

УДК 597–15:639.3.07

**В.П. Шунтов, С.В. Найденко, А.В. Заволокин, А.Ф. Волков,
Н.Т. Долганова, О.С. Темных, И.В. Волвенко***

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

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

По трофической ориентации тихоокеанские лососи подразделяются на две группы — в основном планктонофаги (горбуша, кета, нерка) и в основном хищники (кижуч, сима, чавыча). Вместе с тем для всех лососей характерна высокая пищевая пластичность, позволяющая им легко переходить на питание другим кормом. Тихоокеанские лососи в основном питаются в светлое время суток (когда концентрации макропланктона и мелкого нектона в верхней эпипелагиали имеют пониженные значения), а также в период вечерних сумерек (когда происходит подъем в верхние слои моря макропланктона и мелкого нектона), однако при необходимости могут питаться и в ночное время. В группе планктоноядных лососей близкие по составу спектры имеют горбуша и нерка: амфиподы, эвфаузииды, птероподы, мелкий нектон — 60–90 %. В рационе кеты наряду с перечисленными организмами высокую (а иногда доминирующую) роль играют желетелье (апендикулярии, гребневики, медузы и сальпы). Таким образом, относительно желетелье у кеты временами наблюдается избирательность питания (а не вынужденность, по некоторым представлениям). Несмотря на значительную пищевую пластичность тихоокеанских лососей, все они отличаются хорошо выраженной избирательностью в питании. В частности, об этом говорит и то, что их основные трофические связи обычно замыкаются не на самые массовые группы зоопланкто-

* Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Найденко Светлана Васильевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: naydenko@tinro.ru; Заволокин Александр Владимирович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: zavolokin@tinro.ru; Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: volkov413@yandex.ru; Долганова Наталья Такеновна, кандидат биологических наук, заведующая сектором, e-mail: dolganova@tinro.ru; Темных Ольга Сергеевна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией, e-mail: temnykh@tinro.ru; Волвенко Игорь Валентинович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: volvenko@tinro.ru.

на — копепод и щетинкочелюстных, а на второстепенные группы (амфипод, эвфазиид и птеропод), доля которых в общей биомассе кормовой базы лососей обычно не превышает третьей части. Поэтому выборочное и устойчивое в межгодовом плане потребление этих групп планктона самыми массовыми лососями (горбуша, кета, нерка) говорит о высоком уровне их кормовой базы. Не отмечено значительных различий в интенсивности питания и величинах суточных пищевых рационов у тихоокеанских лососей в 1980–2000-е гг., хотя в разные годы этого периода изменялась численность каждого вида, их нектонного окружения, а также объем различных компонентов кормовой базы.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, состав пищи, суточный пищевой рацион, ритмика питания, избирательность питания.

Shuntov V.P., Naydenko S.V., Zavolokin A.V., Volkov A.F., Dolganova N.T., Temnykh O.S., Volvenko I.V. To substantiation of carrying capacity of the Far-Eastern Seas and Subarctic Pacific for pacific salmon pasturing. Report 3. Daily feeding rhythm, food composition, and feeding selectivity of pacific salmon // *Izv. TINRO*. — 2010. — Vol. 161. — P. 3–24.

The species of pacific salmon are divided on two groups by their trophic orientation: mainly planktivorous (pink, chum, and sockeye) and mainly carnivorous (coho, cherry, and chinook). But all these species have high trophic plasticity that allows them to feed upon other prey. Pacific salmon feeds mostly in daytime (when abundance of macroplankton and small-sized nekton in the upper epipelagic layer is relatively low) and in evening twilight (when macroplankton and small-sized nekton are rising to the upper layer). However, it can feed in nighttime, too, in case of need. Pink and sockeye salmon have similar food composition: 60–90 % of their diet are comprised of amphipods, euphausiids, pteropods, and small-sized nekton. The same groups dominate in the chum salmon feeding, but sometimes its diet includes mostly gelatinous zooplankton (appendicularia, ctenophora, jellyfishes, and salps). Despite of high trophic plasticity, all species of pacific salmon have a well-marked feeding selectivity. They usually don't feed upon the dominant groups of zooplankton (copepods and chaetognaths), but prefer minor plankton objects (amphipods, euphausiids, and pteropods) which are not more than 1/3 of total biomass available for their feeding. Stably selective feeding on these plankton groups by the most abundant salmon species (pink, chum, and sockeye) indicates a high level of the pacific salmon forage base. In spite of high variability of the pacific salmon abundance in 1980–2000s, as well as its forage base and abundance of accompanying nektonic species, no significant differences in its feeding intensity and daily ration were observed.

Key words: pacific salmon, food composition, daily ration, daily feeding rhythm, feeding selectivity.

Введение

Различным аспектам питания тихоокеанских лососей посвящено огромное количество публикаций, в том числе монографических обобщений (Takagi et al., 1981; Бирман, 1985; Pacific Salmon ..., 1991; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008). В первые десятилетия таких исследований основное внимание уделялось выявлению видовых, размерно-возрастных, сезонных и региональных особенностей состава пищи лососей. Но уже в 1960-е гг. стали делаться попытки анализа обеспеченности лососей пищей в нагульный период, а также конкурентных отношений как между особями одного вида, так и между разными видами этой группы рыб. Однако в тот период материалы по питанию лососей собирались из дрейферных уловов (Андриевская, 1975; Takagi et al., 1981; Бирман, 1985), мало пригодных для этих целей, а представления о планктонных ресурсах и кормовой базе лососей имели сугубо ориентировочный характер, в основном из-за отсутствия надежных методов количественных оценок (в том числе самих лососей). Именно тогда без достаточных оснований было принято несколько постулатов, от которых и сейчас отталкиваются многие исследователи (см. напр., Каегуама, 2003), в том числе об ограниченной емкости нагуль-

ных акваторий и кормовых ресурсов в море, жесткой внутривидовой и межвидовой конкуренции между лососями за пищу, негативном влиянии урожайных поколений горбуши на смежные поколения этого вида и на другие виды лососей. Позднее в таком же ключе стала рассматриваться конкурентная роль массовой японской кеты искусственного воспроизводства (Кловач, 2003).

С начала 1980-х гг. материалы по питанию стали собираться в основном из уловов пелагических тралов, что, конечно, значительно увеличило их достоверность.* Огромные массивы трофологических данных, подкрепленные количественными оценками планктонных ресурсов, накопленных в 1980–2000-е гг. в экспедициях ТИНРО-центра, не только поставили под сомнение некоторые постулаты, но и позволили сделать первые выводы о том, что пища в морской период жизни лососей не является жестко лимитирующим их численность фактором (Волков, 1996; Найденко, Кузнецова, 2002; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов и др., 2007; Шунтов, Темных, 2008; Naydenko, 2009). Сбор новых данных по этой тематике продолжается вплоть до настоящего времени. Ниже приводятся конкретные количественные данные (в том числе обобщенные) по питанию и трофическим отношениям лососей, которые позволяют судить о месте и роли этих рыб в пелагических сообществах различных районов их обитания в нагульный период.

Материалы и методы

Питание лососей, а также других нектонных рыб и кальмаров весь рассматриваемый период анализировалось в соответствии с разработанной в ТИНРО-центре экспресс-методикой групповой обработки желудочно-кишечных трактов рыб и беспозвоночных (Чучукало, Волков, 1986; Чучукало, 1996, 2006). В этом случае как единая проба рассматривались взятые из улова каждого трала по 10–25 желудков каждой размерной группы конкретного вида нектона. Обработывая таким образом сборы, даже небольшая научная гидробиологическая группа способна непосредственно в течение экспедиции разобрать сотни проб, состоящие из тысяч желудков.

В практике трофологических исследований существует большое количество методов и приемов определения количества съеданной в течение суток пищи (суточный пищевой рацион, СПР) (Чучукало, 2006). При этом во многих случаях предполагается определение СПР в многосуточных экспериментах, что во время крупномасштабных съемок представляется малореальным из-за отсутствия на кораблях специального оборудования, в том числе аквариумов с контролируемыми условиями среды. При определении СПР в экспедициях ТИНРО-центра первым шагом было установление суточной ритмики питания, изменения состава пищи в течение суток и скорости переваривания пищи на 2–3-суточных станциях с выполнением тралений через 2–4 ч. Однако в большинстве случаев “синтетические” графики суточной ритмики питания с приведением их к 1–2-часовому интервалу строились с использованием большого количества станций, выполненных в разное время суток в пределах однородного биостатистического района.

Тихоокеанские лососи чаще всего имеют сходную ритмику питания с максимумом (max) наполнения желудков в светлое или вечернее время и минимумом в предутренние часы, поэтому с некоторой долей условности можно считать, что их $СПР = 2 \times (max - min)$.

Если максимумов наполнения желудков больше одного (минтай, сельдь и др.), то принималось, что $СПР = (max + max_1 + \dots + max_n) - (min + min_1 + \dots + min_n)$. Общим правилом является снижение интенсивности питания с увеличением воз-

* Но как архаизм уже относительно отдаленных времен “поборниками дрейфтерного изучения” лососей до сих пор практикуется использование для трофологических целей желудков с переваренной и полупереваренной пищей от рыб из дрейфтерных сетей (Коваль, 2007, 2009; Коваль, Морозова, 2008).

раста (и соответственно размеров) рыбы. Ориентировочно месячный рацион взрослых лососей и минтая равен их массе.

Данные по составу пищи, интенсивности питания и величине рационов лососей и других видов nekтона осреднялись по 48 биостатистическим районам (рис. 1). Эти районы осреднения являются стандартными в биоценологических исследованиях ТИНРО-центра с начала 1980-х гг.

