

Губокоуващелому Борису
Николаевичу. Автор.

ТИХООКЕАНСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫЙ ЦЕНТР
(ТИНРО-центр)

На правах рукописи

Волков Анатолий Федорович

**ЗООПЛАНКТОН ЭПИПЕЛАГИАЛИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
МОРЕЙ: СОСТАВ СООБЩЕСТВ, МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА,
ЗНАЧЕНИЕ В ПИТАНИИ НЕКТОНА**

03.00.16 — экология

Диссертация в виде научного доклада
на соискание ученой степени доктора биологических наук

Владивосток — 1996

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Н.М.Воронина

доктор биологических наук профессор Н.П.Новиков

доктор биологических наук Ю.Я.Латыпов

Ведущая организация: Институт океанологии РАН (Москва)

Защита состоится "28" января 1997 г. на заседании диссертационного совета Д 064.58.01 при Дальневосточном Государственном Университете по адресу: 690000, г.Владивосток, Мордовцева, 12.

С диссертацией в виде научного доклада можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВГУ

Диссертация в виде научного доклада разослана

"14" декабря 1996 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,

кандидат биологических наук

Г.Ю. Димитриева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В настоящее время основными рыбопромысловыми районами в России являются дальневосточные моря: Охотское, Берингово и Японское, а также прикурильская и прикамчатская зоны Тихого океана. Проведение регулярных комплексных исследований эпипелагиали в экспедициях ТИНРО в 80–90–е годы позволило выйти на новый уровень понимания особенностей функционирования отдельных элементов экосистем дальневосточных морей.

По разнообразию и обилию промысловых объектов Охотскому и Беринговому морям несомненно принадлежит приоритет среди прочих морских регионов России (Шунтов, 1987, Моисеев, 1989 и др.). Причем преобладают виды нектона, пищей которым на протяжении всей жизни или большей ее части служит зоопланктон. Соответственно, на планктонные сообщества приходится большой трофический пресс с их стороны.

При исследовании особенностей распределения промысловых объектов (рыб и кальмаров) и формирования урожайности их поколений, исключительное значение имеет изучение питания и кормовой базы нектона. Образование и устойчивость скоплений рыб, их физиологические кондиции, а также напряженность пищевой конкуренции в немалой степени обеспечиваются состоянием кормовой базы, основу которой для нектонных обитателей эпипелагиали составляет зоопланктон.

Без данных по зоопланктону невозможно рассчитывать био- и рыбопродуктивность, нельзя определить экологическую емкость морей. Все это предопределяет важность выявления особенностей структуры и динамики планктонных сообществ и их взаимосвязи с сообществами нектона в пределах определенных регионов и биоценозов, поэтому исследование планктонных сообществ с целью получения ряда показателей для количественной оценки их состояния и изменчивости оказывается необходимым, как в экосистемном, так и прикладном аспектах.

Цели и задачи исследования. Цель исследования заключалась в определении ряда количественных и качественных элементов экосистем Охотского и западной части Берингова морей и граничащих с ними районов Тихого океана, а более конкретно – планктонных сообществ эпипелагиали и роли в трофических сетях нектона той их части, которая характеризует состояние кормовой базы. Для достижения этой цели потребовалось

решение серии задач, касающихся различных сторон биологии и экологии как планктона, так и нектона, а также разработки специальных приемов для адекватной оценки полученных результатов:

1. Разработка экспресс-методов обработки проб планктона и проб по питанию нектона для оперативного получения информации и адапгирования ее к исследованиям прикладного характера.

2. Определение качественной, количественной и региональной особенностей некоторых структурных показателей планктонных сообществ, их сезонной и многолетней динамики.

3. Оценка ресурсов главных составляющих и определение критериев состояния кормовой базы нектона, обеспеченности его пищей и его воздействия на структуру планктонных сообществ.

4. Изучение питания массовых промысловых видов нектона (видовые, возрастные, сезонные и региональные особенности, суточная ритмика питания) — лососей рода *Oncorhynchus* и минтая, имеющих большое значение в экономике отечественного и мирового промысла.

Научная новизна работы. В результате комплексных экосистемных исследований эпипелагиали Охотского и Берингова морей впервые были получены сезонные количественные характеристики для доминирующих групп и видов планктонных сообществ. Набор качественных и количественных показателей дает возможность выделения в пределах трех основных сообществ (прибрежного, надшельфового и открытых вод) группы районов, условно соответствующим сообществам второго порядка.

В планктонных сообществах, вопреки сложившемуся мнению, первые по биомассе места на участках с глубиной более 50 м занимает не мезо-, а макропланктон. В летне-осенний период в Охотском море это преимущественно эвфаузииды, щетинкочелюстные и крупные копеподы, а в Беринговом — щетинкочелюстные и крупные копеподы; в зимний период в Охотском море — эвфаузииды и щетинкочелюстные, а в Беринговом — щетинкочелюстные, копеподы и эвфаузииды.

Показано, что наиболее заметно сезонные колебания отражаются на биомассе зоопланктона мелкой и средней фракций: в зимний период она понижается на порядок и более по сравнению с летом и осенью. Биомасса зоопланктона крупной фракции в течение всего года остается стабильно высокой как вследствие соматического роста зоопланктеров, так и

уменьшения пресса со стороны нектона, многие представители которого снижают интенсивность питания (минтай) или же покидают моря и мигрируют в океан (лососи).

Изучено питание минтая, впервые установлена его суточная ритмика питания и ее зависимость от состояния кормовой базы. В глубоководных районах Берингова моря, там, где в зимне-весенний период основу кормовой базы минтая составляет *Neocalanus cristatus*, круглосуточно обитавший в эпипелагиали, минтай питается преимущественно в светлое время суток. В Охотском море, где основу кормовой базы составляют эвфаузииды (*Thysanoessa longipes*, *Th. rashii*, *Euphausia pacifica*), которые появляются в эпипелагиали только ночью, минтай питается в темное время суток.

Установлена четкая обратная зависимость между запасами депозитного жира в печени минтая и интенсивностью его питания. Исследованы избирательность в питании и изменение состава пищи по мере увеличения размеров минтая.

Изучено питание дальневосточных лососей всех возрастных групп, обитающих за пределами прибрежья. Впервые определена суточная ритмика питания, установлено, что наиболее интенсивно лососи питаются в светлое время суток, поэтому их кормовую базу следует оценивать по состоянию определенного набора кормовых объектов в верхней эпипелагиали в светлое время суток. Также четко установлены региональные и видовые особенности питания трех массовых видов лососей: горбуши, кеты и нерки.

Показано, что несмотря на сравнительно с другими видами нектона небольшую численность, выедание лососями некоторых групп зоопланктона (крылоногих моллюсков и гиперид) может оказывать существенное значение на их численность.

Впервые получены соотношения между запасами планктона в море и объемами его выедания массовыми видами нектона в эпипелагиали для различных районов Охотского и Берингова морей, что позволило судить о напряженности трофических связей.

Практическое значение работы. Разработанные методики обработки гидробиологических материалов по планктону и питанию нектона позволяют оперативно использовать полученную информацию во время

данные
Телюко
Внеплан

экспедиционных исследований. Методические рекомендации по обработке и интерпретации получаемых данных (по зоопланктону и питанию нектона) использованы более чем в 30 комплексных экспедициях ТИНРО.

Проведенные исследования позволили получить информацию о современном состоянии планктонных сообществ Охотского и Берингова морей, сезонной и многолетней динамике, что дает возможность оценки изменчивости состояния кормовой базы рыб эпипелагиали. Изучена трофология массовых видов нектона — северо-тихоокеанских эндемиков — минтая и тихоокеанских лососей. Определена видовая и региональная стратегия их питания, установлены суточные ритмы в питании. Установлена четкая обратная зависимость между содержанием жира, депонированного в печени минтая, и интенсивностью питания. Эти результаты, помимо прикладного, имеют также и теоретическое значение в познании биологии и экологии данных видов нектона.

Практическую ценность представляет получение региональных сезонных характеристик, включающих набор доминирующих видов, их биомассу, значимость, изменчивость различных фракций. Количественные характеристики, получаемые для стандартных районов или их групп, позволяют конкретно оценивать происходящие в планктоне изменения, одновременно они служат сравнительными критериями.

Результаты исследований используются в лаборатории прикладной биопекологии ТИНРО и лаборатории ихтиологии ИБМ РАН при изучении экологии рыб и кальмаров, а также расчетах продукции трофических звеньев экосистем и отдаленных видов нектона Охотского и Берингова морей и при изучении структуры нектонных сообществ.

На защиту выносятся:

1. Методика: а) фракционный анализ проб планктона, б) дифференцированные поправки на уловистость планктонной сети БСА, которые учитывают принадлежность планктона к определенной группе и его размерный состав, в) проведение значений биомассы планктона к единому времени суток — поглотому, г) методика групповой обработки проб по питанию нектона.

2. Состав и некоторые особенности структуры планктонных сообществ: а) качественный и количественный состав доминирующих групп

зоопланктона, его сезонная динамика и региональные различия, б) ретроспективная и перспективная оценки межгодовой изменчивости.

3. Планктон — основа кормовой базы промысловых видов нектона: а) возрастные и региональные особенности питания нектона на примере минтая и лососей, б) зависимость суточной ритмики питания от состава кормовой базы, в) общий тип суточной ритмики питания у молюди и взрослых лососей, г) связь интенсивности питания минтая с количеством депонированного в печени жира, д) дифференцированная оценка кормовой базы нектона в связи с его экологической спецификой.

4. Ресурсы планктона и обеспеченность нектона пищей.

Апробация работы. Основные положения и материалы по структуре планктонных сообществ, их сезонной и межгодовой динамике, а также по питанию массовых видов нектона эпипелагиали были представлены: на Всесоюзном совещании по исследованию и рациональному использованию биоресурсов Дальневосточных и северных морей СССР (Владивосток, 1985), на Всесоюзной конференции по питанию морских рыб (Мурманск, 1988), на 3 Всесоюзной конференции по морской биологии (Севастополь, 1988), на Ученом Совете ВНИРО (Москва, 1993), на объединенном коллоквиуме планктонных лабораторий Института океанологии РАН (Москва, 1993), на конференции, посвященной 15-летию экосистемных исследований биоресурсов Дальневосточных морей (май 1995, ТИНРО), на чтениях памяти А.И.Чигиринского (март 1996, ТИНРО—центр), на Международном совещании по программе PICES по Охотскому морю (Владивосток, 1995), на 4-ом ежегодном симпозиуме PICES (Циндао, Китай, 1995).

Структура и объем работы. Диссертационная работа представлена в форме научного Доклада, состоит из общей характеристики работы, основного содержания, включающего 5 разделов, основных результатов с 15 таблицами и 17 рисунками и списка основных публикаций автора из 42 наименований (8 опубликованы за рубежом), включая две коллективных монографии и три методические пособия. Исследованиями охвачен период с 1983 по 1995 гг., работы проведены в экономической зоне России в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого океана.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ

1. Методы исследования планктона и питания массовых видов нектона

За последние 12 лет в российской экономической зоне Охотского и Берингова морей с сопредельными районами Тихого океана проведено более 30 комплексных морских экспедиций ТИНРО с экосистемной направленностью. Именно эти моря имеют для России основное рыбопромысловое значение и наиболее высокую био- и рыбопродуктивность (Шунтов, 1990; Шунтов и др., 1993), при этом они находятся в одной климато-океанологической зоне (субарктическая водная масса в различных модификациях). То же относится и к биогеографической зональности: по К.В.Беклемишеву (1969) они располагаются в северной зоне тихоокеанской подобласти Аркто-бореальной области, по К.А.Бродскому с соавт. (1983) — в Северо-тихоокеанской умеренной области, по К.Н.Несису (1985) — в Алеутско-Камчатской провинции (зоогеография шельфа) или высокобореальной широтной зоне (зоогеография пелагиали).

Исследования эпипелагиали Охотского и Берингова морей как отечественными (Бродский и др., 1983; Виноградов, 1954, 1956; Гейнрих, 1956, 1957, 1959; Кун, 1975; и др.), так и зарубежными учеными (Motoda, Minoda, 1974 и др.) дали определенные основания для проведения границ главных планктонных сообществ и выделения доминирующих в них видов. Однако, все эти исследования были проведены в эпоху донного рыболовства, когда основная масса нектона, питающегося преимущественно зоопланктоном, нередко оставалась недоступной для промышленного облова из-за состояния технической базы рыбной промышленности. Когда же в начале 80-х годов появилась возможность акустического контроля за скоплениями рыб и их прицельного облова, выяснилось, что существовавшие на тот период методы оценки запасов рыб и состояния их кормовой базы были далеки от реальных и нуждались в модернизации или корректировке.

При осуществлении широкой программы ТИНРО по комплексному исследованию дальневосточной экономической зоны оказалось, что большинство традиционных методик сбора и обработки планктона и материалов по питанию массовых объектов эпипелагиали не соответствуют задачам быстрого предоставления информации для оперативного использования, в том числе для прикладных целей. Данное обстоятельство

потребовало модификации методов сбора, обработки и способов представления получаемых результатов.

Методы обработки планктона, которые с небольшими модификациями применялись в нашей стране повсеместно, были предложены в свое время В.Г.Богоровым (1947) и К.А.Бродским (1950). Они предусматривали максимально полный анализ проб, в результате которого карточки обработки содержали все сведения об обловленном планктоне (видовой, возрастной и размерный составы); их можно было использовать и в самом отдаленном будущем при решении максимального круга проблем. В идеале эта методика могла бы остаться "вечной", если бы не большой разрыв между сбором материала и окончанием его обработки.

При исследовании фауны и общих закономерностей распределения планктона сроки обработки собранных материалов не имеют существенного значения, поэтому обработка сборов одной экспедиции могла тянуться годы, а иногда и десятилетия. Когда же приходится решать задачи прикладного характера, изложенные во вводной части, на первое место выходят не тщательность таксономической обработки проб с нелимитированными затратами сил и времени, а скорость (оперативность) и способность получения максимума количественной информации для рыбохозяйственных целей по массовым видам при наличии ограниченных средств.

Исходя из этих требований нами и были разработаны экспрессметоды сбора и обработки планктонных проб и питания нектонных видов, которые в ТИНРО приняты в настоящее время как стандартные, но продолжают развиваться и совершенствоваться.

Ниже кратко излагается их основная суть.

