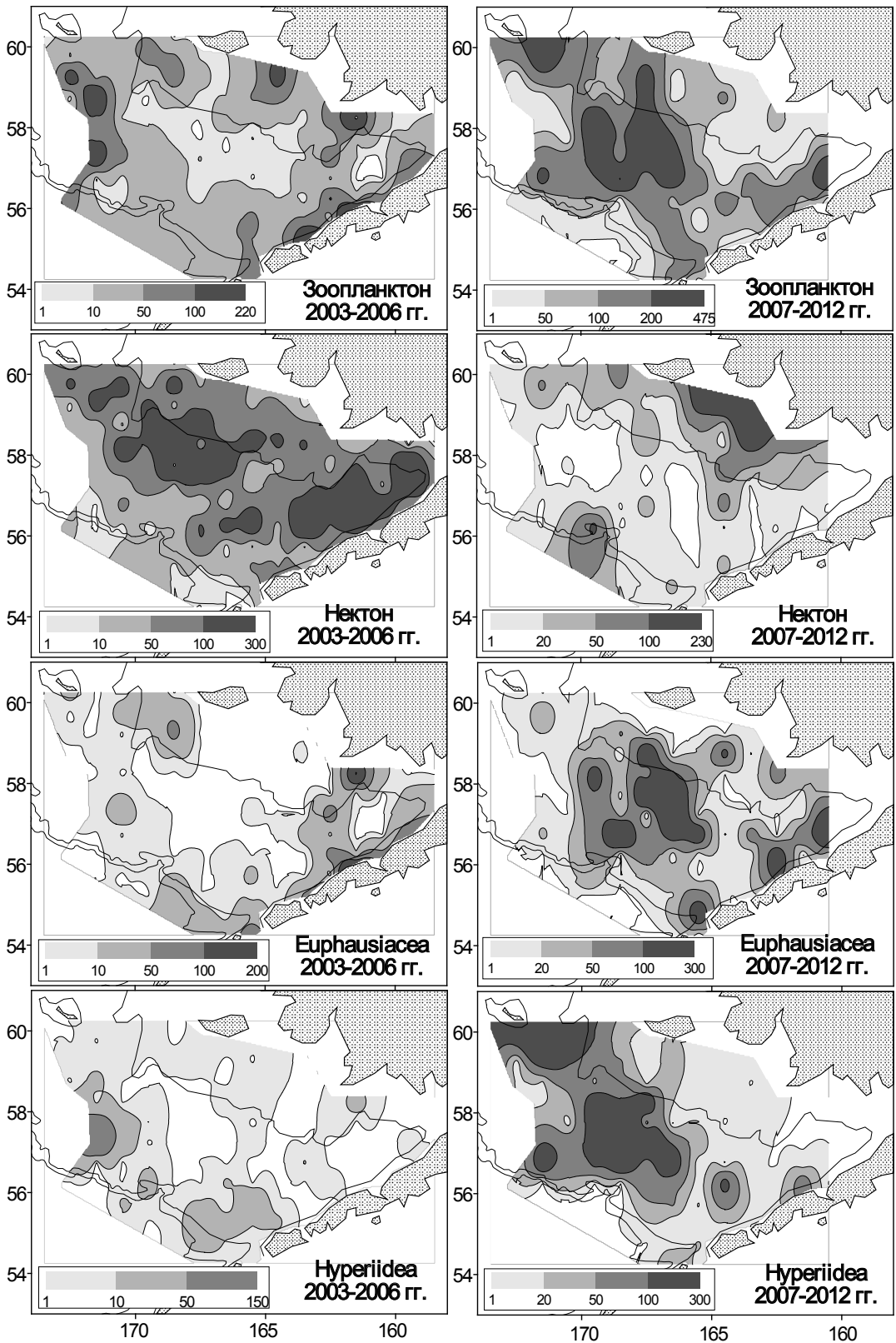


Рис. 9. Нектон и зоопланктон в питании горбуши, кеты и нерки в восточной части Берингова моря в теплый и холодный периоды, ‰