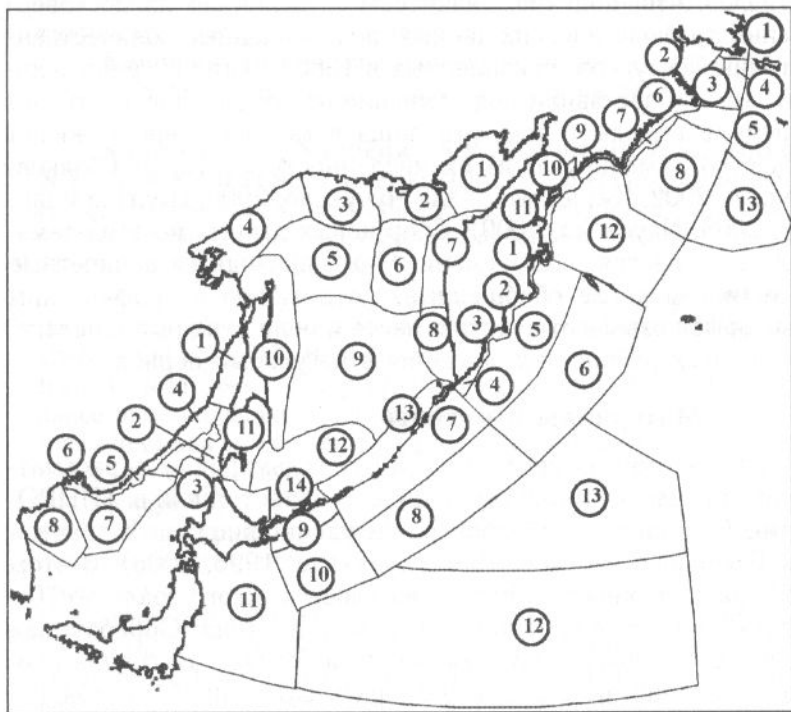


Рис. 1. Районы осреднения биостатистической информации по планктону и nekтону в пределах Охотского, Берингова, Японского морей и СЗТО: цифры в кружках — номера районов (Шунтов, Темных, 2008)

Fig. 1. Areas of averaging of information on plankton and nekton studies in the Okhotsk Sea, Bering Sea, Japan Sea and North-West Pacific Ocean: figures show region numbers (Шунтов, Темных, 2008)

Результаты и их обсуждение

Суточная ритмика питания лососей

Тихоокеанские лососи при поиске пищи ориентируются зрительно. И хотя они могут питаться в любое время суток, обычно это происходит днем и в вечерних сумерках. На этом основании вполне обоснованно делаются заключения о наличии единообразия суточных ритмов всех видов этой группы рыб (Волков, Косенок, 2005; Volkov, Kosenok, 2007). Последнее особенно отчетливо проявляется при обобщении больших массивов данных. При этом все же следует подчеркнуть, что тихоокеанские лососи весьма экологически пластичные рыбы. Совсем не эпизодически отчетливый пик в интенсивности питания у них отмечается утром или ночью (Шунтов, Темных, 2008).

Доступность большинства видов кормовых организмов в разное время суток сильно не различается, кроме видов, совершающих большие суточные вертикальные миграции. Так, у планктоноядных видов лососей эвфаузииды, характеризующиеся значительным диапазоном суточных миграций, чаще всего встречаются в питании в сумеречное и темное время суток. Эта группа планктона из предпочитаемых лососями таксономических групп является самой многочисленной, поэтому при сборе данных только в светлое время суток (а такая практика экспедиционных исследований широко распространена и в России, и в других странах) неизбежно получение нереальной картины и по составу кормовой базы, и по рационам рыб. Данные экспедиций ТИНРО-центра лишены этого недостатка, так как во всех случаях без исключения сборы и по nekтону, и по планктону осуществляются круглосуточно.

Дневное питание лососей приходится на время суток, когда в основном слое их обитания (т.е. в верхней эпипелагиали) наблюдаются пониженные концентрации и мелкого нектона, и макропланктона. И только вечернее питание совпадает с увеличением количества этих компонентов в верхней эпипелагиали. Из этого следуют по крайней мере три важных вывода, имеющих прямое отношение к основному контексту настоящей серии наших сообщений. Во-первых, в большинстве случаев для нормального питания лососей вполне достаточны пониженные концентрации кормовых организмов в слое их обитания в светлое время суток. Во-вторых, при невозможности “набрать” необходимый рацион днем всегда есть возможность продолжить питание в сумерках и даже ночью. В-третьих, и в дневное время лососи способны заныривать в слои средней и нижней эпипелагиали, где биомассы макропланктона в этот период суток выше.

Особенности пищевых спектров разных видов лососей

Выше уже отмечалось, что все тихоокеанские лососи весьма пластичны в трофическом отношении. Это стало известно еще в начальные периоды изучения морского периода их жизни, а позднее было подтверждено многими исследователями, в том числе в различных обобщениях (Manzer et al., 1965; Бирман, 1985; Pacific Salmon ..., 1991; Волков, 1996; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008; и др.).

Рационы всех видов тихоокеанских лососей насчитывают десятки видов планктона и мелкого нектона. В принципе списки потребляемых организмов разными видами различаются не сильно. Другое дело — соотношение таксономических групп в рационах. В конкретных случаях в этом смысле могут встречаться самые разные сочетания — от идентичных до отличающихся кардинально.

В целом же тихоокеанские лососи подразделяются на две группы по три вида с примерно сходными экологическими профилями: в основном планктоноядные (горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *O. keta*, нерка *O. nerka*) и в основном нектоноядные (кижуч *O. kisutch*, чавыча *O. tshawytscha*, сима *O. masou*).

Помимо видовых особенностей в питании лососей не менее заметны в рационах также различия по районам и размерно-возрастным группам. Это хорошо видно на рис. 2–7, в которых суммируются осредненные данные за ряд лет. Заметим, что подобные различия видны и на материалах, собранных в течение всего одного года и даже сезона. Из этого следует один принципиальный вывод методического характера. Для получения адекватной картины о составе рационов лососей в целом, тем более учитывая большие размеры их нагульных акваторий, нужны массовые сборы с обширных акваторий и с охватом различных размерных групп. В противном случае неизбежно получение весьма искаженной картины конкретной трофической ориентации любого вида.

Чтобы преодолеть эти “узкие методические места”, при обобщении данных необходимо учитывать объем используемых материалов из различных ситуаций (сезоны, годы, биостатистические районы). Одним из способов подобного обобщения может быть ранжирование по сумме мест кормовых групп в рационе по массе с учетом подрайонов, временных отрезков и размеров рыб (Шунтов, Темных, 2008). Результаты такого ранжирования, отражающего трофическую ориентацию тихоокеанских лососей, показаны на рис. 8–14.

Характерно, что “хищные наклонности” у кижуча, чавычи и симы вполне проявляются уже в первый морской летне-осенний период (см. рис. 6–10). При этом у кижуча и особенно у симы в нектонной части рациона чаще бывает больше рыб, а у чавычи — кальмаров. У всех трех видов (особенно у молодежи) временами важное место имеет и макропланктон (в первую очередь амфиподы и эвфаузииды).

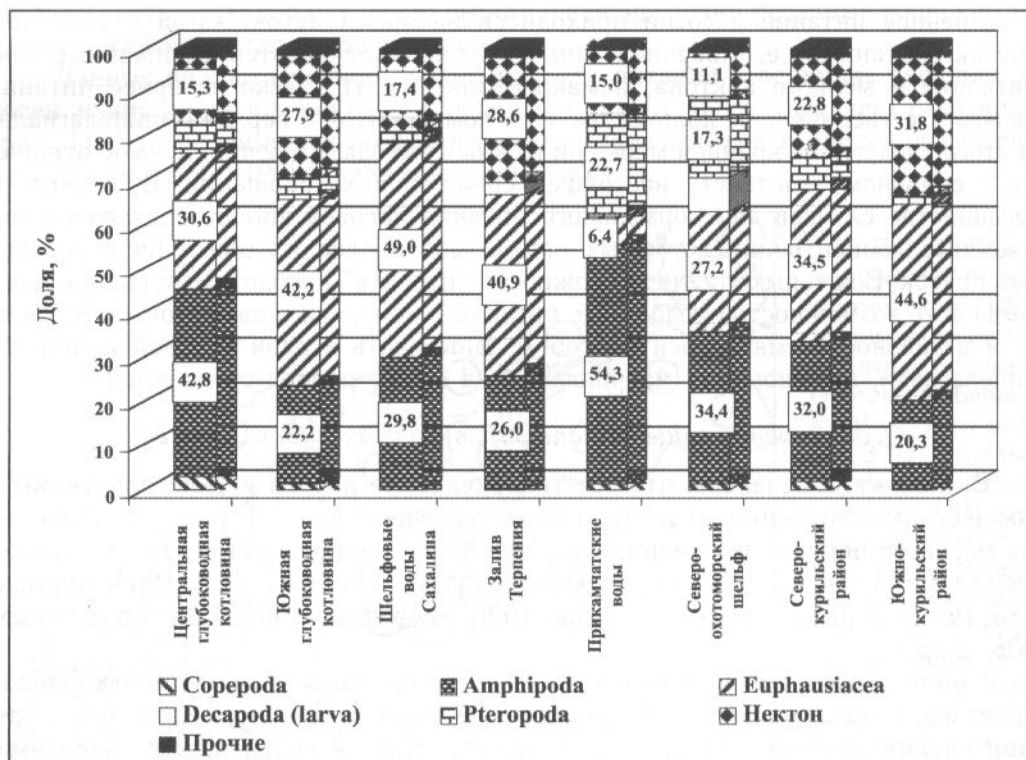


Рис. 2. Состав пищи горбуши в различных районах Охотского моря в летний период по среднемноголетним данным (1991–2003 гг.). Цифры (здесь и на рис. 3–7) — доли в рационах основных таксономических групп

Fig. 2. Averaged food composition of pink salmon in the Okhotsk Sea in summer by the data for 1991–2003. The figures show the percentage of the major prey groups

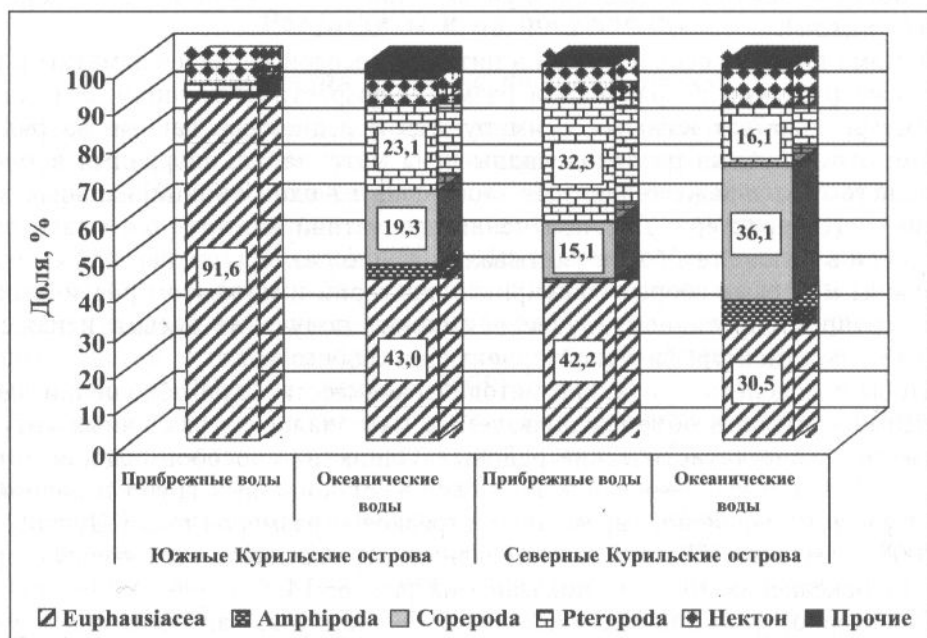


Рис. 3. Состав пищи горбуши в океанических водах Курильских островов в летние периоды 2004–2007 гг.