1. Разделение сетных проб зоопланктона на три размерных фракции (мелкую, среднюю и крупную), основано на их процеживании сквозь набор сит с разной ячейей с последующем определением биомассы каждой фракции в волюменометрах и подсчетом численности одним из стандартных методов, после чего можно рассчитывать частные биомассы видов по стандартным сырым весам или номограммам Л.Л.Численко (1968). При наличии цветения фитопланктона следующий этап обработки состоит в разделении мелкой фракции планктонной пробы на фито- и зоопланктон. Этот прием основан на том, что многие виды фитопланктона, облавливаемого планктонными сетями (в дальневосточных морях это в основном

диатомовые) оседают значительно медленнее зоопланктона (Волков, 1982). Процедура подробно изложена в "Рекомендациях по экспресс-обработке сетного планктона в море" (Волков, Владивосток, 1984, 1988).

Статистический смысл фракционной обработки планктона заключается в следующем: в крупной фракции массовые виды исчисляются единицами-десятками экземпляров, в средней - десятками-сотнями (реже тысячами), в мелкой - тысячами-сотнями тысяч. Поэтому для удовлетворительного подсчета суммарной численности в каждой фракции нужно различное число порций (в нашем случае штемпель-пинеток) различных объемов и разведения проб до разных объемов в каждом случае. Попытки определения численности видов в общей пробе с применением порционно-камерного метода заранее обречены на большие ошибки или на лишние затраты труда (Каредин, 1982).

Практический смысл фракционной обработки состоит в том, что каждая фракция представляет собой кормовую базу нектона не вообще, а определенных видов или размерно-возрастных групп.

2. Коэффициенты уловистости для различных систематических и размерных групп зоопланктона.

Необходимость их применения признается многими планктонологами, однако, на практике они применяются далеко не всегда (строго говоря, чаще всего в расчетах применяется уловистость равная 100% для всех видов и групп), вследствие чего в подавляющем большинстве случаев приходится сталкиваться с данными, отражающими количественные показатели не в море, а в пробе, собранной применявшимся орудием. Нужно заметить, что обычно уловистость различных планктонных сетей определяется посредством сравнения либо с другими сетями, либо с батометрами различного объема (от 1 до 200 л), которые удовлетворительно облавливают мезо- и плохо - макропланктон. Поэтому в определенной степени оценка уловистости по отношению к крупным и подвижным зоопланктерам (гиперииды, эвфаузииды, щетинкочелюстные) неизбежно сводится к экспертной.

При проведении траловых учетных ихтиологических работ также применяются коэффициенты уловистости, которые также в значительной степени являются экспертными.

Необходимость применения коэффициентов уловистости становится очевидной при проведении исследований, связанных, в частности, с попытками количественной оценки трофических взаимоотношений нектон - планктон.

Все планктонные сети обладают определенной селективностью, поэтому для более полного учета разных видов и групп создано множество сетей, тралов и прочих приспособлений (Киселев, 1969). Но наиболее желательным является стандартизация исследований с применением ограниченного набора орудий лова. Для таких морей, как Охотское и Берингово вместе с сопредельными водами Тихого океана, которые характеризуются исключительным обилием зоопланктона, наиболее приемлемыми, в частности, оказались планктонные сети типа БСД (большая сеть Джеди с площадью входного отверстия 0.1 кв.м). Мы отдаем себе отчет в том, что более желательным было бы применение крупногабаритных сетей типа ДЖОМ или даже БР, но сравнительно небольшие размеры кораблей с которых проводятся основные исследования в экспедициях ТИНРО и их оснащение (недостаточно мощные лебедки, низкие кранбалки и т.п.), а также необходимость работы практически при любой погоде, сильно ограничивают возможность их применения.

Понимая, что универсального орудия лова с абсолютной или адекватной для разных видов уловистостью создать нельзя, представляется полезным расчет коэффициентов уловистости сетей путем сравнения результатов, полученных одновременно разными сетями или тралами, как для сетей в целом, так и для отдельных видов планктона и их размерных групп. В связи с тем, что возможность избегания сетей у разных животных различна и выведение поправок даже для массовых видов пока что невозможно, мы предложили вводить поправки для основных массовых групп планктона (Волков, 1986, 1990; Шунтов и др., 1988 и др.), учитывая при этом также результаты ряда других исследований (Виноградов, Шушкина, 1983; Куликова, 1954; Clutter a. Anraku, 1968; Мусаева, Незлин, 1995 и др.).

Мелкая фракция зоопланктона, успешно облавливаемая сетью БСД из сита с ячеей 0,168 мм, состоит преимущественно из копепод длиной 0.8-1.2 мм (в исследуемых районах это в основном виды pp. *Oithona*, *Paracalanus*, *Pseudacalanus* и некоторых другие). Для них коэффициент уловистости составляет около 1.5 (Виноградов, Шушкина, 1983). Более мелкий зоопланктон улавливается значительно хуже (Мусаева, Незлин, 1995) и получаемые данные дают только

относительное представление о его обилии. Для зоопланктона средней фракции (1.2-3.3 мм), основу которого также составляют копеподы, нами принят общий осредненный коэффициент - 2.0.

Сложнее обстоит дело с крупной фракцией, основу которой составляют 4 группы зоопланктона: эвфаузииды, гиперииды, копеподы и щетинкочелюстные, т.е. макропланктонные животные, совершающие активные миграции значительного размаха в вертикальном и горизонтальном направлениях. По имеющимся данным вышеуказанных исследователей оказалось возможным установить коэффициенты для фураций эвфаузиид и щетинкочелюстных длиной до 10 мм (по: Виноградов, Шушкина, 1983; Мусаева, Незлин, 1995) - 3.0. Для более крупных размеров мы принимали (во многом экспертно) пропорционально увеличенные коэффициенты: копеподы до 5 мм - 2, крупнее 5 мм - 3; эвфаузииды (а также животные с "эвфаузиидной" формой тела, т.е. мизиды и мелкие декаподы) и щетинкочелюстные до 10 мм - 3, 10-20 мм - 5, крупнее 20 мм - 10; гиперииды до 5 мм - 1.5, 5-10 мм - 3, крупнее 10 мм - 5.

Эти поправки рекомендуются нами для применения в исследуемых нам районах и аналогичных им по условиям и составу планктона.

3. Поправка на время суток. Как известно, благодаря наличию суточных вертикальных миграций, биомасса зоопланктона в эпипелагиали и ее отдельных горизонтах в течение суток сильно изменяется. Особенно это касается крупной фракции и ее самых массовых групп - эвфаузиид и копепод. Но отбор проб в экспедициях, как правило, происходит круглосуточно - таковы специфика и возможности исследований. Поэтому оценку состояния кормовой базы различных промысловых и массовых видов нектона приходится делать с учетом особенностей их биологии и элементов биологии видов планктона, составляющих основу пищи.

Основу пищи многих промысловых видов нектона эпипелагиали составляют эвфаузииды, гиперииды и некоторые другие представители зоопланктона, которые в массе обычно появляются там в темное время суток (или имеют максимальные суточные показатели биомассы). Поэтому их кормовую базу приходится определять только по ночным обловам зоопланктона крупной фракции, либо приводить результаты дневных обловов к ночному времени. Для этого выделяются однородные районы и рассчитываются отдельно для дня и ночи осредненные биомассы мелкого, среднего и крупного зоопланктона, а затем

определяются соотношения их ночных и дневных биомасс. После чего значения биомасс, полученные на дневных станциях, умножаются на полученные коэффициенты. Для мелкого зоопланктона этот коэффициент обычно равен 1.0, среднего - 1.0-2.0, крупного - 1.0-5.0. Такие пересчеты необходимы для построения карт-схем горизонтального распределения зоопланктона и выделения высоко- и низкопродуктивных участков.

4. При анализе полученных результатов помимо обычного их картирования, применяется осреднение информации по постоянным статистическим районам, на которые была подразделена вся исследованная акватория, что было введено в практику с 1984 г. для Охотского моря и с 1986 г. для Берингова (Шунтов и др., 1986, 1988). При проведении границ районов использовались генерализованные схемы распределения особенно течений, рельефа дна и очертания береговой линии. Такой подход позволяет оперативно получать сравнимые количественные оценки состояния отдельных относительно однородных участков сообществ, их изменчивости и другие характеристики.

5. Экспресс-обработка материалов по питанию рыб и кальмаров.

Существует большое количество методических разработок по изучению питания рыб и других представителей нектона (Богоров, 1934; Шорыгин, 1946, 1952; Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях, 1974; Липская, 1985; Волков, Чучукало, 1986; и т.д.). В основе их лежит исследование содержимого пищеварительных трактов.

При обработке в экспедиционных условиях, когда в течение суток количество проб иногда измеряется десятками (а желудков - сотнями), эта методика явно непригодна. Поэтому и был предложен вариант групповой обработки желудочно-кишечных трактов. При этом мы исходили из того, что после окончания обработки "классическим" способом, полученные результаты все равно осредняются по отдельным пробам и районам и в дальнейшем используются только эти итоговые показатели.

Обычным способом в пробе из 25 желудков обрабатывается каждый из них отдельно. Затем данные по 25 карточкам осредняются, для чего составляется соответствующая таблица-матрица. При больших сборах обработка в таких случаях растягивается на длительное время. Групповым способом обработка этой же пробы из 25 желудков требует немногим больше времени, чем для одного

желудка. В результате даже одному специалисту удается в течение рейса обработать многие сотни проб, состоящие из тысяч желудков.

Эта методика в настоящее время в ТИНРО является общепринятой при исследовании питания минтая, сельди, лососей, мойвы, серебрянки, кальмаров и др. Также она принята и в Институте биологии моря ДВО РАН при исследовании питания массовых мезо- и батипелагических рыб. Ее основной смысл состоит в том, что осреднение в каждой пробе на питание происходит на начальном этапе, т.е. создаются физические, а не статистические интегральные пробы по размерным классам. Такая проба затем обрабатывается немедленно по ее получении и без фиксации, что дает возможность определить и свежесть пищи.

2. Материалы

В основу исследований положены результаты, полученные в 14 экспедициях в Берингово (начиная с 1986 г.) и 25 - в Охотское (начиная с 1984 г.) моря.

Планктон эпипелагиали облавливался преимущественно тотальными ловами сетью БСД в слое 0-200 м (или 0-дно, если глубина была менее 200 м), а начиная с 1992 г. на каждой станции облавливались 2 горизонта: 0-50 м (верхняя эпипелагиаль) и 0-200 м в тех экспедициях, где одним из основных объектов исследований были тихоокеанские лососи. Всего в Беринговом море было собрано и обработано около 2100, а в Охотском - около 3100 проб планктона.

По методике, изложенной в предыдущем разделе, было собрано и обработано желудков: в Беринговом море на питание минтая около 20 тыс., лососей - 9.5 тыс., в Охотском море - соответственно 22 и 18 тыс.

3. Состав планктонных сообществ эпипелагиали Охотского и Берингова морей

Качественный состав планктона эпипелагиали Охотского и Берингова морей с сопредельными водами Тихого океана изучен достаточно хорошо. Список видов зоопланктона, их экологическая и биогеографическая принадлежности в основном известны (Бродский и др., 1983; Виноградов, 1954, 1956; Гейнрих, 1956, 1957, 1959; Котляр, 1965, 1966, 1969; Кун, 1975; Лубны-Герцык, 1959).

Выше уже отмечалось, что из-за различий в методике обработки мы вынуждены ограничиться преимущественно своими материалами. Но при этом

следует учесть, что ряды, полученные за 10-12-летний период с применением наших методик, уже нельзя назвать очень короткими и вполне возможно проводить сопоставления внутри них.

Выделение планктонных сообществ достаточно крупных уровней в эпипелагиали морей умеренной и холодной зон не представляет особых трудностей: это, как правило, неритические (или прибрежные), надшельфовые и океанические (или открытых вод) сообщества. Их границы обычно определяются по ареалам видов - индикаторов и по экологическим комплексам массовых видов (Бродский, 1955, 1957; Бродский и др., 1983; Виноградов, 1956; Старобогатов, 1982; Motoda a. Minoda, 1974 и др.).

Сложнее выделять более мелкие сообщества, что обусловлено, прежде всего, недостаточной изученностью распределения и экологии массовых планктеров даже на видовом уровне, не говоря уже о популяционном. Потому при современном уровне знаний единственно возможным оказывается выделение однородных зон в пределах крупных сообществ по физико-географическим признакам, с учетом океанологических особенностей зон обитания (водные массы, течения). Такое районирование Я.И. Старобогатов (1982) называет гидрологическим или физико-географическим.

В открытых водах морей и океанов биотопами планктонных сообществ, как известно, являются крупномасштабные круговороты, в которых обитают первичные сообщества, имеющие относительно постоянный состав (Беклемишев, 1969). Продольные и поперечные размеры этих биотопов, а следовательно и сообществ, должны быть соизмеримыми, как они соизмеримы у циркуляционных вихрей.

Совершенно иная картина наблюдается в прибрежных сообществах: они чаще всего вытянуты вдоль берегов и их длина многократно превышает ширину, а поэтому состав массовых и доминирующих видов сильно изменяется в пределах биотопа, который менее однороден, чем в глубоководных районах. Между этими крайними типами формируются экотонные сообщества, к которым относятся и надшельфовые. Понятно, что прибрежные и надшельфовые сообщества должны подразделяться на большее число сообществ второго ранга, чем океанические.

С учетом этих положений при выделении сообществ зоопланктона в эпипелагиали исследуемых морей основное внимание было направлено на получение количественных характеристик, т.е. таких цифровых показателей

которые позволяли бы оценивать и сравнивать состояние сообществ и их динамику в региональном, сезонном и межгодовом аспектах.

Необходимо также заметить, что наши исследования ограничивались 50-метровой изобатой. поэтому приводимые ниже данные по прибрежным сообществам касаются только его наиболее мористой зоны, а основная их часть, состоящая преимущественно из планктона неритического комплекса, осталась за пределами нашего внимания.

Границы довольно узкого прибрежного сообщества обычно выражены достаточно четко и, как правило, располагаются в пределах 20-мильной прибрежной зоны. Это обусловлено известной самостоятельностью прибрежных водных масс, которая поддерживается серией мелких круговоротов, образующихся вследствие взаимодействия крупномасштабных циркуляций с мелководной зоной и резким повышением дна. Пространственная стационарность и достаточно четкая выраженность границ прибрежного и надшельфового планктонных сообществ поддерживается особенностями как горизонтальной, так и вертикальной циркуляций вод (рис. 1.).