Fig. 9. Nekton and zooplankton in the diet of pink, chum and sockeye salmon in the eastern Bering Sea, ‰

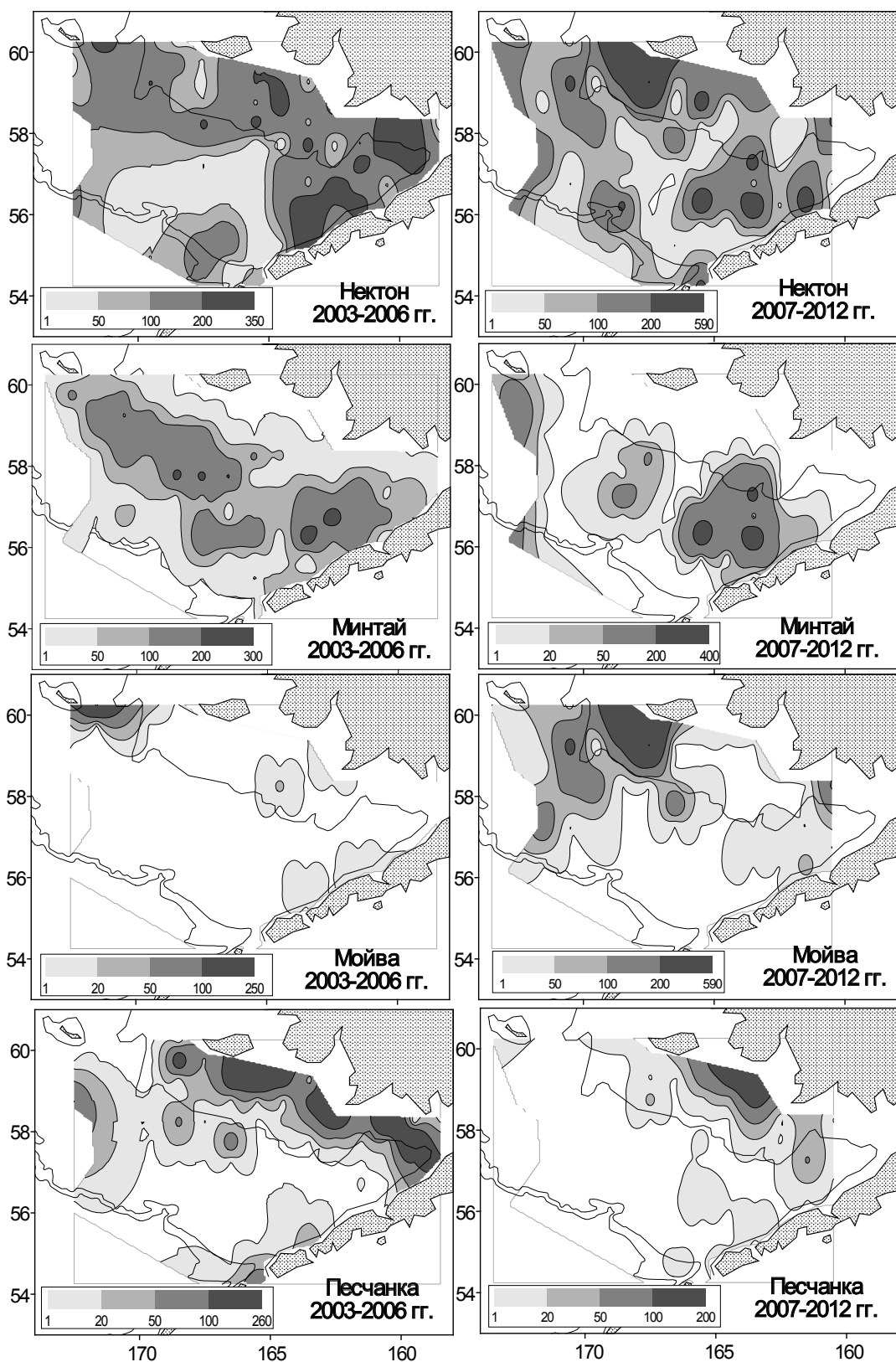


Рис. 10. Доминирующие виды рыб в питании кижуча и чавычи в восточной части Берингова моря в теплый и холодный периоды, ‰