Fig. 3. Averages food composition of pink salmon in the ocean waters off Kuril Islands in summer by the data for 2004–2007. The figures show the percentage of the major prey groups

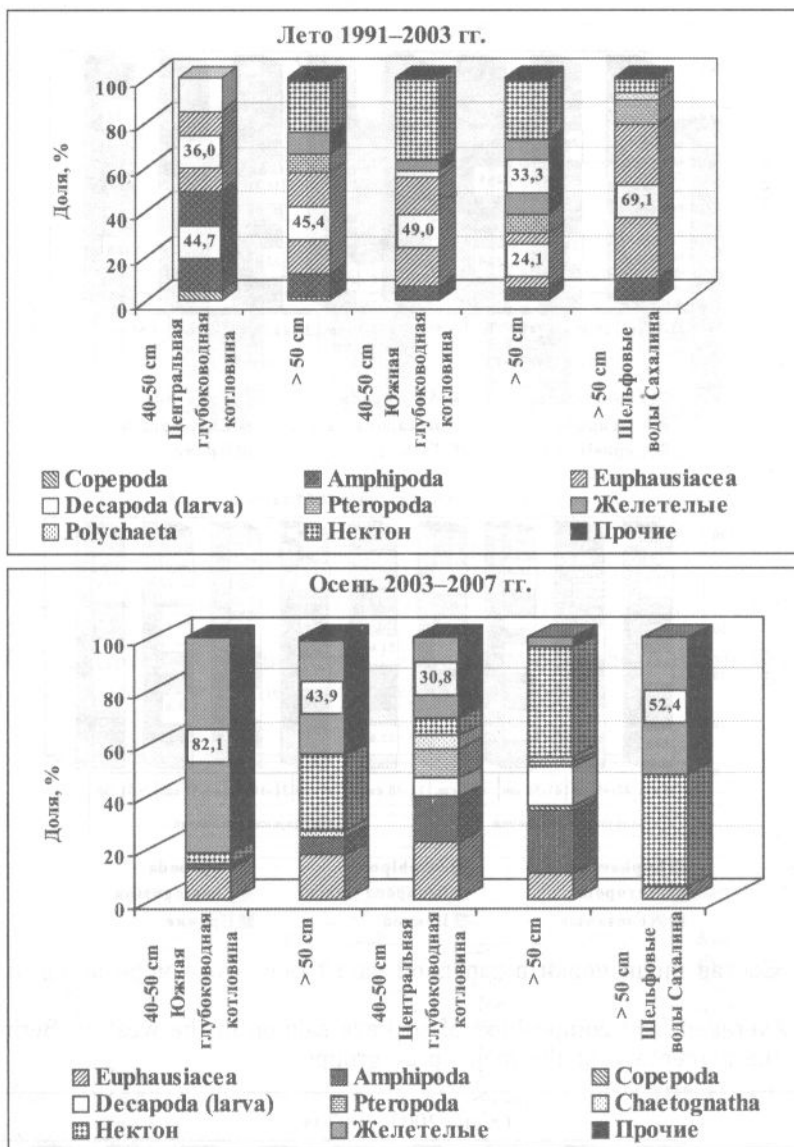


Рис. 4. Состав пищи кеты в Охотском море в летний период по среднемноголетним данным

Fig. 4. Averaged food composition of chum salmon in the Okhotsk Sea in summer. The figures show the percentage of the major prey groups

В группе планктоноядных лососей довольно близкие по составу пищевые спектры у горбуши и нерки (см. рис. 2, 3, 5, 11–13). У обоих видов основу рациона составляют амфиподы, эвфаузииды, птероподы и мелкий нектон (60–90 %). У горбуши в среднем несколько выше роль в питании эвфаузиид, а у нерки — амфипод и кальмаров, хотя в конкретных случаях могут наблюдаться значительные отклонения от средней картины. У обоих видов в отдельных случаях локально может увеличиваться в питании, например, доля нектона, а в число основных компонентов планктона могут попадать копеподы, декаподы и даже сагитты.

Амфиподы, эвфаузииды и птероподы слагают основу и рациона кеты (см. рис. 4, 14). Из этих таксономических групп в питании у кеты выше, чем у горбуши и нерки, доля птеропод. Но у кеты, в отличие от всех других видов тихоокеанских лососей, в число основных пищевых кормовых объектов входят и желетелье — аппендикулярии (ойкоплевра), гребневики, медузы и сальпы (рис.

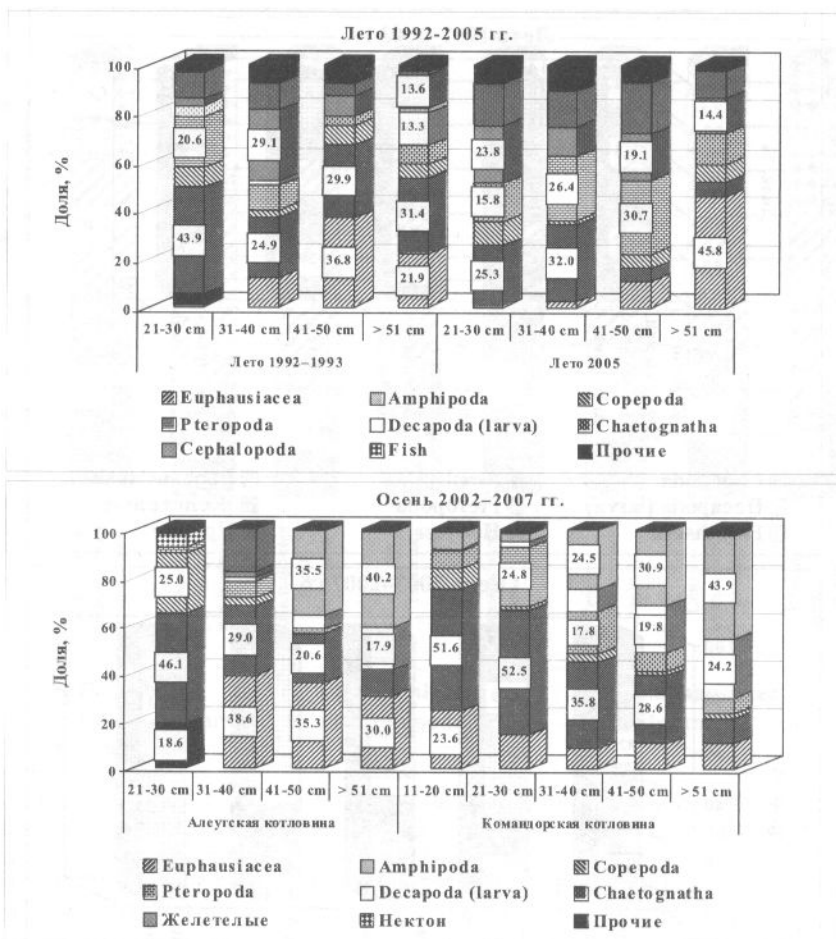


Рис. 5. Состав пищи нерки в западной части Берингова моря по среднеголетним данным

Fig. 5. Averaged food composition of sockeye salmon in the western Bering Sea. The figures show the percentage of the major prey groups

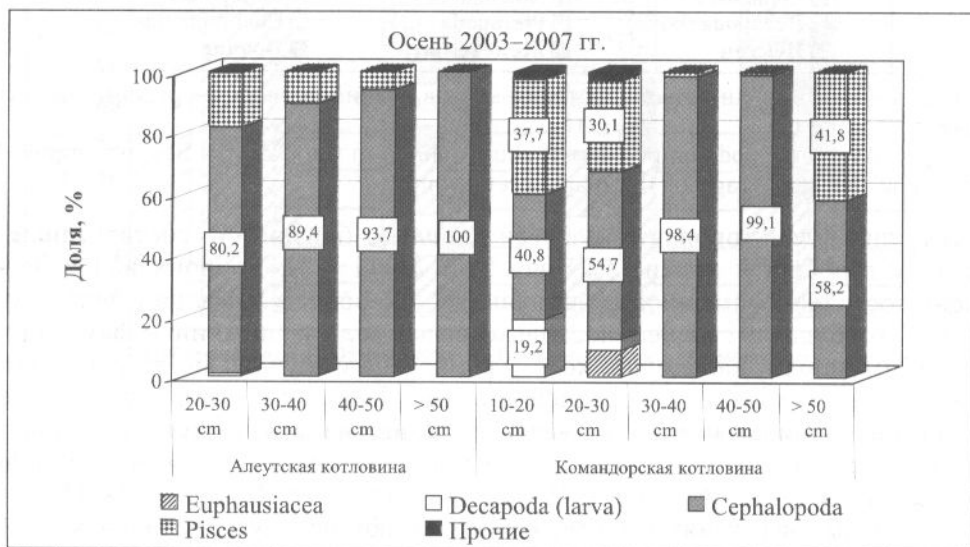


Рис. 6. Состав пищи чавычи в западной части Берингова моря по среднеголетним данным

Fig. 6. Averaged food composition of chinook salmon in the western Bering Sea. The figures show the percentage of the major prey groups

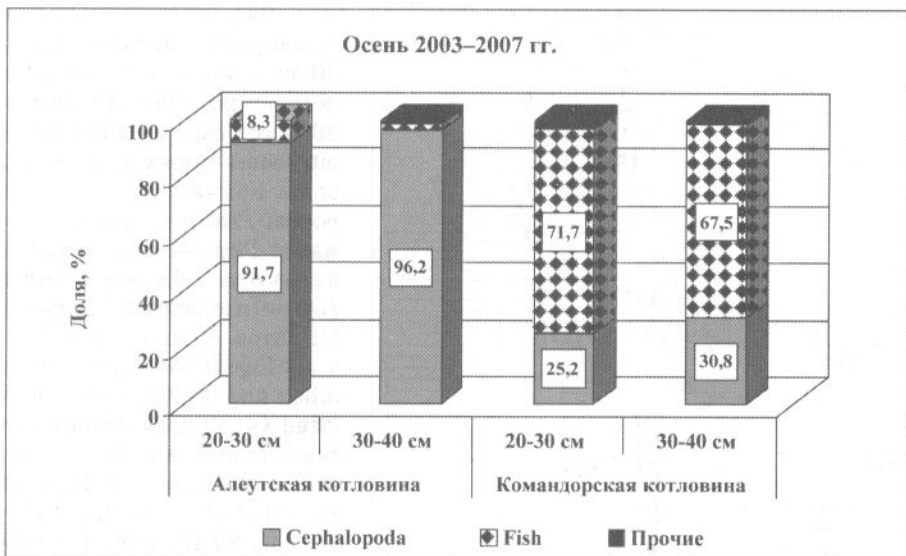


Рис. 7. Состав пищи кижуча в западной части Берингова моря по среднемноголетним данным