В силу специфики прикладных исследований и недоступности для изучения ряда районов морей в зимний период из-за ледовой обстановки (это касается прежде всего прибрежной и надшельфовой зон), большая часть съемок была выполнена в летний и осенний сезоны, поэтому основные результаты по структуре и многолетней динамике относятся к этим периодам.

В Беринговом море границы между прибрежным и надшельфовым сообществами в летний период проведены (Волков, 1990) по границам ареалов или же с учетом резкого снижения численности неритических видов (*Evadne nordmanni*, *Podon leuckarti*, *Centropages abdominalis*, *Acartia longiremis*, *A. tumida*, *Eurytemora herdmanni*) и меропланктона (личинки донных полихет, усоногих раков, иглокожих, велигеров двустворчатых моллюсков и т.д.), а граница между надшельфовым сообществом и сообществом открытых вод - по резкому снижению численности надшельфовых видов-индикаторов (*Thysanoessa raschii*, *Th. inermis*, *Themisto libellula*, *Calanus glacialis*), т.е. использован эколого-биогеографический прием.

В Охотском море сообщества и их границы выделены по таким же признакам: прибрежное - наиболее близкие к берегу участки, на которых неритические формы зоопланктона (pp. *Podon*, *Evadne*, *Acartia*, *Centropages*,

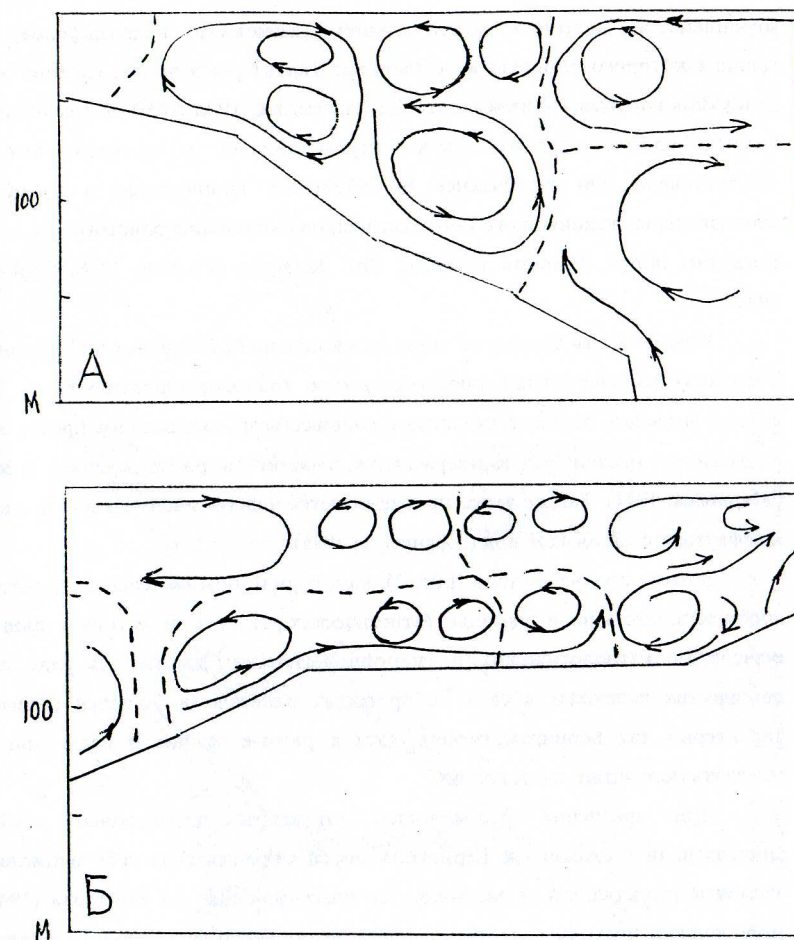


Рис. 1. Схема вертикальной циркуляции на разрезах, направленных перпендикулярно к берегу. А — зал. Олюторский, Б — Анадырский (Верхунов, 1995)

меропланктон) достигают максимальной численности; надшельфовое, южная граница которого определена по наличию характерных видов: *Calanus glacialis*, *Bradyidius pacificus*, *Themisto libellula*, *Th. gaschii*; Шелиховское (разновидность надшельфового), открытых вод (глубоководное) в котором эти виды отсутствовали или встречались в небольших количествах, а преобладали зоопланктеры океанического комплекса видов (*Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus*, *Eucalanus bungii*, *Themisto japonica*, *Th. longipes*) (Волков, 1986; Горбатенко, 1990).

Южную часть Охотского моря от оконечности Камчатки и Сахалина (зал. Терпения) населяет планктонное сообщество трансформированных вод Тихого океана, имеющее большое сходство с сообществом, населяющим прикурильские воды Тихого океана. Это подтверждается, в частности, распределением эвфаузиид (Журавлев, 1984). Так же четко прослеживается и связь массовых видов гипериид и эвфаузиид с динамикой вод (Афанасьев, 1986).

В итоге получена схема (рис. 2), на которой, помимо границ планктонных сообществ, показаны и границы статистических районов, по которым проводится среднение ихтиологических и гидробиологических данных. В ряде случаев сообщества включают в себя набор целых районов (в большей степени это характерно для Берингова моря), хотя в разные сезоны и годы они могут изменять положение своих границ.

При сравнении особенностей структуры планктонных сообществ эпипелагиали Охотского и Берингова морей обращают на себя внимание как элементы сходства, так и различия. По классификации В.Г.Богорова (1941) эти моря должны иметь по два пика цветения фитопланктона - весенний и осенний, на самом деле ситуация, наблюдаемая в них далеко не однозначна. Так, в Охотском море, помимо весеннего цветения практически непрерывно в течение всего теплого периода наблюдается летне-осеннее, которое, как правило, приурочено к зонам, подверженным влиянию апвеллингов (Ямский, Ионский, Курильский), а также в наиболее мелководных зонах. Биомасса сетного фитопланктона там обычно сравнительно невысока - 20-700 мг/куб.м (хотя в отдельные годы и может достигать "весеннего" уровня), но зато охватывает до 50% акватории моря.

В западной части Берингова моря цветение также продолжается в течение почти всего вегетационного периода преимущественно в прибрежной зоне вследствие прогрева, а также регулярного поступления аллохтонной органики и

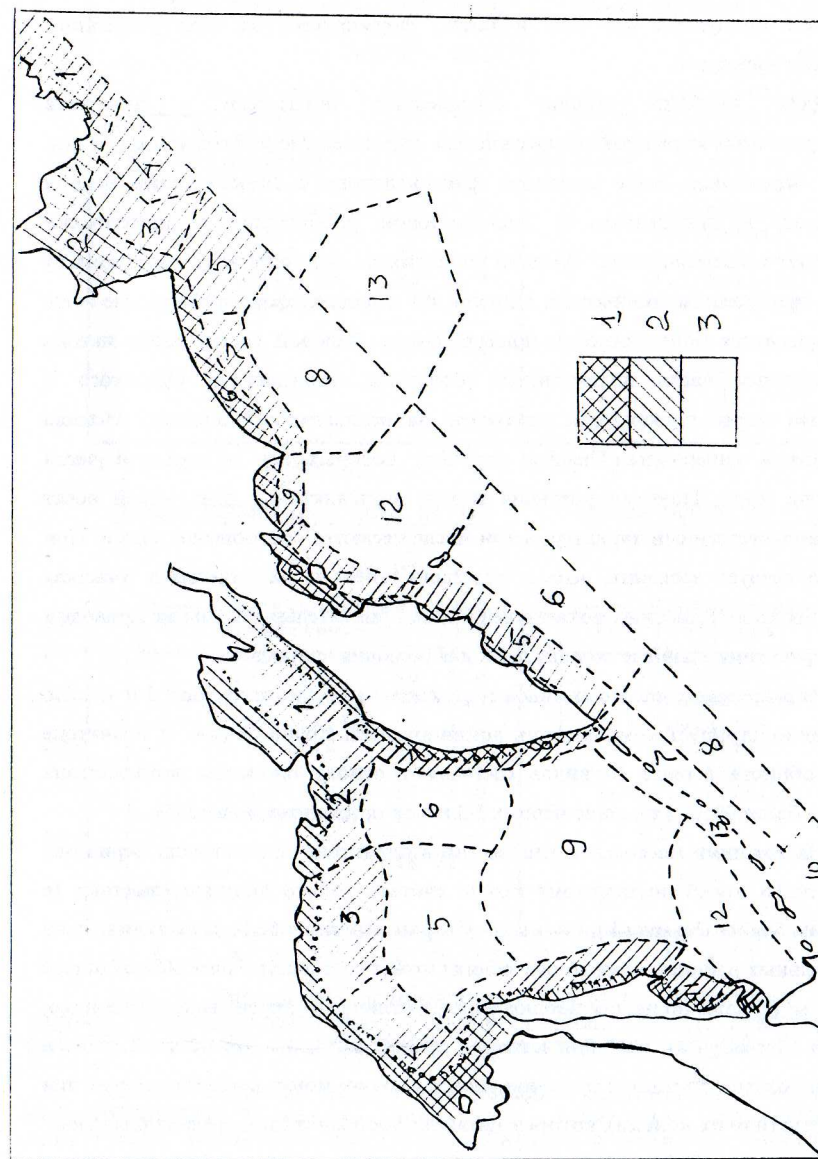


Рис. 2. Районы осреднения биостатистической информации (цифровая нумерация) и положение планктонных сообществ в эпипелагиали (1 — прибрежное, 2 — надшельфовое, 3 — открытых вод)

детрита терригенного происхождения. Исследованиями В.В.Сапожникова с соавторами (1995) показано также, что в летний период значительная часть первичной продукции (от 20% и выше) формируется за счет рециклинга биогенных элементов.

Даже наиболее общие осредненные показатели сообществ рассматриваемых морей позволяют заметить определенные различия между ними. Так, в Беринговом море вегетация фитопланктона в летне-осенний период происходит в прибрежном и надшельфовом сообществах и практически отсутствует в океаническом. Мелкий зоопланктон наиболее высокую биомассу имеет в прибрежном сообществе, а крупный - в надшельфовом. Открытые воды характеризуются более низкими показателями. Видовой состав зоопланктона доминирующей части планктонных сообществ эпипелагиали Охотского и Берингова морей практически идентичен, за исключением копеподы *Metridia okhotensis* и гипериды *Themisto japonica*, которых нет в западной части Берингова моря. Поэтому различия между зоопланктоном этих морей носят сугубо количественный характер, в том числе касаются соотношения видов. При этом не следует забывать, что в отдельные годы и на отдельных участках колебания количественных показателей бывают значительными, мы же приводим здесь осредненные данные по ряду лет и для больших площадей.

Ранжирование массовых видов зоопланктона по биомассе (рис. 3 и 4, табл. 1 и 2) демонстрирует компактность доминирующей группы видов. В планктоне всех сообществ первые 10 видов составляют основу биомассы зоопланктона (обычно более 90%), а на долю первых 2-3 видов приходится более 50%.

Настоящими массовыми хищниками в планктоне эпипелагиали Берингова и Охотского морей по-видимому можно считать только шетинкочелюстных (в основном *Sagitta elegans* s.l.), биомасса которых в течение всего года значительна и в отдельных районах в некоторые сезоны может составлять более 50% от общей биомассы. Правда, по нашим наблюдениям, в отличие от других видов (например, из рода *Flaccisagitta*), этот вид питается преимущественно копеподами средней фракции, соответственно, и прямую конкуренцию он может составить только тем видам рыб (или их молоди), которые питаются зоопланктоном средних размеров.

Биомасса *Sagitta elegans* весьма высока во всех сообществах, но в берингоморских ее биомасса и значимость заметно выше, чем в охотоморских (см. табл. 1 и 2). Зимой в планктоне Берингова моря и тихоокеанских водах

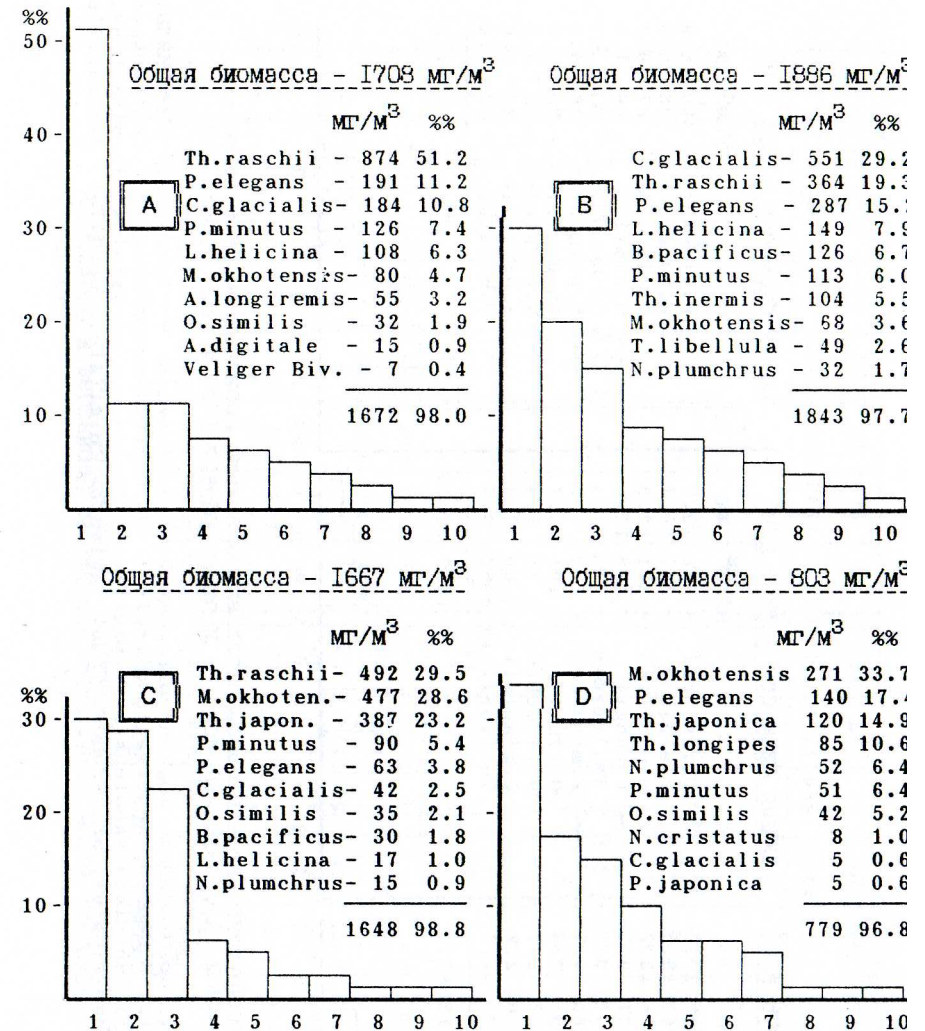
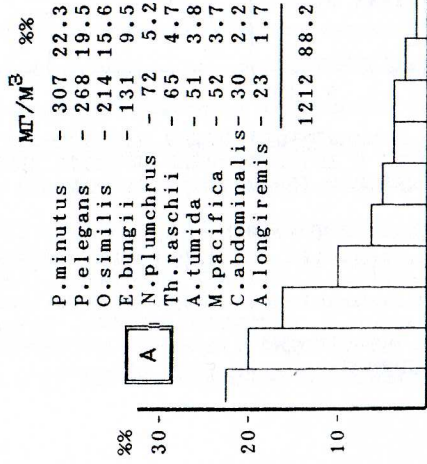