Fig. 10. Dominant species of fish in the diet of coho and chinook salmon in the eastern Bering Sea in the periods of warm and cold regime, ‰

без исключения, поэтому объем собранных материалов косвенно может показывать на состояние запасов лососей в период исследований (в данном случае летне-осенний). В качестве примера в табл. 10 приведено количество проб и желудков лососей в пересчете на 100 тралений, включая нерезультативные. Оказалось, что траления в «теплый» период 2003–2006 гг. были в 1,5–2,0 раза успешнее, чем в «холодный» 2007–2012 гг.

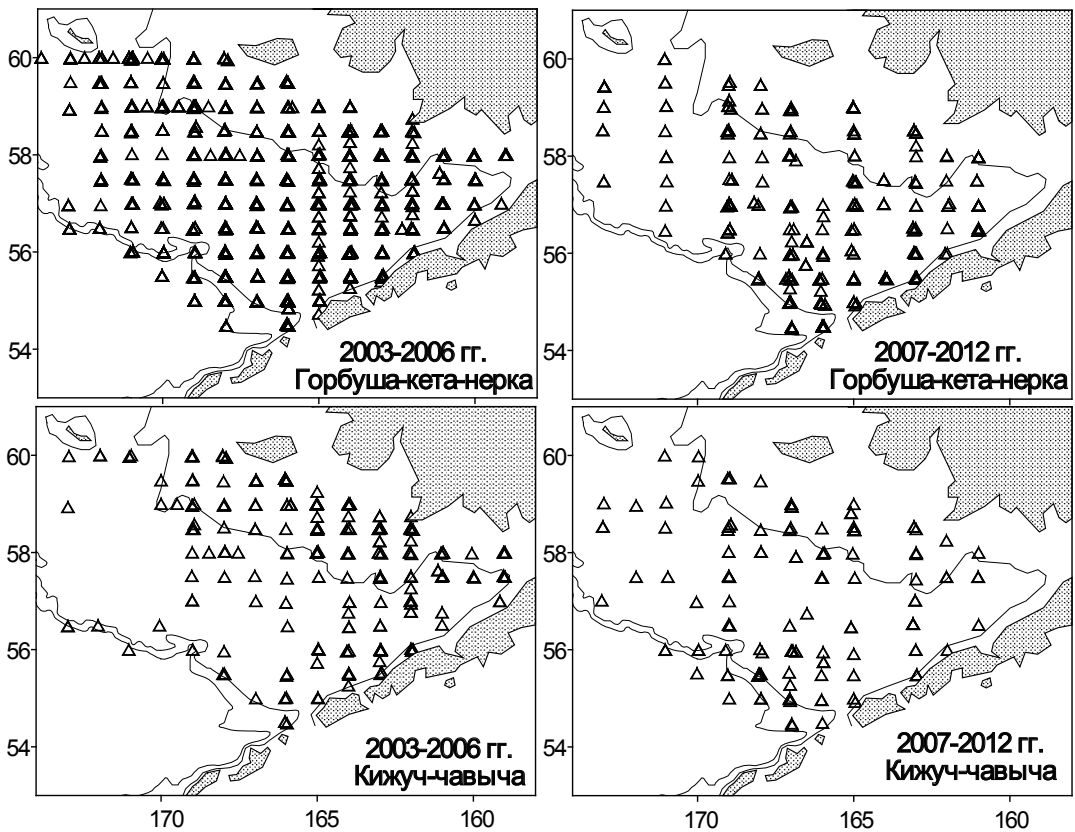


Рис. 11. Положение траловых станций с уловами лососей, на которых были взяты пробы по питанию в теплый (2003–2006 гг.) и холодный (2007–2012 гг.) периоды