Fig. 7. Averaged food composition of coho salmon in the western Bering Sea. The figures show the percentage of the major prey groups

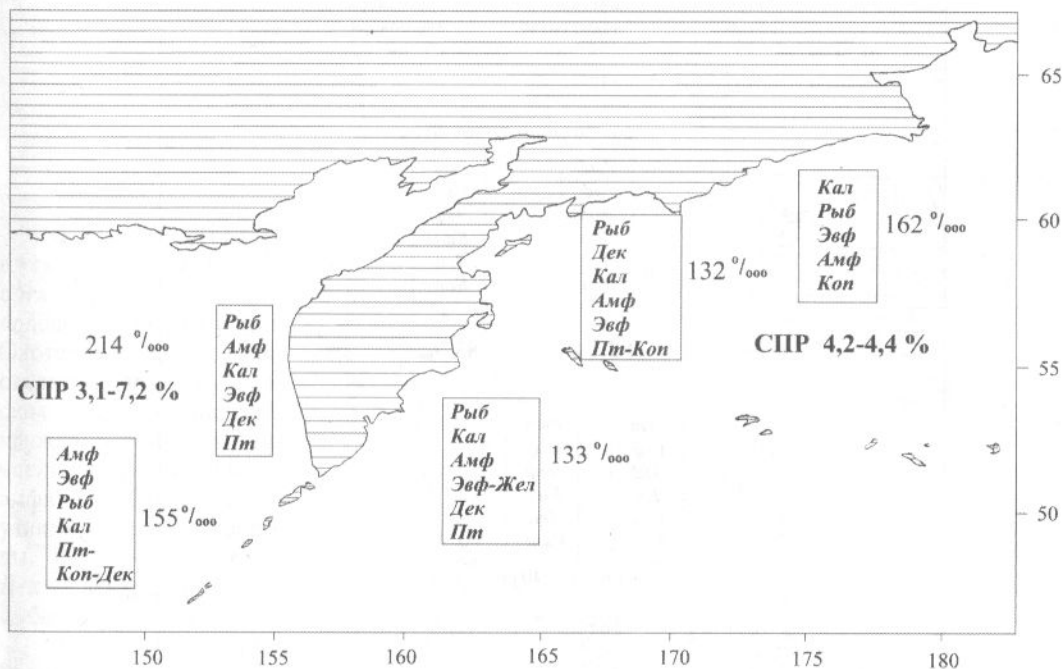


Рис. 8. Основные компоненты питания, определяемые суммой мест по доле в рационе, интенсивность питания, СПР кижуча длиной до 40 см в осенний период в Охотском и Беринговом морях и океанических водах Камчатки. Кормовые объекты ранжированы по степени доминирования в рационе: Рыб — рыбы, Амф — амфиподы, Эвф — эвфаузииды, Коп — копеподы, Кал — кальмары, Пт — птероподы, Дек — декаподы, Жел — желетелье (Шунтов, Темных, 2008)

Fig. 8. Groups of the small-sized (< 40 cm) coho salmon prey in the Okhotsk and Bering Seas and the ocean waters off Kamchatka in the descending order in the diet: Рыб — fish, Амф — amphipods, Эвф — euphausiids, Коп — copepods, Кал — squids, Пт — pteropods, Дек — decapods, Жел — gelatinous zooplankton (Шунтов, Темных, 2008)

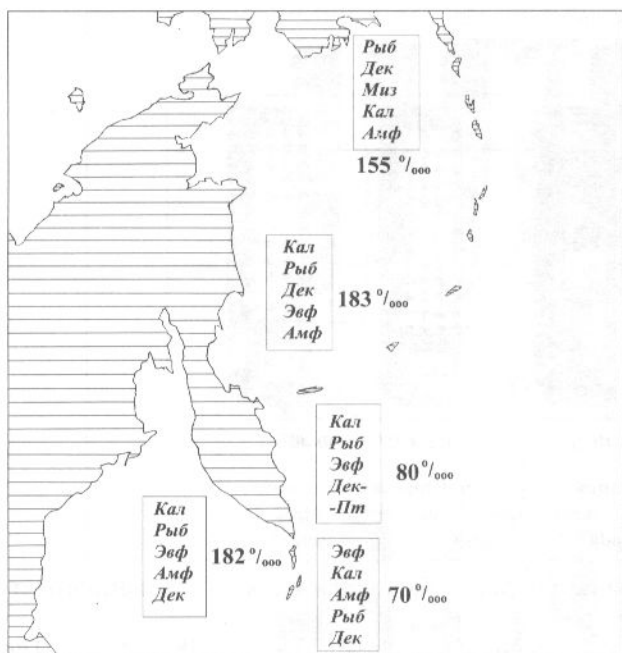


Рис. 9. Состав рационов и интенсивность питания мелкой (до 30 см) чавычи в летне-осенний период по многолетним (1984–2006 гг.) данным в Охотском и Беринговом морях и тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов: *Рыб* — рыбы, *Кал* — кальмары, *Эвф* — эвфаузииды, *Дек* — декаподы, *Амф* — амфиподы, *Пт* — птероподы, *Миз* — мизиды (Шунтов, Темных, 2008)

Fig. 9. Averaged food composition and feeding intensity of small-sized (< 30 cm) chinook salmon in the Okhotsk and Bering Seas and the ocean waters off Kamchatka and Kuril Islands in summer and fall by the data for 1984–2006: *Рыб* — fish, *Кал* — squids, *Эвф* — euphausiids, *Дек* — decapods, *Амф* — amphipods, *Пт* — pteropods, *Миз* — mysids (Шунтов, Темных, 2008)

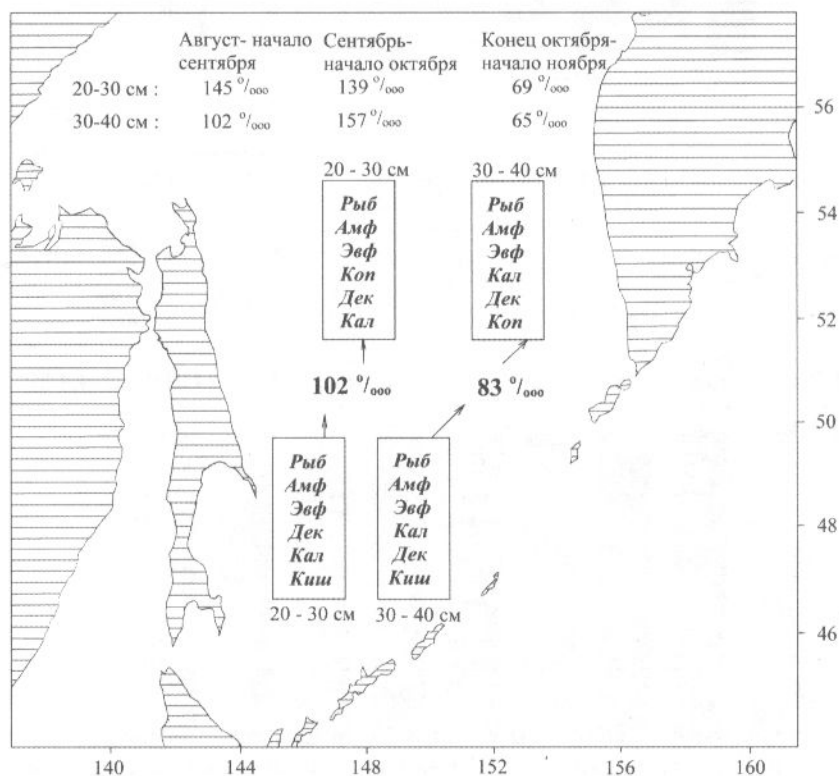


Рис. 10. Состав рационов и интенсивность питания молоди сима в различных районах Охотского моря, определяемые суммой мест по весовой доле в рационе по многолетним данным (1994–2005 гг.): *Рыб* — рыбы, *Амф* — амфиподы, *Эвф* — эвфаузииды, *Коп* — копеподы, *Кал* — кальмары, *Дек* — декаподы, *Киш* — кишечнополостные (Шунтов, Темных, 2008)

Fig. 10. Averaged food composition and feeding intensity of juvenile cherry salmon in the Okhotsk Sea by the data for 1994–2005: *Рыб* — fish, *Амф* — amphipods, *Эвф* — euphausiids, *Коп* — copepods, *Кал* — squids, *Дек* — decapods, *Киш* — coelenterates (Шунтов, Темных, 2008)

Рис. 11. Сезонная динамика состава рационов и интенсивности питания сеголеток горбуши по среднемесячным данным (1984–2006 гг.) в различных районах азиатских вод: Амф — амфиподы, Эвф — эвфаузииды, Коп — копеподы, Пт — птероподы, Саг — сагитты, Ойкопл — ойкоплевры, Рыб — рыбы, Кал — кальмары, Дек — декаподы (Шунтов, Темных, 2008)

Fig. 11. Averaged seasonal dynamics of food composition and feeding intensity for juvenile pink salmon in the some areas at Asian coasts by the data for 1984–2006: Амф — amphipods, Эвф — euphausiids, Коп — copepods, Пт — pteropods, Саг — chaetognaths, Ойкопл — oikopleura, Рыб — fish, Кал — squids, Дек — decapods (Шунтов, Темных, 2008)