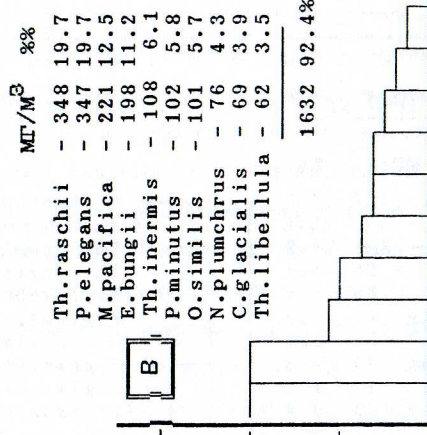
Рис. 3. Значимость доминирующих видов в сообществах эпипелагиали Охотского моря в летне-осенний период: прибрежном (А), зал. Шелихова (В), надшельфовом (С) и открытых вод (D)

Полное название видов: эвфаузииды: *Thysanoessa raschii* + *longipes*; гипериды: *Themisto japonica* + *libellula*; копеподы: *Acart longiremis*, *Bradyidius pacificus*, *Calanus glacialis*, *Neocalanus cristatus* + *plumchrus*, *Metridia okhotensis*, *Oithona similis*, *Pareucha japonica*, *Pseudocalanus minutus*, кишечнополостные: *Aglantha digitale* ПОЛИХЕТЫ: *Tomopteris* sp., ПТЕРОПОДЫ: *Limacina helicina*, ДВУСТВОРЧКОВЫЕ: *Veliger Bivalvia*, СЭГИТТЫ: *Parasagitta elegans*.

Общая биомасса - 1375 г/м³



Общая биомасса - 1765 г/м³



Общая биомасса - 834 г/м³

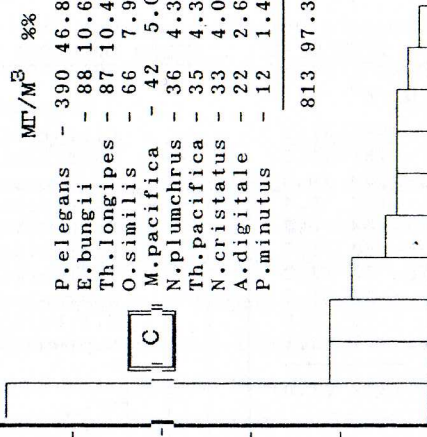


Рис. 4. Значимость доминирующих видов в сообществах эпипелагиали Берингова моря в летне-осенний период: прибрежном (А), надшельфовом (В) и открытых вод (С)

Полное название видов: эвфрузиды: *Thysanoessa raschii* + *imermis* + *longipes*; гипериды: *Themisto pacifica* + *libellula*; копеподы: *Acartia longiremis* + *tumida*, *Calanus glacialis*, *Centropages abdominalis*, *Eucalanus bungii*, *Metridia okhotsensis* + *pacifica*, *Neocalanus cristatus* + *plumchrus*, *Oithona similis*, *Pseudocalanus minutus*, кишечнополостные: *Aglantha digitale*, *Parasagitta parasagitta elegans*.

Таблица I
Состав доминирующей части планктонных сообществ Берингова и Охотского морей (10 первых по биомассе видов) в летний период, мг/куб. м

Сообщества	Берингово море			Охотское море			Кур-Ило-тих.
	вжк. приоб.	н/ш	откр.	сев. приоб.	шел-диков	сев. н/ш	
<i>Oithona similis</i>	33	34	62	33	-	10	39
<i>Pseudocalanus minutus</i>	106	60	22	127	443	262	42
<i>Acartia longiremis</i>	-	-	-	54	-	88	30
<i>Neocalanus plumchrus</i>	582	328	84	-	23	9	175
<i>N. cristatus</i>	-	91	58	-	-	132	85
<i>Calanus glacialis</i>	-	-	136	184	95	67	23
<i>Eucalanus bungii</i>	238	310	-	80	143	616	-
<i>Metridia okhotsensis</i>	-	-	11	6	20	422	64
<i>M. pacifica</i>	-	11	11	-	-	42	56
<i>Bradydium pacificus</i>	-	-	24	-	-	-	73
<i>Euphausia pacifica</i>	-	-	13	874	630	1341	104
<i>Thysanoessa raschii</i>	-	-	-	-	-	789	29
<i>Th. inermis</i>	-	-	-	-	-	18	15
<i>Th. longipes</i>	-	10	55	-	-	222	605
<i>Calyptopis (Euphaus.)</i>	162	-	13	-	-	-	214
<i>Themisto pacifica</i>	-	-	23	-	-	-	30
<i>T. japonica</i>	-	-	29	-	-	5	83
<i>T. libellula</i>	-	-	15	-	3	44	-
<i>Aglantha digitale</i>	41	11	-	-	155	15	-
<i>Oikopleura sp.</i>	28	-	-	15	-	-	-
<i>Parasagitta elegans</i>	239	365	404	192	301	78	251
<i>Limacina helicina</i>	203	-	-	108	80	47	174
<i>Larvae Cirripedia</i>	48	19	-	-	-	-	-
<i>L. Polychaeta</i>	-	-	-	-	-	-	-
Биомасса 10 видов	1721	1239	860	1673	1893	2588	1402
% от общей биомассы	93	94	91	98	96	98	91
							90
							93

Состав доминирующей части планктонных сообществ (10 первых по биомассе видов) Берингово и Охотского морей и прилежащих вод Тихого океана в зимне-весенний период, мг/куб.м

Районы	Бер. море, зима		Вост. Камч.		Берингово море, весна		Охотское море, зима		Курило-Тих.			
	ЕЖЕД. ПРИОБ. Н/Ш	ОТКР. Н/Ш	СЕВ. ПРИОБ.	АН-ВДНР.	ЕЖЕД. ПРИОБ.	СЕВ. ПРИОБ. Н/Ш	СЕВ. ПРИОБ. Н/Ш	СЕВ. ПРИОБ. Н/Ш	СЕВ. ПРИОБ. Н/Ш	ЦЕНТ. ОКР. ОТКР. ОТКР.		
<i>Oithona similis</i>	23	29	-	-	-	16	15	16	11	12	15	42
<i>Pseudocalanus minutus</i>	85	36	54	58	32	13	12	49	8	-	15	28
<i>Acartia longiremis</i>	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-
<i>Neocalanus plumchrus</i>	10	18	36	60	82	211	10	-	-	22	36	23
<i>N. cristatus</i>	-	2	30	83	-	155	21	-	10	25	18	3
<i>Calanus glacialis</i>	-	-	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eucalanus bungii</i>	-	-	39	30	334	520	156	-	32	106	33	-
<i>Metridia okhotensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	44	21	15	47
<i>M. pacifica</i>	21	28	16	33	-	46	4	-	-	-	-	-
<i>Pareuchaeta japonica</i>	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bradyidius pacificus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	39	-	-	-
<i>Euphausia pacifica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	824	12	28	-
<i>Thysanoessa raschii</i>	29	97	-	44	163	37	47	-	6	14	44	170
<i>Th. inermis</i>	232	46	-	-	186	85	41	-	164	12	28	-
<i>Th. inspinata</i>	-	-	-	-	-	-	7	-	383	239	196	40
<i>Th. longipes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calypptopsis Euph.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	20	-	-	-
<i>Themisto pacifica</i>	15	25	-	-	-	-	-	16	12	-	-	36
<i>T. libellula</i>	3	4	-	24	-	406	-	60	26	-	-	-
<i>Atylus bruggeni</i>	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aglantha digitale</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	7	23	7	-
<i>Oikopleura sp.</i>	-	-	58	-	-	7	-	-	-	-	-	-
<i>Sagitta elegans s.l.</i>	277	275	148	362	70	170	61	544	126	149	257	185
<i>Larvae Cirripedia</i>	-	-	318	13	64	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. Pandalus gonurus</i>	-	-	-	-	16	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. Polychaeta</i>	-	-	-	-	36	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clione limacina</i>	-	-	96	-	-	-	-	-	6	-	-	-
БИОМАССА 10 ВИДОВ	698	560	812	715	1389	1260	384	839	566	880	623	584
% ОТ ОБЩЕЙ БИОМАССЫ	92	90	91	99	94	94	98	97	94	96	96	91
												92

Камчатки она повсеместно занимает первое место, а в охотоморских - только в южном глубоководном районе и прилежащих курило-тихоокеанских водах. В весенний период в Беринговом море щетинкочелюстные имеют наиболее низкую биомассу и утрачивают лидирующее значение, кроме Анадырского залива. Однако, эти данные получены по результатам единственной съемки, поэтому не исключена возможность, что в другие годы они могли быть иными. В Охотском море максимальные скопления щетинкочелюстных характерны для зал. Шелихова, где их средне-многолетняя биомасса составляет более 500 мг/куб.м.

Следующее различие состоит в том, что в планктоне Берингова моря во все сезоны, кроме зимы, в доминирующую группу неизменно входит *Eucalanus bungii*, который весной во всех районах за исключением северных, занимает первое место. В охотоморских сообществах этот вид вообще не входит в доминирующую группу. В прибрежном сообществе *E. bungii* представлен в основном копеподами 3-4 стадий, а в надшельфовом и океаническом - более старшими и половозрелыми. Другой крупный вид копепод - *N. cristatus* - летом и осенью в Беринговом море создает плотные концентрации в надшельфовой зоне и открытых водах эпипелагиали, но наиболее мощные скопления образуют неполовозрелые особи (5 стадий) весной и являются там основной пищей минтая. В большинстве районов Охотского моря он имеет невысокие биомассы, а доминирует в питании молоди минтая и входит в доминирующую группу зоопланктона только в южной половине моря. Третий крупный умеренно-холодноводный вид *N. plumchrus* летом входит в доминирующую группу всех сообществ обоих морей, но особенно плотные скопления он образует в некоторые годы в верхней эпипелагиали глубоководных районов Охотского моря (центральная котловина, южная глубоководная, включая прикурильские охотоморские воды). Это по большей части копеподы 5 стадии, но в последние годы (1993-95), нередко встречаются в слое 200-0 м и половозрелые особи.

Два вида копепод из мелкой фракции, которые почти повсюду имеют высокую численность - *Oithona similis* и *Pseudocalanus minutus*, также входят в доминирующую группу всех сообществ, кроме зал. Шелихова, где из нее выпадает *O. similis*. Но наибольшую биомассу они имеют в прибрежных сообществах, а наименьшую - в океанических. Из этих видов особенно важное значение имеет *P. minutus*, который на всех стадиях развития, начиная с наупиальной, является основным кормом для личинок и мальков минтая (Шунтов, Волков и др., 1993).

Более плотные концентрации он образует в прибрежных сообществах Берингова моря, где выходит на первое место. В надшельфовых сообществах Охотского и Берингова моря его биомасса примерно одинакова, а в океанических более низкая в Беринговом.

В Охотском море почти повсеместно, кроме южной глубоководной зоны, доминируют эвфаузииды: в мелководных и надшельфовых сообществах это *Th. gaschii* и *Th. inermis*, в глубоководных и надшельфовых - *Th. longipes* и *Th. inspinata* (*Th. inspinata* ряд исследователей считали бесшипой формой *Th. longipes*, поэтому в литературе он упоминается далеко не всегда). Причем, в южной части Охотского моря последний вид летом в преднерестовый и нерестовый периоды круглосуточно держится преимущественно в верхней эпипелагиали. В Беринговом море в отдельных районах и в отдельные годы эвфаузииды также могут доминировать, но обычно они находятся в замыкающей части доминирующей группы. Еще один массовый вид эвфаузиид, *Euphausia pacifica*, в обоих морях входит в доминирующую группу зимой в глубоководных сообществах, но наиболее плотные скопления образуют в сопредельных водах Тихого океана. Осенью и в начале зимы основная часть популяции *Th. gaschii* в мелководных районах представлена стадиями калиптоис и фуриция, причем, места нахождения их наиболее высоких концентраций локализованы, что говорит в пользу нахождения здесь ее нерестилищ. У *Th. longipes* такого не наблюдается, т.к. ее нерест происходит в глубоководных районах.

Естественно, что в различные годы и периоды структура планктонных сообществ может отличаться от среднемноголетней, т.к. флуктуации отдельных элементов в сообществах морей умеренного и холодного поясов являются их естественным свойством. Но в то же время возможна и довольно детальная их повторяемость, особенно в смежные годы.