Fig. 11. Trawl stations with catches of salmon and samplings of their diet in the periods of 2003–2006 and 2007–2012 corresponded to warm and cold regime, respectively

Таблица 10
Количество проб и желудков на 100 тралений в восточной части Берингова моря

Table 10
Number of zooplankton samples and samples on salmon feeding in the eastern Bering Sea, samples per 100 trawls

Год	Горбуша		Кета		Кижуч		Нерка		Чавыча	
	Проб	Жел.	Проб	Жел.	Проб	Жел.	Проб	Жел.	Проб	Жел.
2003	16	144	41	202	23	131	44	323	6	15
2004	68	367	113	619	45	145	70	477	72	232
2005	70	347	125	461	27	78	82	476	67	216
2006	34	137	148	712	26	86	39	121	57	113
T (ср.)	47	249	107	499	30	110	59	349	50	144
2007	50	304	148	568	13	40	54	284	49	117
2008	36	190	52	181	48	252	67	362	48	71
2009	49	318	79	555	9	19	30	144	26	44
2010	33	159	87	325	9	11	33	124	19	22
2011	24	90	60	202	5	7	48	245	21	36
2012	1	1	36	95	5	5	20	115	14	14
X (ср.)	32	177	77	321	15	56	42	212	29	51
T/X	1,5	1,4	1,4	1,6	2,1	2,0	1,4	1,6	1,7	2,8

Заключение

10-летний период исследования тихоокеанских лососей в Беринговом море по программе NPAFC охватил два цикла: теплый 2003–2006 гг. и холодный 2007–2012 гг. Данные по ледовитости свидетельствуют о ее синхронности в западной и восточной частях моря. Динамика ледовитости Берингова моря показывает постоянное чередование холодных и теплых периодов: то коротких, то длинных. Показатели хода ледовитости и придонной температуры указывают на кратковременность этих периодов до 2000 г. (1–3 года), за которым последовали длительный теплый (2001–2006 гг.) и холодный, который, начавшись в 2006 г., длится уже 8 лет. В 2013 г. положение южной границы максимальной ледовитости изменилось несущественно, поэтому нет оснований считать этот год окончанием холодного периода*. По-видимому, во время коротких периодов степень влияния температурных флюктуаций на состояние биоты (в данном случае планктона) бывает меньше, чем во время длинных. Пропорционально продолжительности этих периодов изменения в планктонном сообществе также проявляются в большей или меньшей степени.

Происшедшие климатические изменения наиболее радикально отразились на структуре планктонного сообщества восточной части моря: доминирование МФ и СФ зоопланктона сменилось доминированием КФ, при этом не за счет снижения их биомассы, а за счет возрастания биомассы массовых видов групп крупного планктона — эвфаузиид, гипериид, копепод и сагитт. Эта перестройка немедленно отразилась на питании тихоокеанских лососей: если в 2003–2006 гг. основу питания горбуши, кеты и нерки составляли сеголетки минтая, песчанка, мойва, личинки камбал, мальки мелких придонных рыб и личинки крабов, то начиная с 2007 г. основой пищи стал зоопланктон: эвфаузииды, гиперииды, крылоногие моллюски. Копеподы, несмотря на высокую численность, большого значения в питании лососей не имели, поскольку среди них доминировал сравнительно некрупный (4,0–4,4 мм) *Calanus marshallae*, а доступные для питания более крупные *Neocalanus flemingeri* и *N. cristatus* в мелководной зоне обычно немногочисленны.