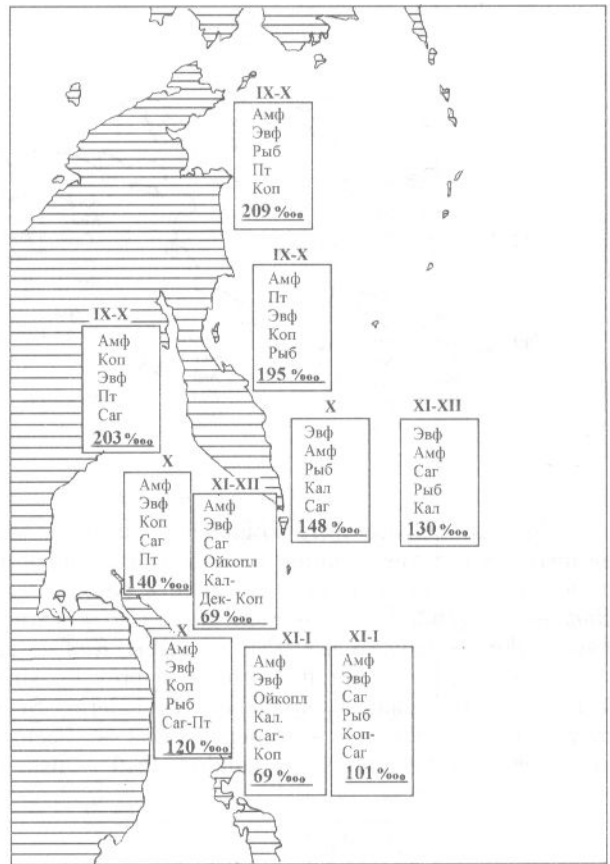
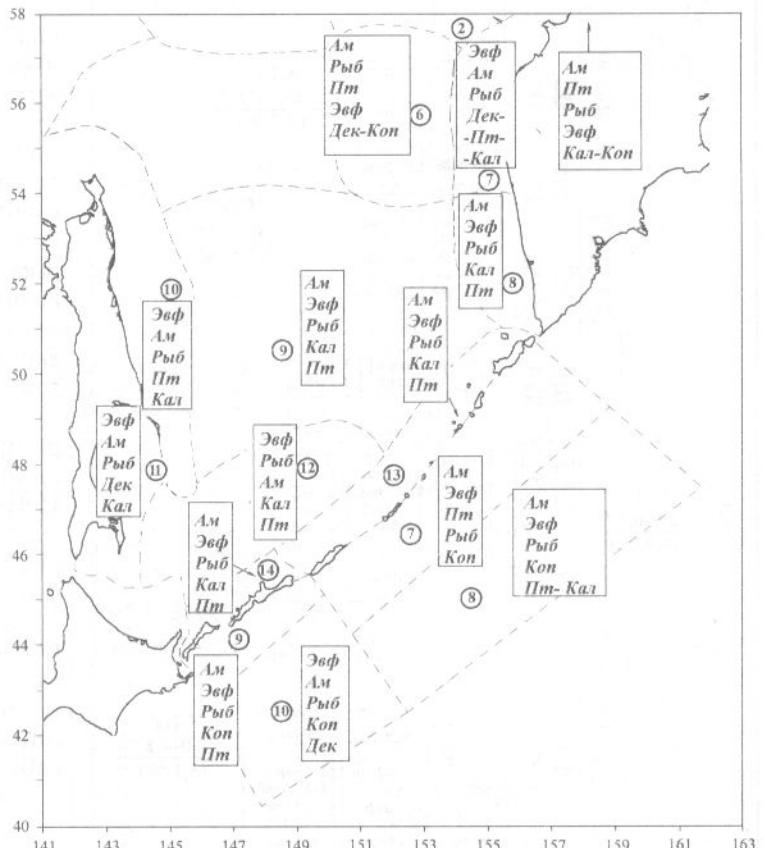


Рис. 12. Первые пять групп кормовых организмов в рационе половозрелой горбуши в Охотском море и тихоокеанских водах Курильских островов. Цифры в кружках — биостатистические районы; Ам — амфиподы, Эвф — эвфаузииды, Пт — птероподы, Коп — копеподы, Дек — декаподы, Рыб — рыбы, Кал — кальмары

Fig. 12. The major five groups of prey for mature pink salmon in the Okhotsk Sea and ocean waters off Kuril Islands: Ам — amphipods, Эвф — euphausiids, Пт — pteropods, Коп — copepods, Дек — decapods, Рыб — fish, Кал — squids. The figures show the numbers of biostatistical areas



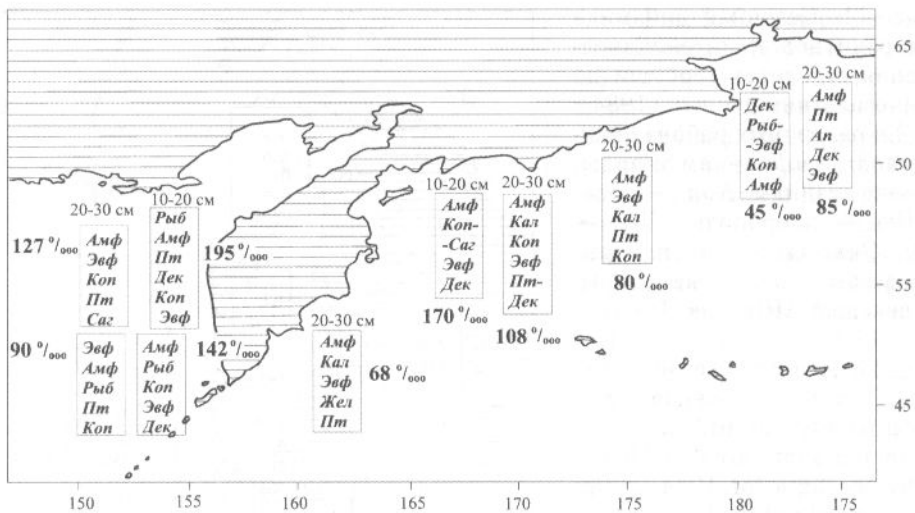


Рис. 13. Первые пять компонентов питания мелкой (до 30 см) нерки и интенсивность ее питания в летне-осенний период в различных районах Охотского и Берингова морей, определяемые суммой мест по доле в рационе: Амф — амфиподы, Пт — птероподы, Эвф — эвфаузииды, Коп — копеподы, Саг — сагитты, Дек — декаподы, Ап — аппендикулярии, Жел — желетелье, Рыб — рыбы, Кал — кальмары (Шунтов, Темных, 2008)

Fig. 13. The major five groups of prey for small-sized (< 30 cm) sockeye salmon and intensity of its feeding in the Okhotsk and Bering Seas: Амф — amphipods, Пт — pteropods, Эвф — euphausiids, Коп — copepods, Саг — chaetognaths, Дек — decapods, Ап — appendicularia, Жел — gelatinous zooplankton, Рыб — fish, Кал — squids (Шунтов, Темных, 2008)

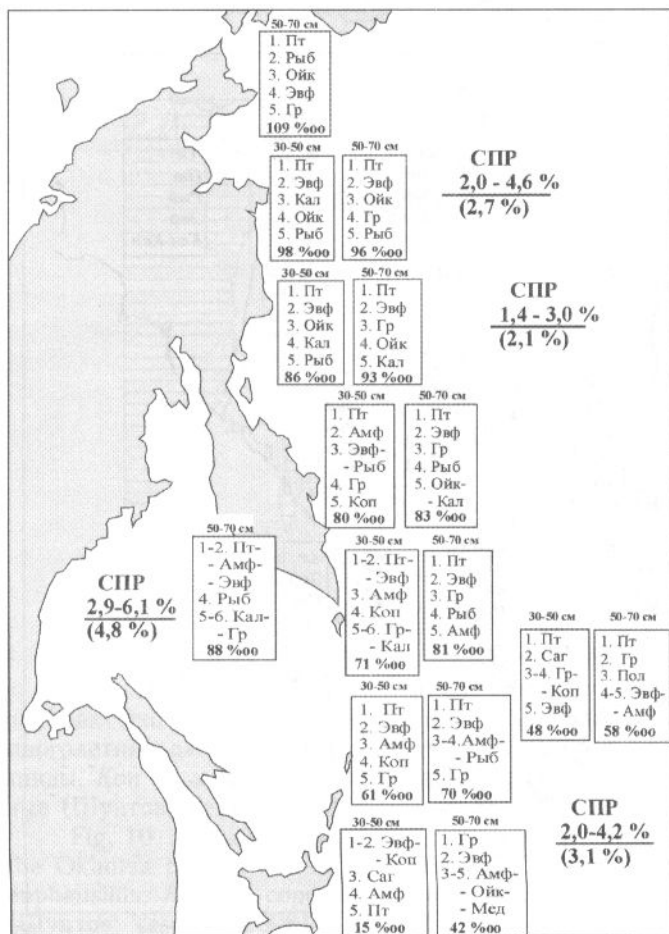


Рис. 14. Первые пять групп пищевых объектов кеты в июне-июле по среднемноголетним данным (1991–2008 гг.): Пт — птероподы, Амф — амфиподы, Эвф — эвфаузииды, Коп — копеподы, Саг — сагитты, Гр — гребневники, Мед — медузы, Ойк — ойкоплевры, Рыб — рыбы, Кал — кальмары, Пол — полихеты; над чертой — диапазон изменений СПР для биостатистических районов, под чертой — его среднее значение

Fig. 14. The major five groups of prey for chum salmon in June-July by the data for 1991–2008: Пт — pteropods, Амф — amphipods, Эвф — euphausiids, Коп — copepods, Саг — chaetognaths, Гр — ctenophores, Мед — jellyfish, Ойк — oikopleura, Рыб — fish, Кал — squids, Пол — polihæta; numerator — range of daily ration, denominator — average daily ration

Таблица 1
 Состав пищи (%) и интенсивность питания лососей в южной части Берингова моря и северной части Тихого океана весной 2006 г.
 Table 1
 Food composition (%) and feeding intensity of pacific salmon in the south Bering Sea and North Pacific in the spring 2006

Компонент пищи	Горбуша			Кета			Нерка			Чагыча		
	Аляск. 40– 50 см	Бер. 40– 50 см	СЗТО 40– 50 см	Аляск. 40– 50 см	Бер. 40– 50 см	СЗТО 40– 50 см	ТО-Аляск. 40– 50 см	Аляск. 40– 50 см	Бер. 40– 50 см	СЗТО 40– 50 см	Бер. 30– 40 см	Чагыча Бер. 30– 40 см
Sopropoda	21,2	5,8	25,6	0,5	0	0,2	0	5,9	1,2	0,5	5,5	0
Euphausiacea	0	66,4	9,3	8,4	0	2,6	0	6,6	14,5	84,8	2,3	1,6
Amphipoda	12,5	2,7	20,7	0	0,1	3,8	0,9	13,8	8,9	0,1	12,8	0
Chaetognatha	26,5	0,2	27,2	0	0	0,3	0	0	6,8	0	22,5	0
Pteropoda	25,1	13,9	1,1	33,8	8,4	7,8	28,9	9,6	6,1	4,9	0	0
Tunicata	5,9	4,4	14,0	53,0	5,1	39,5	56,4	18,8	55,8	0	0	0
Coelenterata	1,0	1,9	0	1,7	12,5	45,1	6,7	10,3	5,0	4,9	0	0
Polychaeta	0	0	0	0	13,9	2,2	7,0	0,3	0	0	0	0
Decapoda	0	0	0	0,1	0	0	0	2,4	0	0	0	0,4
Ostracoda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cephalopoda	4,4	1,8	0,2	0	0,5	0	0,2	14,7	0	0,3	87,6	98,1
Pisces	3,4	2,7	1,9	2,5	0,6	0,2	0	17,6	1,7	4,5	4,6	0
Планктон	92,2	95,5	97,8	97,5	98,8	99,8	99,8	67,7	98,3	95,2	88,5	7,8
Нектон	7,8	4,5	2,2	2,5	1,2	0,2	1,8	32,3	1,7	4,8	11,5	92,2
Кол-во												
желудков	92	51	232	32	185	156	36	87	40	15	263	46
ИНЖ, ‰	153	280	195	92	168	85	104	77	65	131	76	68

Примечание. Здесь и далее — жирным шрифтом выделены значения групп более 10 %.