На гистограммах (рис. 5) показаны изменения порядка расположения видов в доминирующей группе глубоководных сообществ Охотского моря в течение трех последних лет (1993-1995 гг.). В Центральной котловине (район 9) в 1994 г. биомасса доминирующего вида *Th. longipes* уменьшилась почти в 4 раза, но более чем в 5 раз возросла биомасса *N. plumchrus*, а в 1995 г. у *Th. longipes* биомасса возросла примерно в 10 раз и степень доминирования этого вида стала еще более контрастной. В южной части Охотского моря (район 12) в 1994 г. также резко возросла биомасса *N. plumchrus*, а в 1995 г. снова снизилась почти до уровня 1993

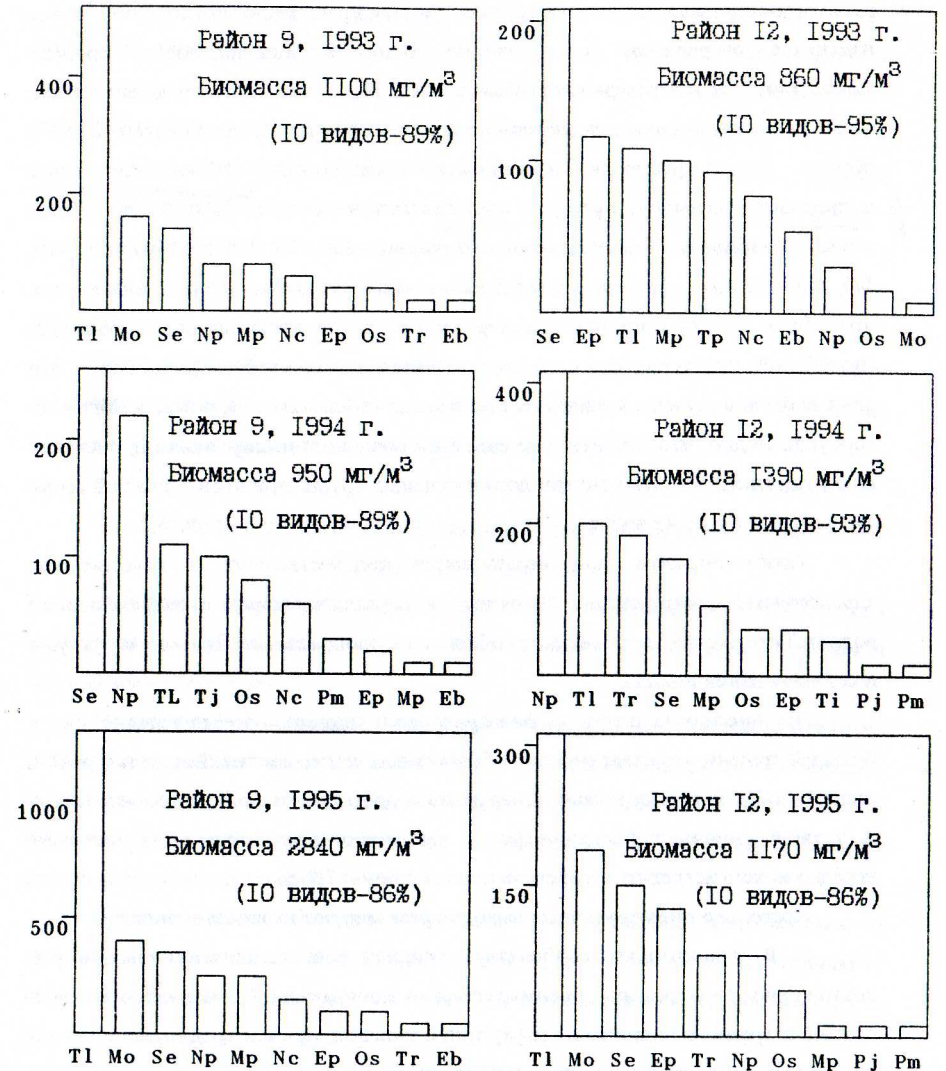


Рис.5. Межгодовая изменчивость в доминирующей группе планктонных сообществ глубоководных районов эпипелагиали Охотского моря в летний период

Обозначения: Os-Oithona similis, Pm-Pseudocalanus minutus, Nc-Neocalanus cristatus, Np- N.plumchrus, Eb-Eucalanus bungii, Mp-Metridia pacifica, Mo- M.okhotensis, Pj-Pareuchaeta japonica, Ep-Euphausia pacifica, Tl-Thysanoessa longipes, Tr-T.raschii, Ti-T.inermis, Tj-Themisto japonica, Tp-T.pacifica, Se-Sagitta elegans

г., а доминировала та же эвфаузида *Th. longipes*. Надо сказать, что такие изменения очередности расположения видов в доминирующих группах характерны для многих районов Охотского и Берингова морей и являются как следствием естественных флуктуаций численности, так и изменением общего объема их потребления нектонными организмами. Щетинкочелюстные подвергаются меньшему прессу со стороны нектона, соответственно и изменения значений биомассы были меньшими: в 9 районе - 150, 275, 320, в 12 районе - 260, 175, 150 мг/куб.м. . Биомасса последующих видов уменьшается более плавно, так что общая кривая биомассы ранжированных видов приближенно выражается гиперболой, что характерно для многокомпонентных сообществ вообще. Эти данные были получены в один и тот же период - массовых анадромных миграций горбуши. Видно, что перемещение видов по степени доминирования происходит преимущественно только внутри доминирующих групп, при этом в каждой серии участвуют всего по 13 видов.

Таким образом, при исследовании количественных и качественных характеристик зоопланктона Охотского и Берингова морей с сопредельными водами Тихого океана проявляются общие и индивидуальные черты их структуры и сезонная изменчивость.

Деление зоопланктона на фильтраторов и хищников всегда условно, оно в большей степени отражает способ добычи пищи, чем ее состав. Так же и у рыб: в пище фитофагов всегда можно обнаружить и достаточное количество животных. А у таких типичных планктонофагов, как тихоокеанская сельдь, в желудках нередко можно встретить сеголетков мнятая длиной 7-9 см.

Несколько промежуточных выводов резюмируют вышеизложенное:

1. В планктонных сообществах эпипелагиали дальневосточных морей доминируют фильтраторы, преимущественно консументы 1-2 порядков из двух основных групп зоопланктона: эвфаузиид и копепод, причем среди последних по биомассе преобладают наиболее крупноразмерные виды.

2. Хищный планктон в пелагиали представлен почти исключительно щетинкочелюстными (*S. elegans* s.l.), которые в большинстве сообществ занимают место среди ведущих по биомассе видов. Хищная мезопелагическая копепода *Paracuchaeta japonica* в эпипелагиали оказалась в доминирующей группе только в Анадырском заливе, но на последнем месте.

3. Массовые виды гипернид, представленные видами рода *Themisto*, по биомассе занимают обычно 3-4 место (после копепод, эвфаузиид и щетинкочелюстных) и в трофическом плане относятся преимущественно к группоядам или же хищникам, нападающим на ослабленных животных.

4. Самые массовые по численности мелкие копеподы *Oithona similis* и *Pseudocalanus minutus* среди доминирующих по биомассе видов присутствуют в большинстве сообществ, но обычно занимают места в конце списков.

5. Повсеместно первые 10 доминирующих видов составляют не менее 85-90%, а первые 2-3 вида - более 50% от общей биомассы.

6. В Беринговом море летом, осенью и зимой первыми в списке доминирующих видов чаще всего стоят щетинкочелюстные, а весной - копеподы; в Охотском - эвфаузииды, копеподы и щетинкочелюстные.

4. Сезонная и межгодовая динамика основных составляющих элементов биомассы зоопланктона

В соответствии с прикладными целями исследований, одной из главных задач в наших работах ставилась оценка состояния кормовой базы массовых и промысловых объектов.

Полученные результаты следует рассматривать с позиций выявления постоянства и изменчивости тех главных структурных элементов сообщества, количественное выражение которых позволяет использовать их при исследовании обеспеченности рыб пищей и расчета общих продукционных характеристик крупных участков акваторий.

Средне-сезонные величины биомассы трех фракций зоопланктона и доминирующих групп крупной фракции (табл. 3) могут значительно отличаться от показателей конкретных лет, но общие характерные закономерности обычно просматриваются.

Биомасса мелкой и средней фракций зоопланктона весной, летом и осенью в мелководных и надшельфовых зонах значительно выше, чем в глубоководных. Основу биомассы мелкой фракции в глубоководных и надшельфовых зонах при этом составляют *O. similis* и *P. minutus*, а в мелководной к ним добавляются копеподы неритического комплекса, кладоцеры и меропланктон, который особенно мощное развитие имеет весной (см. табл. 3). В зимний период биомасса

Таблица 3
Средне-сезонные показатели биомассы зоопланктона по трем фракциям
и по группам крупной фракции

Регион:	Берингово море				Вост. Камч		Охотское море					Кур-ило-тих.
	сев. мелк.	южн. мелк.	шельфов.	глуб.	шельфов.	глуб.	сев. шель.	Камч. шель.	Сях. шель.	Цент. котл.	южн. р-н	
Группы планктона	Весна				Зима		Зима-весна					
Мелкая фр.	132	51	58	23	85	45	55	50	-	18	30	82
Средняя фр.	169	138	28	21	71	56	124	44	-	39	31	58
Крупная фр.	496	492	852	823	599	533	1503	1022	-	760	530	507
Всего:	797	681	938	867	755	634	1682	1116	-	817	591	647
Euphausiacea	15	130	109	65	171	150	926	408	-	342	391	240
Amphipoda	31	28	3	4	48	53	175	53	-	92	57	51
Copepoda	169	185	594	603	13	28	248	79	-	190	100	21
Sagitta	259	83	126	136	345	278	151	257	-	154	95	185
	Лето				Лето		Лето					
Мелкая фр.	281	267	316	121	155	139	219	210	106	104	98	117
Средняя фр.	220	184	139	50	103	50	316	344	68	103	110	68
Крупная фр.	668	886	853	787	1140	411	1062	1264	1040	1030	950	1128
Всего:	1169	1337	1308	958	1398	600	1597	1818	1212	1237	1158	1313
Euphausiacea	73	121	93	45	102	42	650	284	650	340	384	264
Amphipoda	34	34	31	28	42	9	23	38	74	47	48	64
Copepoda	263	496	419	294	345	138	208	528	139	402	300	289
Sagitta	238	228	273	358	379	200	85	353	136	198	208	462
	Осень				Осень		Осень					
Мелкая фр.	215	201	85	53	101	53	250	131	226	106	118	70
Средняя фр.	313	123	114	57	133	62	271	155	208	134	104	65
Крупная фр.	900	428	566	460	460	618	1158	930	856	563	580	366
Всего:	1428	752	765	570	694	733	1679	1216	1290	803	802	501
Euphausiacea	399	145	195	97	44	140	780	426	386	282	126	83
Amphipoda	119	15	19	32	24	48	67	72	119	93	104	32
Copepoda	410	54	109	53	117	75	123	172	75	119	107	47
Sagitta	607	182	149	257	256	283	162	298	270	128	241	183

мелкой и средней фракций понижается особенно сильно в мелководной и надшельфовой зонах.

Крупная фракция в летне-осенний период также имеет более низкие значения в глубоководных зонах, чем в надшельфовой, а часто и в мелководной. В зимний период в Охотском море такой характер распределения сохраняется, а в Беринговом наблюдаются более выровненные значения.

Во все сезоны биомасса крупного зоопланктона выше, чем суммарная мелкого и среднего, причем она держится на высоком уровне и в зимне-весенний период, что предопределяет хорошую обеспеченность пищей нектонных животных. Колебания значений биомассы крупного планктона в летне-осенний период весьма велики, но в отличие от мелкой и средней фракций они зависят от развития нескольких групп, имеющих разное значение в пище различных видов нектона, поэтому и оценивать его состояние следует дифференцированно.

Надо сказать, что за период зимовки биомасса крупной фракции снижается в целом не сильно, а иногда даже возрастает. Это происходит за счет соматического роста многих планктонных животных, снижения интенсивности питания у большинства массовых представителей нектона, а также пополнения крупной фракции подростом молодь. К началу лета многие представители крупной фракции имеют максимальные размеры, это относится к эвфаузидам, гипернидам, копеподам и сагиттам.

Сезонные количественные показатели по группам крупной фракции приведены в табл. 3, а по доминирующим видам - в предыдущем разделе (см. табл. 1 и 2).

Межгодовая динамика в гидрологическом режиме морей оказывается заметной по некоторым признакам - суровости ледового режима и тепловому показателю сезона или года. Нужно заметить, что с 1988-89 гг. в Охотском и Беринговом морях постоянно наблюдается пониженная ледовитость, а при оценке сезона или года преобладают характеристики "теплый" и "нормальный". Однако, это не единственная и не главная причина изменений, происходящих в биоте экосистем.

Биоценотическая перестройка в экосистемах в последние годы наиболее заметно отразилась на промысловых видах нектона эпинелагиали. В эпоху сардины одновременно сокращалась численность скумбрии, японского анчоуса, тихоокеанского кальмара. В 60-70-е годы началась депрессия всех стад

тихоокеанской сельди (гижигинская, охотская, карагинская). С окончанием сардиновой эпохи, т.е. в настоящее время, происходит обратный процесс.

Естественно, что и планктонные сообщества реагируют на изменения условий, изменяется соотношение его потребителей, изменяется региональное распределение, поэтому экосистемы определенным образом распатываются и вследствие этого возможно появление различных ежегодных флуктуаций, которые пока трудно связать с набором конкретных факторов.

В результате анализа примерно столетних рядов наблюдений по глобальной динамике термического режима и наложения на них наиболее надежных и подробных данных по запасам массовых промысловых объектов в дальневосточном регионе и структуре планктонных сообществ, В.П.Шунтов (1995, 1996) разработал генерализованную схему экосистемных перестроек в пелагиали дальневосточных морей в 80-90-е годы. Она позволяет проследить общую тенденцию и связи в пределах экосистем. Представленная графически в очень генерализованном виде (рис. 6), она показывает направленность тенденций в развитии трех составляющих - нектон, зоопланктон-хищники и зоопланктон-фильтраторы до начала 10-х годов 21 века. В общем виде она представлена в такой последовательности событий:

следствием влияния ряда космо-геофизических и климато-океанологических факторов явилось снижение численности целого ряда массовых видов нектона и снижение рыбопродуктивности в конце 80-х - начале 90-х гг., вследствие чего произошло увеличение доли и биомассы хищного макропланктона и снижение доли фильтраторов, за чем последовали:

компенсационный рост численности альтернативных видов нектона, связанные с ним снижение доли и биомассы хищного планктона и увеличение доли и биомассы фильтраторов.

В дальнейшем следует ожидать стабилизацию пелагических сообществ и соответственно рост и стабилизацию рыбопродуктивности, но на более низком уровне по сравнению с уровнем 80-х гг. Из этого, конечно, не следует, что в конкретные годы не возникнут отклонения от приведенной схемы, но общий тренд подтверждается и частными фактами межгодовой динамики в рамках некоторых элементов планктонных сообществ.