Предполагая, что ситуация, подобная наблюдавшейся в восточной части Берингова моря, могла повторяться неоднократно и в недавнем прошлом, можно считать, что с прекращением поступления холодных водных масс произойдет реверсия и в структуре планктонного сообщества в течение последующих 2–5 лет. Ни одно из отмеченных состояний планктонного сообщества не стоит считать нормой или аномалией, а нормой является выявленный двухпериодный синусоидальный цикл его развития, что способствует поддержанию высокого уровня кормовой базы: в теплый период за счет мелкого зоопланктона, меро- и ихтиопланктона, в холодный — преимущественно за счет групп и видов крупной фракции.

В западной части моря перестройки в планктоне и питании лососей, подобной наблюдавшейся в восточной части, не происходило, хотя межгодовая динамика обилия массовых видов и групп КФ, составляющих основу кормовой базы лососей, была велика, но чаще всего резкие снижения компенсировались на следующий год резким ростом.

В летне-осенний период в западных районах биомасса фракций, групп КФ и массовых видов зоопланктона в верхней эпипелагиали (0–50 м) была значительно выше, чем в нижней (50–200 м), как в ночное, так и (за небольшими исключениями) в дневное время. Таким образом, оценка кормовой базы лососей по планктону эпипелагиали в целом, как это происходит в большинстве случаев, не бывает завышенной.

При оценке состояния кормовой базы лососей должны учитываться видоспецифические (избирательность), возрастные и региональные особенности питания, а также запас видов планктона, доминирующих в их пище (доступность), и запас самих лососей в конкретном регионе и в конкретное время.

* По устному сообщению М.А. Степаненко, участвовавшего летом 2014 г. в работе американской экспедиции, в Беринговом море наблюдалось явное потепление. Следовательно, можно говорить об окончании холодного периода. Вопрос состоит в том, как долго может продлиться «теплый» период?

Список литературы

- Волков А.Ф.** Массовое появление *Themisto libellula* в северной части Берингова моря: вторжение или вспышка? // Изв. ТИНРО. — 2012а. — Т. 168. — С. 142–151.
- Волков А.Ф.** Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «NPAFC» (экспедиция BASIS). Часть 1. Восточные районы // Изв. ТИНРО. — 2012б. — Т. 169. — С. 45–66.
- Волков А.Ф.** Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе «NPAFC» (экспедиция BASIS). Часть 2. Западные районы // Изв. ТИНРО. — 2012в. — Т. 170. — С. 151–171.
- Волков А.Ф.** Структура планктонного сообщества в восточной части Берингова моря летом-осенью 2012 г. // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012г. — С. 112–119.
- 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.** Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море. — Владивосток : ТИНРО, 1984. — 31 с.
- Волков А.Ф.** Состав и распределение зоопланктона и питание тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря и СЗТО в осенний период 2002–2008 гг. (результаты съемок по программе BASIS) // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 226–242.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А.** Характеристика планктонного сообщества Берингова моря и некоторых районов северной части Тихого океана в период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007а. — Т. 151. — С. 338–364.
- Волков А.Ф., Мёрфи Д.** Планктон и питание рыб в Чукотском и северной части Берингова моря // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007б. — С. 70–80.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А.** Результаты исследований питания тихоокеанских лососей в 2002 (2003)–2006 гг. по программе «BASIS» // Изв. ТИНРО. — 2007в. — Т. 151. — С. 365–402.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А., Слабинский А.М.** Характеристика планктонного сообщества Берингова моря в осенний период 2003 г. (результаты работы российско-японско-американской экспедиции по программе «BASIS») // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 282–307.
- Волков А.Ф., Кузнецова Н.А., Слабинский А.М.** Состояние планктонных сообществ Берингова моря и прилежащих вод Тихого океана по результатам работы экспедиции «BASIS-2006» // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006а. — С. 138–142.
- Волков А.Ф., Кузнецова Н.А., Косенок Н.С.** Исследования по питанию лососей в 2006 г. по программе «BASIS» // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006б. — С. 143–150.
- Волков А.Ф., Косенок Н.С.** Суточная ритмика питания горбуши, кеты и кижуча в северо-западной части Тихого океана (3-суточная станция, 21.07–24.07.2006 г., 48°28' с.ш., 159°01' в.д.) // Бюл. № 1 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006в. — С. 151–154.
- Волков А.Ф., Кузнецова Н.А., Фарли Э.В., Мёрфи Д.М.** Состав и распределение зоопланктона и питание тихоокеанских лососей в восточной части Берингова моря в осенний период 2003–2008 гг. (результаты съемок по программе «BASIS») // Изв. ТИНРО. — 2009а. — Т. 158. — С. 275–292.
- Волков А.Ф., Farley E.V., Murphy J.M.** Возможна ли стабилизация в планктонном сообществе восточной части Берингова моря? // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009б. — С. 159–166.
- Ефимкин А.Я., Волков А.Ф., Кузнецова Н.А.** Питание тихоокеанских лососей в Беринговом море в осенний период 2003 г. // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 139. — С. 370–387.
- Кузнецова Н.А., Волков А.Ф., Farley E.V. и др.** Питание лососей и других рыб в Бристольском заливе в сентябре 2008 г. // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 162–169.