4, 14, табл. 1). Они все в заметном количестве начинают встречаться уже в питании осенних сеголеток. В некоторых случаях желетелье вообще могут слагать основу рациона кеты, несмотря на наличие в горизонтах ее обитания других видов кормовых объектов. Важно обратить внимание на то, что у горбуши и нерки в подобных случаях значительное место в питании занимали амфиподы, эвфаузииды, птероподы и копеподы (табл. 1). На этом основании можно сделать принципиальный вывод о том, что питание кеты желетелье не является вынужденным. Более того, здесь представляется возможным говорить даже об избирательности питания. Этот аспект экологии лососей специально будет рассмотрен далее. Здесь же, дополнительно к изложенному выше, отметим совершенно оригинальную ситуацию с трофической пластичностью лососей, сложившуюся в восточной части Берингова моря в 2000-е гг. В начале 2000-х гг. (2003–2005 гг.) на обширном восточнберинговоморском шельфе при высоких общих биомассах зоопланктона в несколько раз уменьшилось количество макропланктона. Его средние биомассы в разных участках шельфа находились на уровне 114–226 мг/м³. В 2006–2008 гг. они вновь увеличились до 472–1839 мг/м³. В первый из этих периодов и молодь, и крупные особи планктоноядных видов (горбуша, кета, нерка) переключились на нектон — в основном молодь минтая *Theragra chalcogramma*, мойвы *Mallotus villosus*, сельди *Clupea pallasii*, песчанки *Ammodytes hexapterus*, — доля которого в рационах составила 62–96 % (табл. 2). Но биомассы макропланктона быстро восстановились, и в 2006–2008 гг. доля нектона в питании уменьшилась до “нормального” уровня — 10–43 % (табл. 3). Характерно, что в оба периода примерно на одном уровне находилась интенсивность питания (ИНЖ, ‰) у всех видов и размерных групп лососей.

Таблица 2

Интенсивность питания горбуши, кеты и нерки планктоном и нектоном в осенние периоды 2003–2005 гг. в восточной части Берингова моря, ‰

Table 2

Feeding intensity of pink, chum, and sockeye salmon in the eastern Bering Sea in the falls of 2003–2005, ‰

Показатель	Горбуша			Кета			Нерка		
	< 20 см	20– 40 см	> 40 см	< 20 см	20– 50 см	> 50 см	< 20 см	20– 50 см	> 50 см
Общий ИНЖ	153	140	121	135	113	71	179	95	68
Планктон	49	53	14	32	29	3	49	19	12
Нектон	104	87	107	103	84	68	130	76	56
Доля нектона, %	68	62	88	76	74	96	73	80	83

Таблица 3

Интенсивность питания горбуши, кеты и нерки планктоном и нектоном в осенние периоды 2006–2008 гг. в восточной части Берингова моря, ‰

Table 3

Feeding intensity of pink, chum, and sockeye salmon in the eastern Bering Sea in the falls of 2006–2008, ‰

Показатель	Горбуша			Кета			Нерка		
	< 20 см	20– 40 см	> 40 см	< 20 см	20– 50 см	> 50 см	< 20 см	20– 50 см	> 50 см
Общий ИНЖ	165	214	110	155	127	57	171	118	66
Планктон	94	184	84	74	101	41	141	91	60
Нектон	71	30	26	81	26	16	30	27	6
Доля нектона, %	43	14	24	53	21	29	17	23	10

Эти и другие приведенные выше данные о составе пищи и динамике в питании лососей однозначно свидетельствуют о наличии существенного “задела тро-

фологической прочности” тихоокеанских лососей, т.е. масштабных и разнообразных кормовых ресурсов для лососей в дальневосточных морях и субарктической Пацифике (см. также Шунтов и др., 2010а).

О степени обеспеченности пищей рыб в разные сезоны, годы и в разных районах в первую очередь свидетельствуют индексы наполнения желудков и суточные пищевые рационы. В многочисленных публикациях, основанных на материалах конкретных экспедиций, таких оценок приведено большое количество (Волков, 1996; Волков и др., 2003, 2004; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008; и мн. др.). Некоторые из них приведены на рис. 9–11, 13. Здесь только отметим, что в пользу выводов о по крайней мере удовлетворительной обеспеченности пищей свидетельствует тот факт, что при различных биомассах нектона (и самих лососей) и зоопланктона в разные периоды 1980–2000-х гг. величина суточных рационов лососей находилась примерно на одном уровне. Так, СПР осенних сеголеток кеты в 1980-е гг. оценивался в 4,2–8,4 %, в 1990-е гг. — 6,8–7,3, в 2000-е гг. — 5,0–7,9, а горбуши соответственно 5,5–7,2, 4,4–8,5, 5,0–8,6 %. У крупной молодежи (старше одного морского года) и взрослых СПР в эти периоды лет изменялись в пределах: горбуша — 2,0–8,8 %, кета — 1,3–7,0, нерка — 1,4–5,4 %. Значительный разброс значений связан с тем, что у этих размерно-возрастных групп наблюдается поступательное снижение величины рационов по мере роста (т.е. наименьшие показатели свойственны более крупным особям, а наибольшие — мелким).

Выводы некоторых исследователей о дефиците пищи для лососей касаются в первую очередь зимнего периода. Но в первых двух сообщениях настоящей серии публикаций (Шунтов и др., 2010а, б) со ссылкой на недавние обобщения (Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008) уже подчеркивалось, что представления о плохих условиях для питания в местах зимнего обитания лососей не соответствуют действительности, хотя некоторое обеднение планктоном эпипелагиали в это время действительно наблюдается, а также с конца осени обычно понижается интенсивность питания лососей и уменьшается темп их роста. Вообще же зимний и ранневесенний периоды в этом смысле до настоящего времени наблюдениями охвачены недостаточно. Поэтому большой интерес представляют солидные сборы по питанию лососей, сделанные экспедицией ТИНРО-центра в феврале — начале апреля 2009 г. в приалеутских водах и в западной части зоны Субарктического фронта. Из данных табл. 4 видно, что интенсивность питания в это время не сильно отличалась от весенней (см. табл. 1). В приалеутских водах планктоноядные виды лососей выборочно питались эвфаузидами и амфиподами. В СЗТО они замыкались в основном на копепод и эвфаузиид. Кроме того, у нерки большое значение имели амфиподы, а у кеты — кишечнополостные.

Как приспособление к некоторому обеднению зимой верхней эпипелагиали макропланктоном следует рассматривать в этот сезон рассредоточение лососей в толще воды. В приалеутских водах зимой 2009 г. тралами облавливались два горизонта: 0–30 м и 30–60 м. На втором горизонте уловы горбуши были даже несколько выше. Несомненно, что горбуша встречалась и глубже. В СЗТО она относительно равномерно распределялась в верхних 100 м (табл. 5). Попутно заметим, что в летний период в Беринговом море при тралениях по горизонтам до 700 м 97–99 % пойманных рыб приходилось на траления с распорным щитком на поверхности, т.е. на верхний слой до 30–40 м.

Избирательность питания тихоокеанских лососей

Значительная экологическая пластичность тихоокеанских лососей, в том числе пищевая, несомненно, обеспечивает им возможность осваивать различные широтные, ландшафтные и вертикальные зоны дальневосточных морей и Северной Пацифики и успешно нагуливаться при разных состояниях и структуре кор-

Состав пищи (%) и интенсивность питания лососей в северной части Тихого океана в зимний период 2009 г.

Food composition (%) and feeding intensity of pacific salmon in the North Pacific in the winter 2009

Компонент пищи	Приалеутские воды 175° в.д. — 165° з.д.												СЗТО 150–168° в.д.					
	Горбуша		Кета		Нерка		Кижуч		Чавыча		Горбуша		Кета		Нерка			
	24– 40 см	20– 50 см	20– 50 см	> 50 см	20– 50 см	> 50 см	25– 50 см	25– 50 см	25– 50 см	> 50 см	24– 40 см	40– 43 см	20– 50 см	20– 50 см	20– 50 см	> 50 см		
Copepoda	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	68,8	65,6	33,0	33,0	0,8	66,0	40,2	
Euphausiacea	68,1	37,1	6,4	47,7	58,5	13,8	1,7	0	0	0	16,7	7,8	15,6	15,6	5,8	15,2	19,4	
Amphipoda	9,5	2,2	0	11,9	0	8,5	0	0	0	0	2,9	1,3	1,8	1,8	2,0	5,8	21,1	
Decapoda	0,2	0	0	1,1	0	0,9	0	0	0	0	0,3	0,2	0,1	0,1	0,3	0,2	0	
Pteropoda	2,9	0,1	0	1,4	0	0	0	0	0	0	0,7	0,4	0,1	0,1	0	1,1	1,5	
Chaetognatha	3,6	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	2,1	3,4	1,6	0,1	1,3	6,8		
Polychaeta	0,9	0	0	2,4	0	0	0	0	0	0	0,8	0,4	2,3	3,5	1,4	1,1		
Coelenterata	1,7	9,6	41,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	24,6	54,5	0	0	0	
Cephalopoda	0,5	0	0	7,6	18,1	62,1	82,1	37,8	37,8	37,8	0,6	8,3	0,8	0,8	0,3	0,1	7,1	
Pisces	10,0	0,5	11,1	14,6	23,4	14,7	16,2	62,2	62,2	62,2	5,5	8,7	0,5	0,5	2,4	8,3	2,2	
Пища переваренная	2,3	50,5	41,4	12,8	0	0	0	0	0	0	1,6	3,9	19,6	30,2	0,8	0,8	0,6	
Зоопланктон	87,2	49,0	47,5	65,0	58,5	23,2	1,7	0	0	0	92,3	79,0	79,2	67,1	90,8	90,1	90,1	
Нектон	10,5	0,5	11,1	22,2	41,5	76,8	98,3	100,0	100,0	100,0	6,1	17,1	1,2	2,7	8,4	9,3		
Кол-во проб	91	51	20	74	2	35	14	3	3	3	50	16	33	38	31	7		
Кол-во желудков	602	220	59	414	2	153	18	3	3	3	540	72	136	94	135	14		
ИНЖ, ‰	82	89	23	41	90	94	154	78	78	78	143	119	69	41	71	34		

Таблица 5

Вертикальное распределение горбуши в приалеутских водах Северной Пацифики (6–9.03.2009 г.) и СЗТО (2–8.04.2009 г.)