При анализе межгодовой динамики мы выбрали наиболее характерные зоны с наиболее полными рядами данных. В Охотском море это сахалинский и

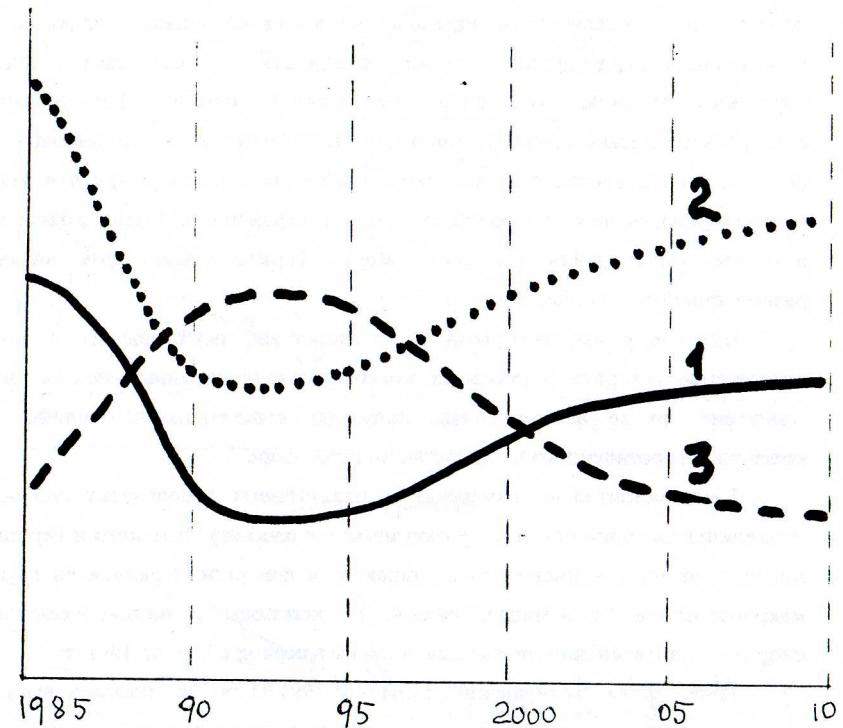


Рис. 6. Генерализованная схема экосистемных перестроек в пелагиали дальневосточных морей
Обозначения: 1 - рыбы, 2 - зоопланктон - фильтраторы, 3 - зоопланктон - хищники

камчатский шельфы, Центральная и Южная котловины; в Беринговом - южная прибрежная (мелководная) зона, олюторско-карагинский шельф и глубоководная зона (открытые воды).

Графики распределения массовых групп крупной фракции (рис. 7 и 8) в выделенных районах не показывают однозначной картины по всем годам, но это по-видимому определяется разнородностью их гидрологических характеристик. Камчатский шельф в круглогодичном аспекте - часть моря, зависящая от притока бореальных тихоокеанских вод; сахалинский шельф - зона трансформированных вод преимущественно северного происхождения; Центральная котловина - зона большого циклонического круговорота, где сильно трансформируются многие водные массы, от чего она приобретает черты первичности; южная котловина - наиболее теплая часть Охотского моря, формирующаяся под влиянием разнородных водных масс.

Наличие рядов, которыми мы располагаем, пока еще не позволяет определенно говорить о причинах колебаний количественных показателей в планктоне, но во всяком случае позволяет констатировать наличие этих колебаний и соотносить их с конкретными периодами.

Крупномасштабные изменения в планктонных сообществах синхронно отражаются на количественных флуктуациях в планктоне Охотского и Берингова морей, поэтому они имеют общий характер в конкретных районах и группах макропланктона (эвфаузииды, гиперииды, копеподы и щетинкочелюстные), например, одновременное понижение биомасс в период с 1989 по 1991 гг.

Далее, серия "возмущений" в период 1991-92 гг. на графиках выглядит менее значительной, чем в период до 1989г., что в определенной степени может говорить о процессах стабилизации в планктонном сообществе, когда характерно затухание флуктуаций и приближение показателей к среднегодовым.

5. Питание массовых промысловых видов нектона эппелагиали

Охотского и Берингова морей

5.1. Питание минтая.

В Охотском и западной части Берингова морей питание минтая исследовалось преимущественно отечественными учеными (Минкулич, 1949, 1954; Лубны-Герцык, 1962; Швецова, 1974, 1975; Сафронова, 1981; Максименков, 1984; Долганова, 1986, 1988; Горбатенко, 1987; Качина, Савичева, 1987 и др.), а в

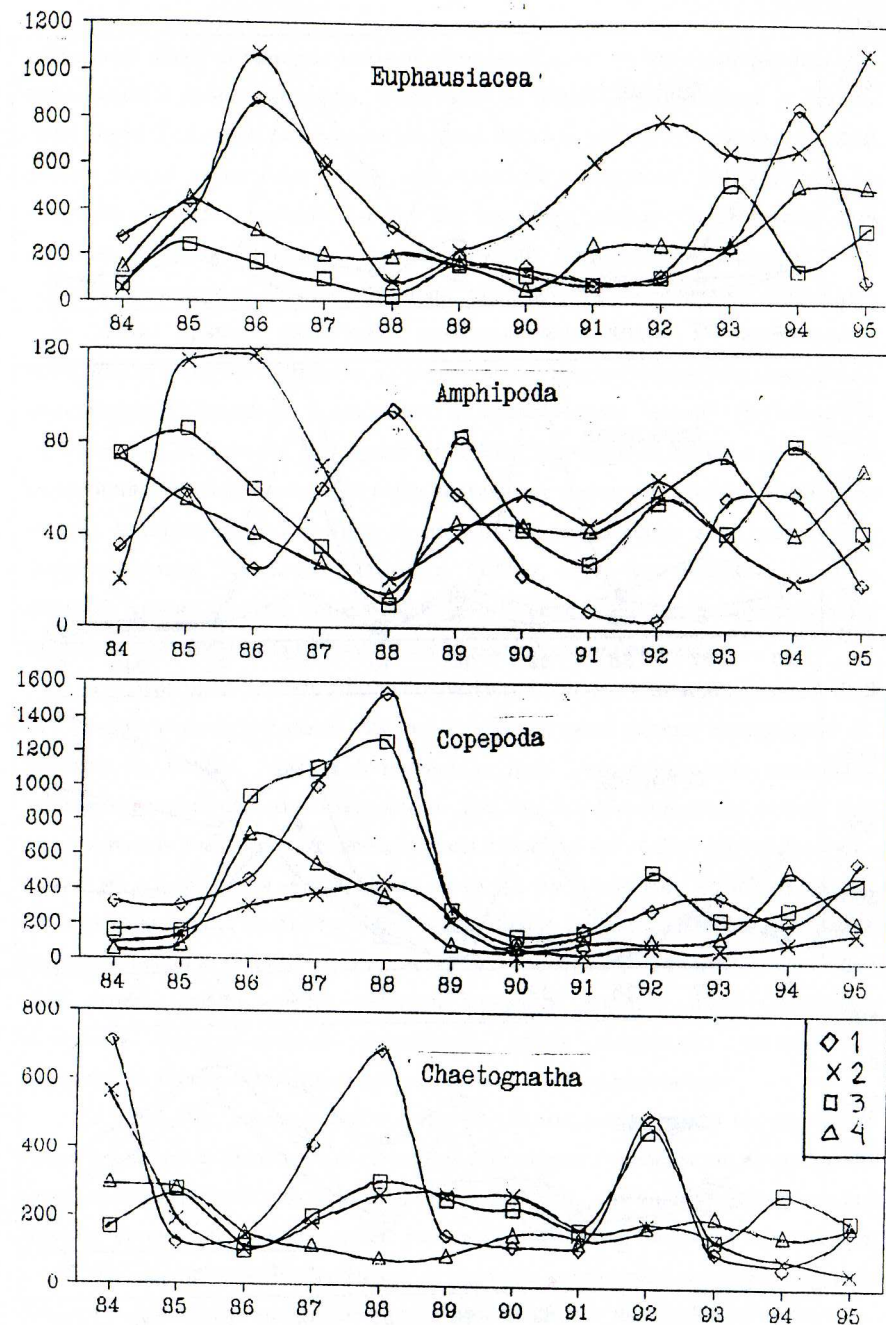


Рис. 7. Динамика биомассы групп планктона крупной фракции в летне-осенний период в эппелагиали Охотского моря. Обозначения: 1 - западнокамчатский шельф, 2 - сахалинский шельф, 3 - Центральная котловина, 4 - южная котловина

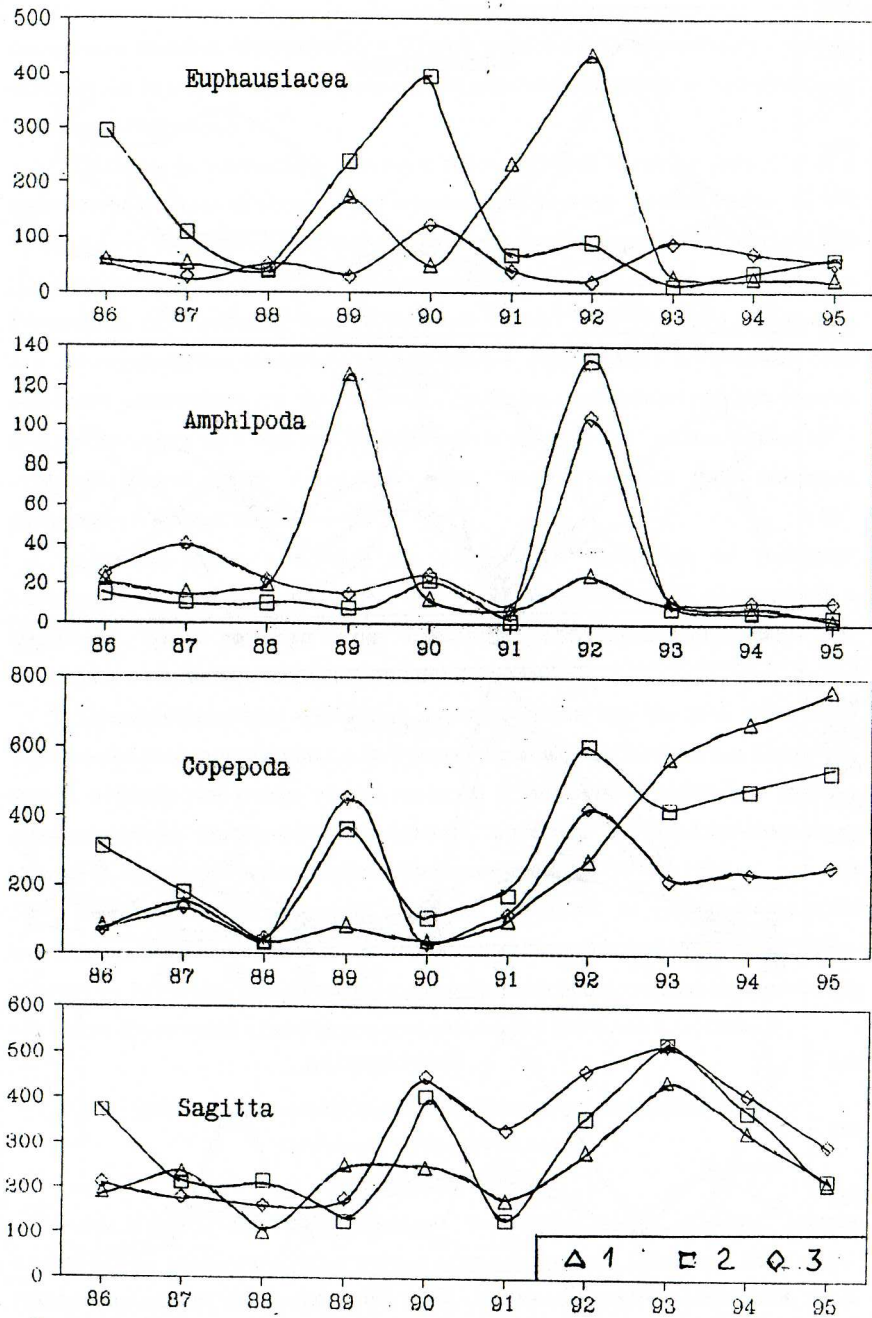


Рис. 8. Динамика биомассы групп планктона крупной фракции в летне-осенний период в эпипелагиали Берингова моря
 Обозначения: 1 - мелководная зона, 2 - надшельфовая зона, 3 - открытые воды

восточной части Берингова моря и прихоккайдских водах - американскими, канадскими и японскими (Mito, 1972; Bailey a. Dunn, 1979; Nishijama a. Hirano, 1983; Dwyer a. al., 1986; Nishijama a. al., 1986; Walsh a. McRoy, 1986 и др.). Однако, только после проведения серии комплексных экспедиций ТИПРО удалось получить наиболее полные данные по питанию минтая одновременно для крупных регионов (Шунтов, Волков и др., 1988, 1988а; Волков, Ефимкин, 1988; Шунтов, Волков и др., 1990; Волков и др., 1990; Шунтов, Волков и др., 1993 и др.).

Ниже кратко излагаются основные возрастные и региональные особенности трофологии минтая, которая в более полном изложении приведена в монографии "Минтай в экосистемах дальневосточных морей" (В.П.Шунтов, А.Ф.Волков, О.С.Темных, Е.П.Дулепова, 1993). При переходе личинок (3.5-5.5 мм) на экзогенное питание основу их пищи составляют почти исключительно науплии мелких копепод (0.1-0.3 мм) и в небольшом количестве яйца копепод и микроводоросли. Установлено (Walsh a. McRoy, 1986), что именно количество науплиев мелких копепод (преимущественно *P. minutus*) является определяющим фактором для выживания минтая на самой ранней стадии развития.

По мере роста доля науплиев сокращается, так что у личинок длиной 12.5-16.5 мм они составляют менее 30%, но возрастает роль мелких копеподитов (*P. minutus*, *O. similis*, *Acartia longiremis* и др.). Это происходит вследствие увеличения размеров возможных жертв. Так, по В.В.Максименкову (1984), при длине личинок 5 мм - средняя длина жертвы 0.24 мм, 6 мм - 0.27, 7 мм - 0.30, 8 мм - 0.34, 9 мм - 0.38, 10 мм - 0.50, 11 мм - 0.68, 12 мм - 0.86 мм. Учитывая, что *P. minutus* (или другие виды этого рода) и *O. similis* являются самыми массовыми видами копепод в эпипелагиали по всему ареалу минтая, представляется, что на этом отрезке жизни минтай обеспечен пищей в достатке, исключая случаи появления сверхурожайных поколений, когда вследствие усилившейся межвидовой конкуренции решающим становится фактор плотности.