Кузнецова Н.А., Шебанова М.А., Бохан Л.Н. Структура планктонного сообщества в летне-осенний период 2007 г. и межгодовая динамика зоопланктона в восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 156. — С. 218–235.

Кузнецова Н.А., Farley E.V., Moss J.H., Ciaciel K. Питание лососей в восточной части Берингова моря в августе-октябре 2007 г. // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 81–86.

Кузнецова Н.А., Murphy J., Eiler J. Питание лососей и других рыб в восточной части Берингова моря в августе-сентябре 2012 г. // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012. — С. 120–128.

Хен Г.В., Басюк Е.О., Зуенко Ю.И. и др. Особенности гидрологических условий в дальневосточных морях в 2008–2009 гг. // Вопр. пром. океанол. — 2009. — Вып. 6, № 2. — С. 22–47.

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

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

Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 160. — С. 149–184.

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. — 2010б. — Т. 160. — С. 185–208.

Шунтов В.П., Найдено С.В., Заволокин А.В. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 3. Суточная ритмика питания, состав рационов и избирательность питания тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010в. — Т. 161. — С. 3–24.

Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено С.В. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы нектона // Изв. ТИНРО. — 2010г. — Т. 161. — С. 25–52.

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

Шунтов В.П., Темных О.С. Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщение 2. Современный статус пелагических и донных сообществ Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2008а. — Т. 155. — С. 33–65.

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

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

Davis N.D., Volkov A.F., Efimkin A.Ya. et al. Review of BASIS Salmon Food Habits Studies // NPAFC Bull. — 2009. — № 5. — P. 197–208.

Karpenko V.I., Volkov A.F., Koval M.V. Diets of Pacific salmon in the Sea of Okhotsk, Bering Sea, and northwest Pacific Ocean // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 105–116.

Naydenko S.V. The role of Pacific salmon in the trophic structure of the upper epipelagic layer of the western Bering Sea during summer autumn 2002–2006 // NPAFC Bull. — 2009. — № 5. — P. 231–241.

Naydenko S.V., Efimkin A.Ya., Lazhentsev A.E. Regional diversity of juvenile pink salmon diet in autumn in the Bering, Okhotsk and Japan seas // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 117–126.

Volkov A.F. Is the Mass Emergence of *Themisto libellula* in the Northern Bering Sea an Invasion or a Bloom? // Russian Journal of Marine Biology. — 2012a. — Vol. 38, № 7. — P. 7–15.

Volkov A.F. The Results of Zooplankton Studies in the Bering Sea under the NPAFC Program (BASIS Expedition). Part 1. Eastern Areas // Russian Journal of Marine Biology. — 2012b. — Vol. 38, № 7. — P. 16–36.

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

Поступила в редакцию 21.08.14 г.