Table 5

Vertical distribution of pink salmon southward from Aleutian Islands (6–9.03.2009) and in the North-West Pacific (2–8.04.2009)

Горизонт (слой) траления, м	Приалеутские воды		СЗТО	
	Улов, шт./час. трал.		Улов, шт./час. трал.	
	Максимальный	Средний	Максимальный	Средний
0 (0–30)	37	10,8	171	44,0
30 (30–60)	54	17,4	47	23,7
60 (60–90)	Н.д	Н.д	105	35,0
90 (90–120)	Н.д	Н.д	31	16,0
120 (120–150)	Н.д	Н.д	1	1,0

мовой базы. Выше рассмотрены ситуации и примеры, свидетельствующие о легкости переключения всех видов лососей с объекта на объект. Одновременно было показано, что все виды планктоноядных лососей основными трофическими связями замыкаются не на самые массовые группы макропланктона — копепод и щетинкочелюстных, — хотя и не пренебрегают ими в некоторых ситуациях. Сам факт основной трофической ориентации на таксономические группы, в сумме обычно не превышающие трети биомасс планктона, свидетельствует о хорошо выраженной избирательности в питании.

Избирательность в питании лососей вообще давно известна, однако отмечалась всегда без конкретных количественных обоснований. Сейчас на этом вопросе есть возможность остановиться подробнее с использованием данных моделирования кормовой базы лососей.

Наиболее полная количественная оценка кормовой базы тихоокеанских лососей, включающая информацию по планктону и микронектону, была выполнена в российских водах Берингова моря в 2002–2006 гг. (Заволокин, 2008а–в). На рис. 15 представлены средние индексы избирания лососями основных видов и групп кормовых объектов в 2002–2006 гг. Предпочитаемой пищей посткатадромной молодежи горбуши, кеты и нерки (длина тела 10–30 см) являются гиперииды (преимущественно *Themisto pacifica*), декаподы, птеропода *Limacina helicina* и эвфаузиида *Thysanoessa longipes*. Молодь кижуча и чавычи предпочитает питаться мелкоразмерным нектоном — личинками рыб, молодью минтая и молодью кальмаров.

По мере роста пищевые предпочтения лососей принципиально не меняются. Горбуша, кета и нерка избирательно потребляют гипериид, декапод, эвфаузиид и птеропод. Также в состав предпочитаемой пищи входят некоторые нектонные виды — молодь минтая, миктофиды, личинки рыб, — играющие незначительную роль в питании молодежи горбуши, кеты и нерки. Излюбленной пищей кижуча и чавычи остается мелкоразмерный нектон, при этом чавыча в большей степени предпочитает кальмаров, в то время как кижуч питается преимущественно рыбой.

Необходимо отметить, что описанные выше пищевые предпочтения лососей являются довольно стабильными в межгодовом аспекте. На это указывает сравнительно невысокая вариабельность индексов избирания (стандартные ошибки), в особенности в отношении гипериид, эвфаузиид и птеропод. Следует подчеркнуть, что доля этих групп макропланктона в общей биомассе кормовой базы лососей в рассматриваемый период в Беринговом море была относительно невелика и обычно не превышала 20 %. Поэтому выборочное и устойчивое в межгодовом плане потребление этих групп планктона горбушей, кетой и неркой —

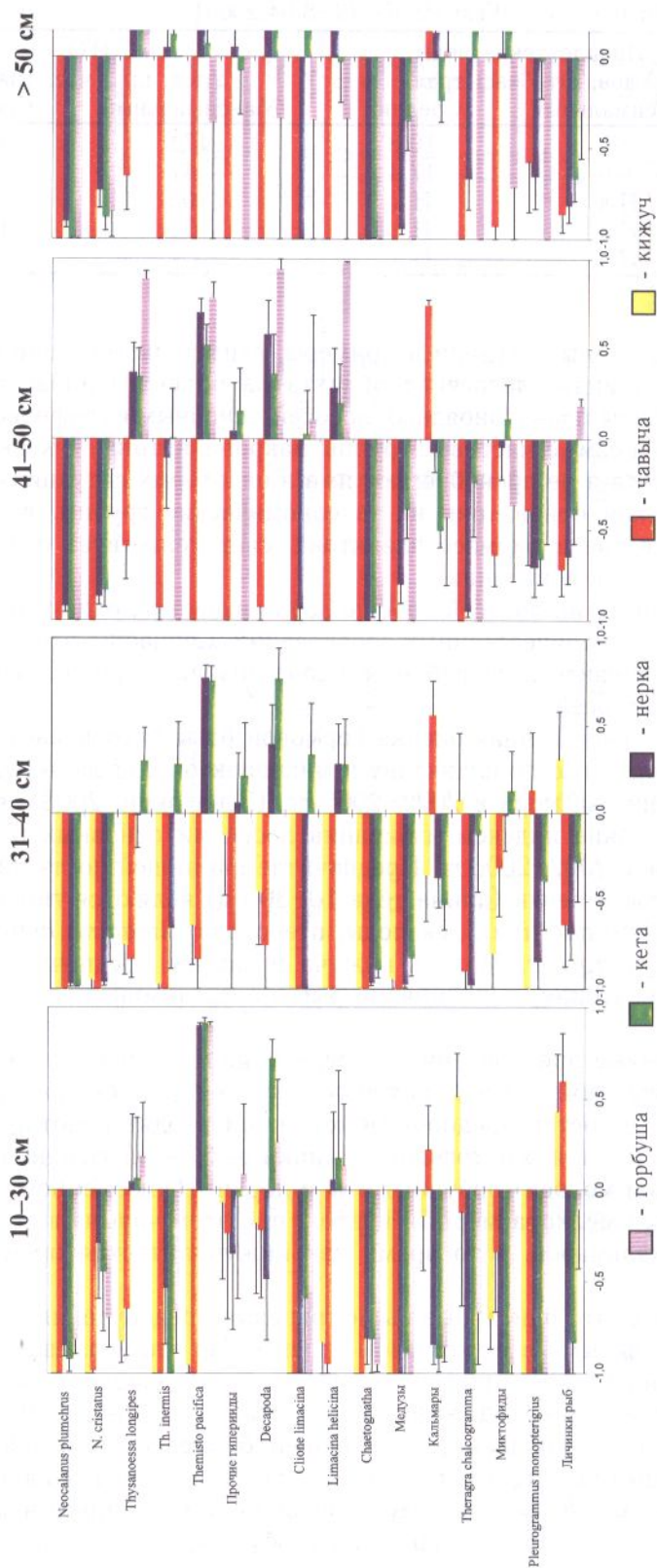


Рис. 15. Избирательность питания разновозрастных тихоокеанских лососей в глубоководных районах западной части Берингова моря в летне-осенние периоды 2002–2006 гг. Линиями указаны стандартные ошибки; о предпочтительности кормовых объектов свидетельствуют положительные значения индекса избирательности

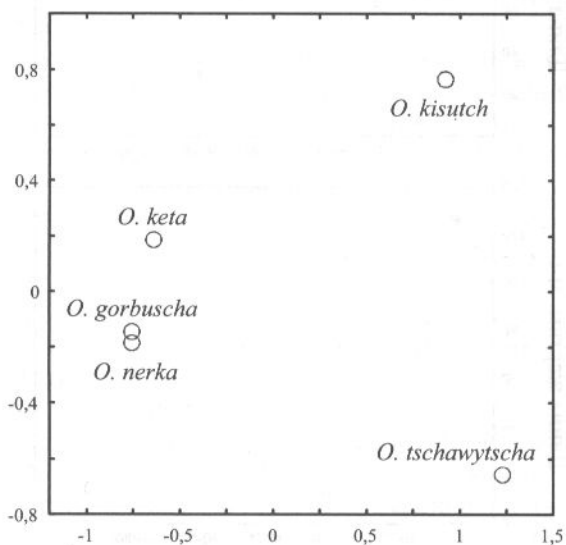
Fig. 15. Feeding selectivity of pacific salmon in the deep-water regions of the western Bering Sea in the summer and fall of 2002–2006. Lines show standard errors. Positive values of selectivity index indicate preferred prey

самыми массовыми видами тихоокеанских лососей — свидетельствует о достаточно высоком уровне их кормовой базы.

Сходство пищевых предпочтений горбуши, кеты и нерки отчетливо видно на рис. 16, где представлено взаиморасположение различных видов лососей на плоскости многомерного шкалирования. Указанные виды лососей формируют отдельную группу, отстоящую от кижуча и чавычи. Характерно, что индексы избирания горбуши и нерки практически совпадают, в то время как кета за счет избирательного потребления желетелого зоопланктона несколько отличается от них по своим пищевым предпочтениям.

Рис. 16. Взаиморасположение различных видов лососей на плоскости многомерного шкалирования по средней величине индексов избирательности (2002–2006 гг.)

Fig. 16. Scattering of pacific salmon species on the multidimensional scaling plane by selectivity indices averaged for 2002–2006



При анализе размерной избирательности питания лососей видно, что по мере роста рыб происходит увеличение средних размеров потребляемой ими пищи (рис. 17). Важно отметить, что помимо средних значений увеличивается и размерный диапазон кормовых объектов. Если молодь горбуши, кеты и нерки питается преимущественно мелкими организмами длиной тела около 3–15 мм, то более крупные рыбы помимо мелких объектов включают в свой рацион и более крупную пищу (до 80–100 мм). Увеличение диапазона потребляемых кормовых объектов по мере роста лососей значительно расширяет их кормовую базу и создает большой объем “резервной” пищи, которая может быть задействована при снижении обилия излюбленного корма.

Таким образом, еще раз подчеркнем, что выраженная и устойчивая в межгодовом плане избирательность питания лососей свидетельствует о высоком уровне их пищевой обеспеченности.

Выводы

По трофической ориентации тихоокеанские лососи подразделяются на две группы — в основном планктонофаги (горбуша, кета, нерка) и в основном хищники (кижуч, сима, чавыча). Однако в питании планктонофагов важное значение имеет также мелкий нектон (кальмары, молодь и мелкие виды рыб), а у хищных видов — макропланктон. Эти особенности в питании вполне выражены уже у посткатадромной молоди во время освоения ею открытой пелагиали.

Все виды тихоокеанских лососей в основном питаются в светлое время суток (когда концентрации макропланктона и мелкого нектона в верхней эпипелагиали имеют пониженные значения), а также в период вечерних сумерек (когда происходит подъем в верхние слои моря макропланктона и мелкого нектона). Однако при необходимости они могут питаться и в ночное время и заныривать до нижних слоев эпипелагиали и даже верхней мезопелагиали (чавыча, кета).