У сеголеток, достигающих к осени 60-130 мм, основу пищи (зоопланктон средней и крупной фракций), по прежнему составляют копеподы, но возрастает и роль ранних фурцилий эвфаузиевых. В дальнейшем, с возрастанием размеров минтая, происходит закономерное увеличение размеров пищевых организмов (табл. 4), сокращается доля копепод и амфинод, возрастает доля нектона или бентоса и придонных организмов, что характерно для всех районов и сезонов.

Таблица 4.
Состав (% от массы) и размеры пищевых организмов в зависимости от размеров минтая в Охотском море в июне-августе 1988 г.

Длина минтая (см)	Копеподы		Амфиподы		Эфемериды		Нектон		Бентос		Прочие	
	%	мм	%	мм	%	мм	%	мм	%	мм	%	мм
15-30	30.1	4-6	11.8	5-15	49.9	15-23	-	-	-	-	-	8.2
6, 7, 8, 10,	47.2	4-8	5.3	5-15	44.3	15-23	-	-	0.4	38-55	-	2.7
30-40	12.3	4-9	31.5	10-23	35.9	20-24	-	-	1.9	50-85	18.5	1.5-3
	10.2	4-9	1.2	4-7	82.7	25-30	0.5	до 70	0.2	30-40	5.1	1.5-3
40-50	2.6	5-9	3.9	4-25	87.1	25-30	2.0	80-120	2.3	70-80	2.0	2-3
5, 10	13.0	5-9	0.6	4-12	78.2	15-30	2.1	20-140	0.1	10-11	1.0	2-3
7, 8	2.3	5-9	6.2	4-12	27.9	15-30	2.5	35-110	-	-	60.1	2-3
9, 12, 13	2.1	5-9	1.2	4-10	85.7	15-30	10.9	30-140	0.02	70-80	0.1	20-30
50-60	-	-	+	6-12	82.4	20-30	11.6	80-180	5.9	45-80	-	-
7, 8	0.2	5-1	0.2	6-12	1.5	20-30	42.0	21-33	1.4	45-80	54.7	2-3
10	0.2	5-1	+	6-12	58.5	20-30	13.1	10-12	26.6	10-12	1.6	-
9, 12, 13	1.3	5-1	+	6-12	86.0	20-30	12.2	80-180	0.5	45-80	-	-

"Сверхкрупный" минтай (70 см и более) ведет придонный образ жизни, питается зообентосом, придонными беспозвоночными и рыбами (Шунтов и др., 1988).

По существу, по широте спектра минтай является почти всеядным: он может питаться зоопланктоном, нектоном, зообентосом (включая гидроидов) и даже макрофитами. Преобладание той или иной группы в пище зависит и от места обитания минтая в конкретный момент: на мелководье (менее 50 м), где преобладает мелкий зоопланктон, основу пищи составляют бентос и придонные животные (креветки и т.п.), на больших глубинах (до 200 м) в пище преобладает зоопланктон, а доля бентоса сокращается, в глубоководных районах преобладают зоопланктон и нектон.

В сезонном аспекте в питании минтая наблюдается увеличение значимости нектона в осенний и зимний периоды и снижение в весенне-летний (табл. 5 и 6), о чем свидетельствует динамика соотношения планктон/нектон, что в большей степени происходит за счет уменьшения в пище количества зоопланктона, хотя возрастает и абсолютное потребление нектона (табл. 6).

Интенсивность питания в течение года изменяется в широких пределах (табл. 7) и зависит как от сезонной динамики кормовой базы, так и от физиологического состояния минтая.

Во время нереста минтай практически не питается, а после его окончания начинается посленерестовый нагул, который характеризуется максимальной интенсивностью питания, когда накормленность достигает 500-1000 ‰. По мере накопления запасов жира, который депонируется у минтая только в печени, интенсивность питания снижается и в зимний период режим питания можно оценить как поддерживающий. Связь этих показателей довольно очевидна (рис. 9), причем графически она выражается по-разному: по верхнему графику располагаются районы северной шельфовой зоны вместе с Ино-Кашеваровским районом (районы 1-5), по нижнему - районы остальной части Охотского моря (районы 6 - 10, 12). Т.е. в более холодных районах интенсивность питания минтая ниже, чем в более теплых и глубоководных при одинаковом запасе жира, что соответствует общепринятым представлениям об интенсивности биохимических процессов в зависимости от температуры окружающей среды.

Суточная ритмика в питании минтая может быть выражена в различной степени, что зависит от наличия и доступности пищи. В шельфовой зоне пища доступна для минтая круглосуточно, поэтому он там может питаться как днем,

Таблица 5.

Соотношение планктон-нектон в пище
половозрелого минтая в Беринговом море

Месяц, год	Р а й о н ы						
	5	7	8	9	11	12	13
4-6/1990	20.0	26.8	3.3	2.7	>100	5.5	10.4
6-7/1989	?	21.7	7.0	17.8	15.9	6.7	18.2
8-10/1987	9.1	1.8	4.3	>100	9.5	7.7	-
9-10/1986	3.6	42.5	2.9	>100	>100	9.6	-

Таблица 6.

Соотношение планктон-нектон в пище
охотоморского минтая в зимний и летний сезоны

Показатель	Сезон	Р а й о н ы				
		6	7	8	9	12
Соотношение планктон/нектон	Зима	9.8	>1000	4.8	2.1	1.6
	Лето	24.0	500	142.0	10.1	6.7
Содержание нектона, о/ооо	Зима	5.0	-	5.7	24.5	33.9
	Лето	11.0	1.0	3.0	46.0	60.0

Таблица 7.
Сезонная динамика интенсивности питания (о/ооо)
взрослого минтая а) в Беринговом море,

Месяц, год	Р а й о н ы						
	5	7	8	9	11	12	13
4-6/1990	89	162	245	76	17	68	203
6-7/1989	190	230	183	138	179	240	181
8-10/1987	80	115	75	108	255	240	-
9-10/1986	62	53	65	53	82	36	-

б) в Охотском море

Сезон, год	Р а й о н ы				
	6	7	8	9	12
Зима, 1990	54	22	39	76	87
Лето, 1988	268	512	486	460	400
Осень, 1985	44	295	132	51	58
Осень, 1984	← 70-100 →				

Таблица 8.
Соотношение биомасс эвфаузиид и массовых рыб в
эпипелагиали Охотского моря летом 1988 г.

Время	Р а й о н ы												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
10-11, 1984	2	3	4	11	69	8	5	3	11	1	20	11	6
9-11, 1985	5	10	1	30	12	19	9	1	2	7	78	5	1
7-8, 1986	6	1	10	2	11	<1	12	11	8	18	17	17	1
6-8, 1988	3	5	8	82	2	2	3	3	<1	1	140	8	4

Таблица 9.
Валовый запас щетинкочелюстных и эвфаузиид
в период нагула взрослого минтая (млн. т)

Море	Охотское море		Берингово море		
	Группа	10-11, 1984	6-8, 1988	10-11, 1986	8-11, 1987
Chaetognatha		48.1	66.4	35.5	27.6
Euphausiacea		45.6	65.8	15.2	6.6

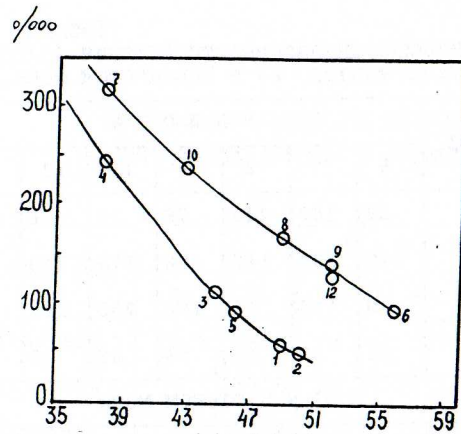


Рис. 9. Зависимость интенсивности питания минтая от содержания депозитного жира в печени в летний период
Обозначения: по оси абсцисс - содержание жира в печени (%), по оси ординат - наполнение желудков (‰). Цифры - номера районов в Охотском море

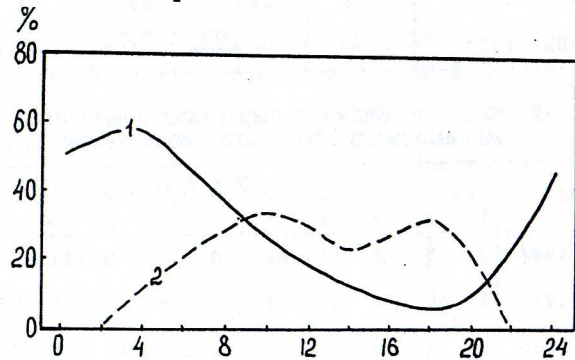


Рис. 10. Доля свежей пищи в желудках минтая в зимне-весенний период в Охотском (1) и Беринговом (2) морях, глубоководная зона (по результатам суточных станций)

так и ночью, поэтому здесь наблюдается до 4-х пиков в течение суток. В глубоководной зоне наблюдается иная картина, которая различна в Охотском и Беринговом морях (рис. 10), что может быть понято только при условии знания особенностей структуры их планктонных сообществ: зимой в Охотском море основу пищи минтая в глубоководных районах составляют эвфаузииды, которые доступны в эпипелагиали только в темное время суток, когда и потребляется основная часть рациона; в Беринговом море в глубоководных районах в это же время основу кормовой базы составляет *Neocalanus cristatus* - 5 копепоиды, которые в зимне-весенний период не покидают эпипелагиали в течение суток. В этих районах минтай питается в основном в светлое время.

Избирательность в питании минтая выражена достаточно четко (рис.11), она прослеживается в течение всех сезонов. Основной пищей в течение большого периода жизни служит макропланктон, особенно следует выделить эвфаузиид, по отношению к которым избирательность особенно велика (Горбатенко, Долганова, 1989) и в пище их доля всегда неизмеримо выше, чем в планктоне. То же относится и к амфиподам, среди которых преобладают гиперииды.

По отношению к копеподам в Охотском море избирательность взрослого минтая отрицательна, это связано с тем, что в отличие от Берингова моря среди копепод крупной фракции преобладают более мелкие виды (*N. plumchrus*, *C. glacialis*, *M. pacifica*, *M. okhotensis*).

Иногда в пище минтая резко возрастает доля аппендикулярий. В Беринговом море это явление обычное, а в Охотском они относятся к резервному корму. Так, летом 1988 г. наблюдалось переключение минтая на питание аппендикуляриями, особенно заметное в прикамчатских и присахалинских водах, где доля эвфаузиид не столь велика, как в других районах. Обычно основу пищи минтая там составляют амфиподы, копеподы, мизиды и нектон. Летом 1988 г. обеспеченность эвфаузиидами в этих районах (5-10) была низкой (табл. 8), и минтай немедленно отреагировал изменением стратегии питания.

Помимо аппендикулярий минтай имеет еще один мощный кормовой резерв - щетинкочелюстных, валовый запас которых бывает еще большим, чем у эвфаузиид (табл. 9). Если в некоторых районах Берингова моря щетинкочелюстные в пище половозрелого минтая могут составлять до 10-15%, а иногда и до 50%, то в Охотском - незначительную долю.

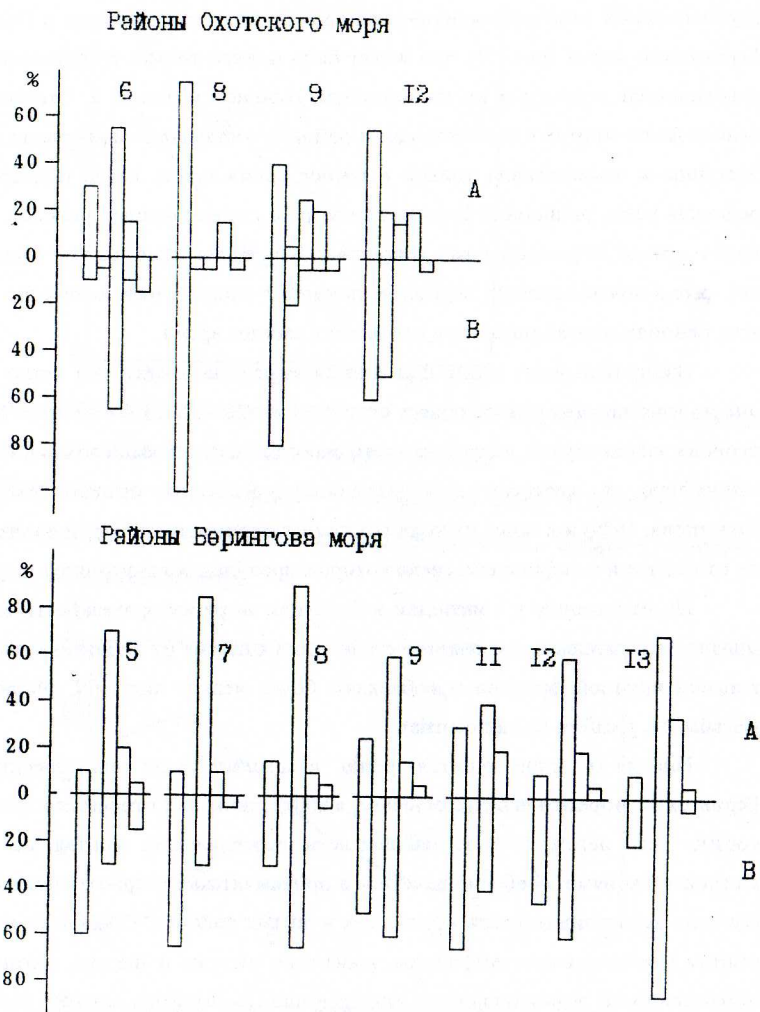


Рис. II. Доля основных групп в макропланктоне (А) и в пище половозрелого минтая (В) в конце зимы - начале весны

(Группы макропланктона расположены в последовательности: 1-эвфаузииды, 2-гиперииды, 3-копеподы, 4-щетинокочелюстные, 5-прочие)

Определенное место в питании минтая занимает и его собственная молодь. Известно, что каннибализм у рыб распространен достаточно широко и не является какой-либо аномалией в поведении вследствие экстремальных условий. У минтая его отмечали практически все, изучавшие его питание (Микулич, 1949; 1954; Mito, 1972; Швецова, 1974; Качина, Савичева, 1987 и др.), и его интенсивность может изменяться в пределах от 0 до 100%. С позиций трофологии каннибализм у минтая имеет положительное значение для вида в целом: поедание собственного потомства позволяет ему косвенно использовать ту часть пищи, которая недоступна взрослым особям для прямого потребления, т.е. зоопланктон мелкой и средней фракций. Это как раз характерно для прибрежного сообщества, где зоопланктон мелких и средних размеров имеет максимальные концентрации, а макропланктон - минимальные.