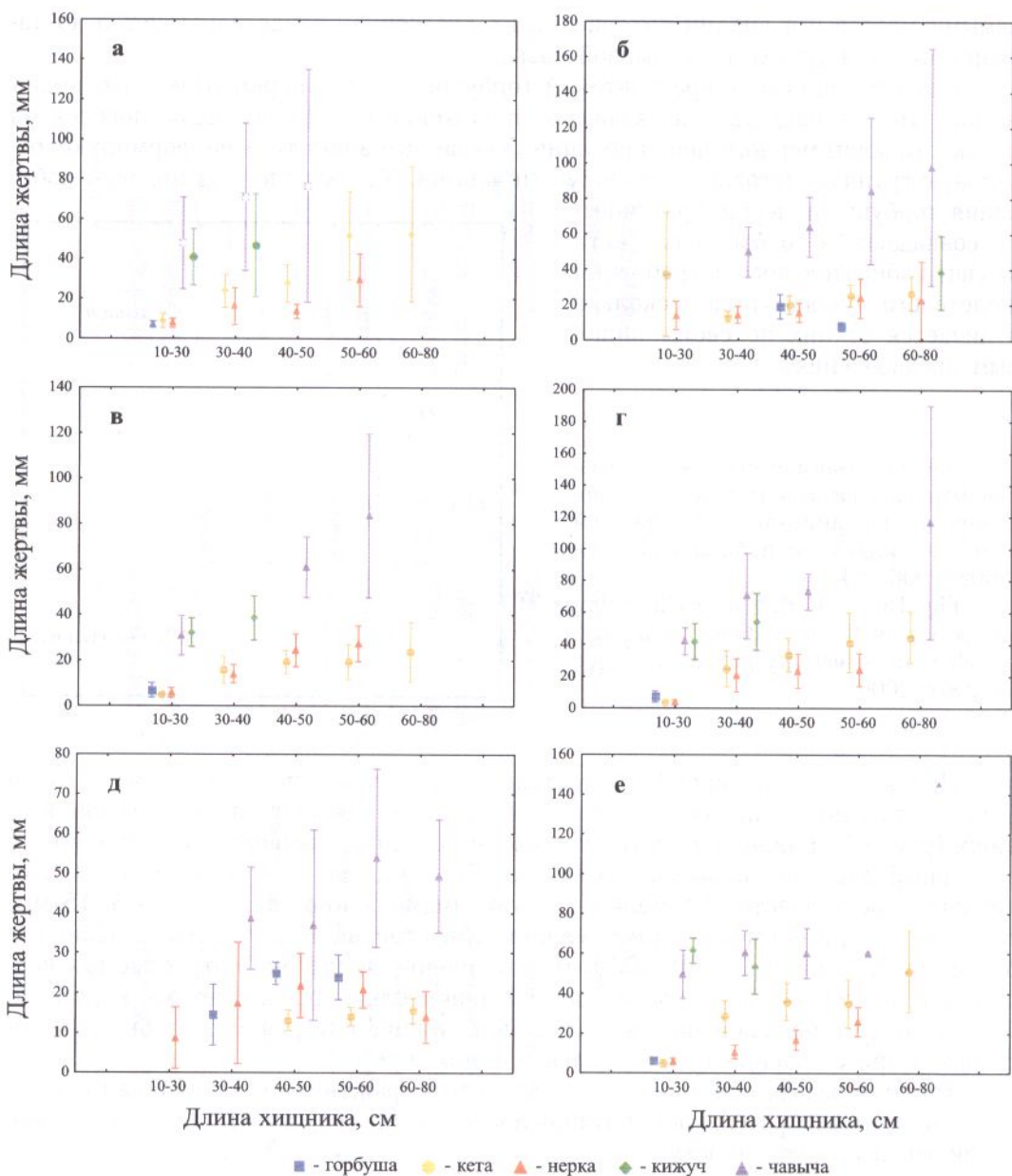


Рис. 17. Изменение размеров пищевых объектов для различных видов лососей по мере их роста осенью 2002 (а), летом (б) и осенью (в) 2003, осенью 2004 (г), 2005 (д) и 2006 (е) гг. Символ — среднее значение, линия — 95 %-ный доверительный интервал

Fig. 17. Size (mm) of prey for certain species of pacific salmon in the fall of 2002 (а), summer of 2003 (б), fall of 2003 (в), fall of 2004 (г), fall of 2005 (д), and fall of 2006 (е). Symbols show the average values, lines — 95 % confidence interval

В группе планктоноядных лососей близкие по составу спектры имеют горбуша и нерка: амфиподы, эвфаузииды, птероподы, мелкий нектон — 60–90 %. У обоих видов локально может увеличиваться в питании доля нектона, а в число основных компонентов могут попадать копеподы, декаподы и даже сагитты. Амфиподы, эвфаузииды и птероподы обычно слагают основу и рациона кеты. Но у этого вида в число основных компонентов входят и желетелье — аппендикулярии (ойкоплевры), гребневики, медузы и сальпы. В некоторых случаях они вообще могут слагать основу рациона кеты, несмотря на наличие в горизонтах ее обитания других видов кормовых объектов. Таким образом, относительно же-

летельных у кеты временами наблюдается избирательность питания (а не вынужденность, по некоторым представлениям (см. напр., Кловач, 2003)).

В редких случаях, когда наблюдается большой дефицит макропланктона (например, в восточной части Берингова моря в начале 2000-х гг.), все виды и размерно-возрастные группы лососей могут легко переходить на питание мелким нектоном.

Несмотря на значительную пищевую пластичность тихоокеанских лососей (в их рационах отмечаются многие десятки видов зоопланктона и мелкого нектона) все они отличаются хорошо выраженной избирательностью в питании. В частности, об этом говорит и то, что их основные трофические связи обычно замыкаются не на самые массовые группы зоопланктона — копепод и щетинко-челюстных (хотя лососи и не пренебрегают ими в некоторых случаях). Доля предпочитаемых в питании планктоноядных лососей амфипод (гипериид), эвфаузиид и птеропод в общей биомассе кормовой базы лососей обычно не превышает третьей части (в Беринговом море — 20 %). Поэтому выборочное и устойчивое в межгодовом плане потребление этих групп планктона самыми массовыми лососями (горбуша, кета, нерка) дополнительно говорит о высоком уровне их кормовой базы. Устойчивой избирательности в питании лососей способствует их некое обитание в морской период жизни (в косяках индивидуальная свобода отдельных особей, по понятным причинам, ограничена).

Не отмечено значительных различий в интенсивности питания (ИНЖ, ‰) и величинах суточных пищевых рационов у всех видов тихоокеанских лососей в 1980–2000-е гг., хотя в разные годы этого периода изменялась численность каждого вида, их нектонного окружения, а также объем различных компонентов кормовой базы. Получены новые данные о питании лососей в местах их зимнего обитания в открытых водах Северной Пацифики. Установлено, что в условиях сезонного понижения концентраций макропланктона в верхней эпипелагиали лосося (особенно горбуша и кета) рассредоточиваются в верхнем 100-метровом слое пелагиали, при этом сохраняется избирательность питания, а его интенсивность (23–154 ‰) не очень сильно уступает уровню, характерному для основного периода нагула летом и осенью.

Список литературы

Андриевская Л.Д. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — 28 с.

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

Волков А.Ф. Зоопланктон дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании нектона : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1996. — 70 с.

Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Мерзляков А.Ю. Планктон, состояние кормовой базы и питание массовых рыб эпи- и мезопелагиали Охотского моря в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 133. — С. 169–235.

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

Заволокин А.В. Размерная избирательность питания тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря // Бюл. № 3 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008а. — С. 86–89.

Заволокин А.В. Размерная селективность питания тихоокеанских лососей в связи с морфологическими особенностями их жаберного аппарата // Бюл. № 3 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008б. — С. 83–85.

- Заволокин А.В.** Избирательность питания и обеспеченность пищей тихоокеанских лососей в российских водах Берингова моря : автореф. дис. канд. биол. наук. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008в. — 24 с.
- Кловач Н.В.** Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты : монография. — М. : ВНИРО, 2003. — 164 с.
- Коваль М.В.** Кормовая база и особенности питания тихоокеанских лососей в Охотском и Беринговом морях и в прикурильских водах северной части Тихого океана : автореф. дис. канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 24 с.
- Коваль М.В.** Особенности нагула и преднерестовых миграций тихоокеанских лососей в прикамчатских водах летом 2009 г. // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2009. — С. 150–158.
- Коваль М.В., Морозова А.В.** Питание тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в период преданадромных миграций и летнего нагула в водах, прилегающих к Камчатке // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. — 2008. — Вып. 10. — С. 72–89.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : монография. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2005. — 236 с.
- Найденко С.В., Кузнецова Н.А.** Трофические связи тихоокеанских лососей в эпипелагиали южных Курильских островов // Изв. ТИПРО. — 2002. — Т. 130. — С. 570–594.
- Чучукало В.И.** К методике определения пищевых рационов рыб // Изв. ТИПРО. — 1996. — Т. 119. — С. 289–305.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : монография. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2006. — 482 с.
- Чучукало В.И., Волков А.Ф.** Руководство по изучению питания рыб. — Владивосток : ТИПРО, 1986. — 32 с.
- 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 nekтона — кормовой базы тихоокеанских лососей // Изв. ТИПРО. — 2010а. — Т. 160. — С. 185–208.
- 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. ТИПРО. — 2010б. — Т. 160. — С. 149–184.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. и др.** Глава 2. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в экономической зоне дальневосточных морей России // Динамика экосистем и современные проблемы сохранения биоресурсного потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2008. — Т. 1. — 482 с.
- Kaeriyama M.** Evaluation of Carrying Capacity of Pacific Salmon in the North Pacific Ocean for Ecosystem — Based Sustainable Conservation Management // NPAFC Techn. Rep. — 2003. — № 5. — P. 1–4.
- Manzer J.I., Ishida T., Peterson A.E., Hanavan M.G.** Salmon of the North Pacific Ocean. Part 5: Offshore distribution of salmon : Bull. INPFC. — 1965. — № 15. — 452 p.
- Naydenko S.V.** The Role of Pacific Salmon in Trophic Structure of the Upper Epipelagic Layer in the Western Bering Sea during Summer-Autumn 2002–2006 // NPAFC Bull. — 2009. — № 5. — P. 231–241.
- Pacific Salmon Life Histories** / eds C. Groot & L. Margolis. — Vancouver, Canada, 1991. — 564 p.
- Takagi K., Aro K.V., Hartt A.C., Dell M.B.** Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in offshore waters of the North Pacific ocean // INPFC Bull. — 1981. — № 40. — 195 p.
- Volkov A.F., Kosenok N.S.** Similarity of Diurnal Rhythms of Pacific Salmon Feeding in the Western Bering Sea // Bull. NPAFC. — 2007. — № 4. — P. 327–333.

Поступила в редакцию 2.02.10 г