Но существует механизм, препятствующий тотальному истреблению молоди - это частичная пространственная изоляция разновозрастных групп минтая (Шунтов и др., 1988). Кроме того, каннибализм у минтая носит явно сезонный характер: в весенне-летний период, когда планктонного корма достаточно, а молодь урожая прошлого года подросла, он почти равен нулю. После нереста, по мере подрастания личинок до размеров зоопланктона (30-40 мм), ими начинает питаться как взрослый, так и неполовозрелый минтай.

В восточной части Берингова моря уровень каннибализма более высок, чем в западной, и согласно оценке Мито (Mito, 1972), у минтая длиной 24-31 см достигает 70%, 42-50 - до 84%, крупнее 50 см - до 100%. На наш взгляд это закономерно, т.к. вследствие развитого мелководья там складываются более благоприятные условия для питания личинок и молоди, кормовая база крупного минтая (макропланктон и мелкие мезопелагические рыбы) развита слабее, а плотность скоплений минтая выше. Таким образом половозрелый минтай расширяет кормовую базу, эксплуатируя мелкий планктон через посредство своих личинок и мальков, питающихся недоступным ему мелким планктоном.

5.2. Питание тихоокеанских лососей

Биология тихоокеанских лососей изучается уже многие десятки лет, но до проведения серии специальных комплексных экспедиций ТИНРО с 1985 по 1995 гг. их питание было достаточно хорошо изучено только на ранних стадиях развития - в период жизни в реках, эстуариях и прибрежных водах (Крохин, 1957; Иванков, 1964; Андриевская, 1970; Карпенко, 1979; 1982; Карпенко и Пискунова,

1982; и др.). Что же касается более позднего периода жизни, когда лососи мигрируют далеко в открытые воды, то питание было изучено гораздо слабее, а имевшиеся данные редко охватывали суточную циклику.

В прежние годы обловы лососей в морской период жизни велись исключительно дрейферными сетями, в которые они заходили, как правило, преимущественно в темное время суток. Из приведенных ниже данных будет ясно, что качественных материалов по питанию таким путем получить невозможно, а в применявшиеся тогда тралы лососи попадались случайно.

Только с появлением мощных океанских траулеров и крупногабаритных пелагических тралов оказалось возможным вести обловы лососей любых размеров и в любое время суток. В нашей рыболовной зоне такие работы выполняются только в комплексных экспедициях ТИНРО и, хотя продолжительных рядов еще не накоплено, все материалы являются уникальными (Волков, 1994; 1995; Чучукало, Волков и др., 1994 а, в и т.д.). Есть сведения о том, что американцы в своей зоне также исследуют питание лососей (в частности, стальноголового) по траловым ловам (Pearcy et al., 1988).

Самые массовые виды тихоокеанских лососей в наших морях - горбуша, кета и нерка, по ним набран основной массив материалов и поэтому ниже им уделяется основное внимание. Данные по другим видам (кижуч, чавыча, мальма) менее масштабны, поэтому приводятся как ориентировочные и для сравнения.

Известно, что основная масса лососей находится в наших морях в течение года непостоянно: осенью сеголетки и молодь начинают их покидать, совершая катадромные миграции, при этом в южной части Охотского моря они держатся до середины зимы (Радченко, Волков и др., 1991), а Берингово море покидают уже в начале зимы. Следующий период жизни лососи проводят в Тихом океане, а затем опять возвращаются в те же моря (анадромные миграции), попутно заканчивая преднерестовый нагул, уже в виде половозрелых особей для нереста (горбуша). Молодь и неполовозрелые особи других видов еще 2-4 раза приходит в моря, совершая нагульные миграции (кета, чавыча, кижуч).

Питание сеголеток и молоди тихоокеанских лососей

Сеголетки горбуши, продвигаясь постепенно к океану, питаются достаточно интенсивно, средняя накормленность составляет обычно 100-200 о/ооо, а в отдельных случаях может достигать 300-400 о/ооо. Состав пищи сеголеток весьма разнообразен, но доминирующие виды и группы, как правило,

немногочисленны (рис. 12), причем по мере роста их доля в пище горбуши изменяется быстро: весной и в начале лета основу пищи составляют крупные копеподы - 55-90% (Шершнева и др., 1982; Landingham et al., 1982; Simenstad et al., 1980 и др.); в конце лета и осенью доля копепод снижается, но зато возрастает роль гипернид и эвфаузиид. Это четко просматривается и в наших материалах разных лет из различных районов (Волков, 1996), и по данным других исследователей (Андриевская, 1968; 1970; Шершнева и др., 1982). Зимой преобладание гипернид и эвфаузиид и уменьшение значимости копепод еще более заметны.

Картина питания сеголеток горбуши и кеты, представленная в табл.10, является типичной не только для Охотского моря, но и для Берингова и курило-камчатских вод Тихого океана, хотя в деталях может различаться (см. рис. 12).

В Охотском море (прикурильские воды и район Центральной котловины) в пище сеголеток горбуши преобладают гиперниды *T. japonica*, *Primno nasitora* и эвфаузииды *Th. longipes* и *E. pacifica*, но их значимость в различных районах изменяется, что зависит как от состава планктона, так и его доступности, однако, прослеживается четкая избирательность по отношению к гипернидам: повсеместно гиперниды потребляются горбушей в большем количестве, чем их содержалось в планктоне.

Нектон (к которому мы с долей условности отнесли и креветок) только в районе Южных Курил с тихоокеанской стороны имеет заметное значение в пище горбуши. Интересно, что именно там гиперниды в пище уступают эвфаузидам.

Щетинкочелюстные в пище горбуши встречаются часто, особенно в тихоокеанских водах Курильских островов, где биомасса гипернид невысокая.

Помимо перечисленных видов в отдельных участках прибрежных зон в пище сеголеток горбуши иногда доминируют крылоногие моллюски (Андриевская, 1968; Бирман, 1969), чего не наблюдается в открытых водах.

По данным многих исследователей в пище более мелких сеголеток преобладают копеподы (в среднем 30-80%), амфиподы, эвфаузииды, птероподы и пр., но и доля рыб (личинки, мальки) уже заметна и порой составляет 10-20% (Heard, 1991).

Питание сеголеток кеты ранее было изучено еще меньше, чем горбуши, и не только в морской, но и в эстуарный период жизни (Heard, 1991). Полученные в последние годы в экспедициях ТИНРО материалы проясняют многие стороны

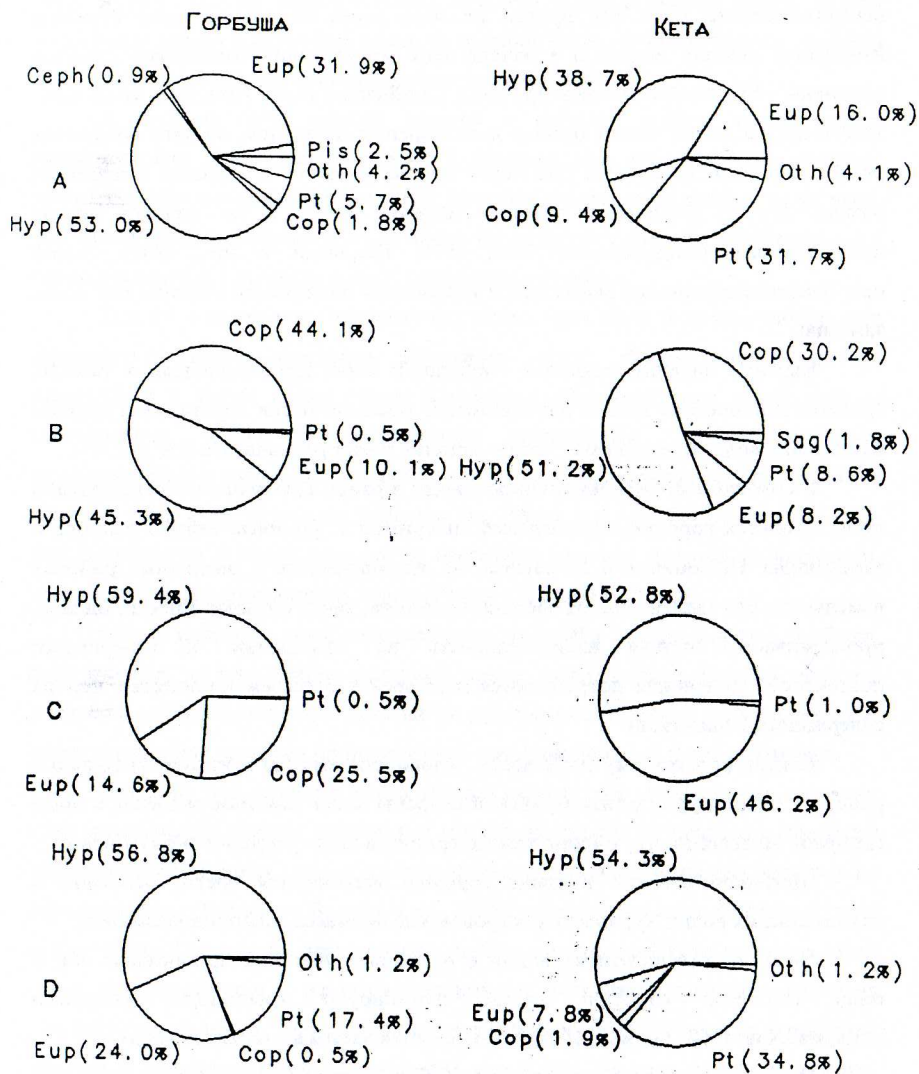


Рис.12. Состав пищи сеголеток горбуши и кеты

А-в Охотском море и прикурильской зоне Тихого океана, ноябрь-декабрь 1991г., В-в Охотском море, октябрь 1985г. (по Горбатенко и Чучукало, 1989), С-Берингово море, сентябрь-октябрь 1986г., D-Курило-Камчатские воды Тихого океана, ноябрь-декабрь 1986г.

этого вопроса. В общих чертах питание сеголеток кеты имеет тот же тип, что и у горбуши: значение крупных копепод (это преимущественно *N. cristatus*) осенью и зимой заметно снижается, основу пищи повсеместно составляют эпипелагические гиперинды, а эвфаузииды в отдельных случаях могут даже доминировать, но в целом их роль в пище невелика; довольно большой может быть доля щетинкочелюстных, аппендикулярных и птеропод, и явно меньше, чем у горбуши, - нектона.

Доля нектона (особенно рыб), как видно из табл.10, в питании сеголеток кеты по сравнению с горбушей незначительна.

Сеголетки кеты в осенне-зимний период также питаются довольно интенсивно и в отдельных случаях их накормленность превышает 200-300 ‰.

Для определения суточной ритмики питания сеголеток горбуши и кеты нами построены "синтетические" гистограммы (рис. 13). По ним просматривается следующая закономерность. После 9-10 утра рыбы начинают активно питаться и одновременно переваривать добычу. С 11-13 до 15-17 дня желудки имеют максимальное наполнение, которое вследствие переваривания плавно уменьшается и к рассвету (6-8 утра) достигает минимума.

Для расчетов суточных пищевых рационов крайне важно учитывать следующее:

1. основное потребление пищи происходит в светлое время;
2. максимальный пик пищевой активности в течение суток только один, в период с 9 до 16-17 часов,
3. в течение суток потребленная пища успевает перевариться полностью.

Материалы по сеголеткам других лососей - нерки, кижуча и чавычи, в отличие от горбуши и кеты, не были столь массовыми, поэтому они осреднены для больших районов.

В питании скатившихся сеголеток и молоди нерки наблюдается (табл. 11) сходство с кетой и горбушей, основу пищи также составляют копеподы (*N. cristatus*), гиперинды (*T. japonica*, *T. pacifica* и *P. macropa*) и эвфаузииды, причем последние доминируют в пище только в районах мористее шельфа. Наполнение желудков нерки меньше, чем у двух предыдущих видов.

В пище молоди кижуча по значимости основные объекты располагаются так: гиперинды, аппендикулярные, эвфаузииды, щетинкочелюстные, т.е. осенью они все еще питаются как типичные планктонофаги.

Таблица 10

Состав пищи сеголеток горбуши (23-27 см) и кеты (22-23 см) в Охотском море (‰) осенью 1991 г. (Волков, 1995)
(Положение районов указано на рис. 2)

Название пище- вого объекта	Р а й о н ы											
	горбуша						кета					
	1	2	3	7	9	10	1	2	3	6	7	9
Кальмары мелкие	2.6	-	-	0.1	1.1	1.0	-	-	-	4.1	0.8	-
ГРИБЫ	0.6	-	13.0	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-
Креветки	-	-	2.8	-	0.8	-	-	2.2	-	-	-	-
Megalopa краба	-	+	-	0.5	0.4	-	-	-	-	-	0.5	-
Thysan. longipes	2.1	-	64.3	33.6	22.8	4.5	2.7	-	7.2	13.7	45.4	19.
Th. raschii	-	-	-	0.9	0.4	-	-	-	-	-	-	-
Th. inermis	-	-	-	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-
Euph. pacifica	-	35.0	-	4.9	1.4	-	0.9	7.5	-	-	-	1.
Themisto japon.	47.8	140	7.8	22.1	15.3	13.5	2.6	95.5	11.3	41.1	10.9	15.
Primno macropa	0.6	10.0	8.3	17.0	18.5	-	0.2	6.8	12.2	43.8	0.8	16.
Gammaroidea	-	-	1.0	-	0.1	-	-	-	-	-	-	0.
Pareuch. japon.	-	-	-	+	0.1	-	-	9.0	-	-	-	-
Neocal. plumchr.	-	-	-	+	0.1	-	-	-	-	-	-	0.
N. cristatus	+	-	-	8.9	+	-	0.1	-	0.3	-	62.9	0.
Limacina helic.	+	-	1.1	-	0.1	-	-	-	-	-	-	0.
Oikopleura sp.	-	-	-	-	4.2	-	-	-	-	-	8.7	40.
Sagitta elegans	7.4	-	6.7	0.4	2.7	-	17.0	-	32.0	34.3	-	5.
Медузы	-	-	-	-	0.4	-	-	-	-	-	-	10.
Прочие	-	-	-	8.3	3.5	-	2.5	-	-	-	-	-
ВСЕГО (‰)	80	185	105	97	72	19	26	121	63	137	130	11

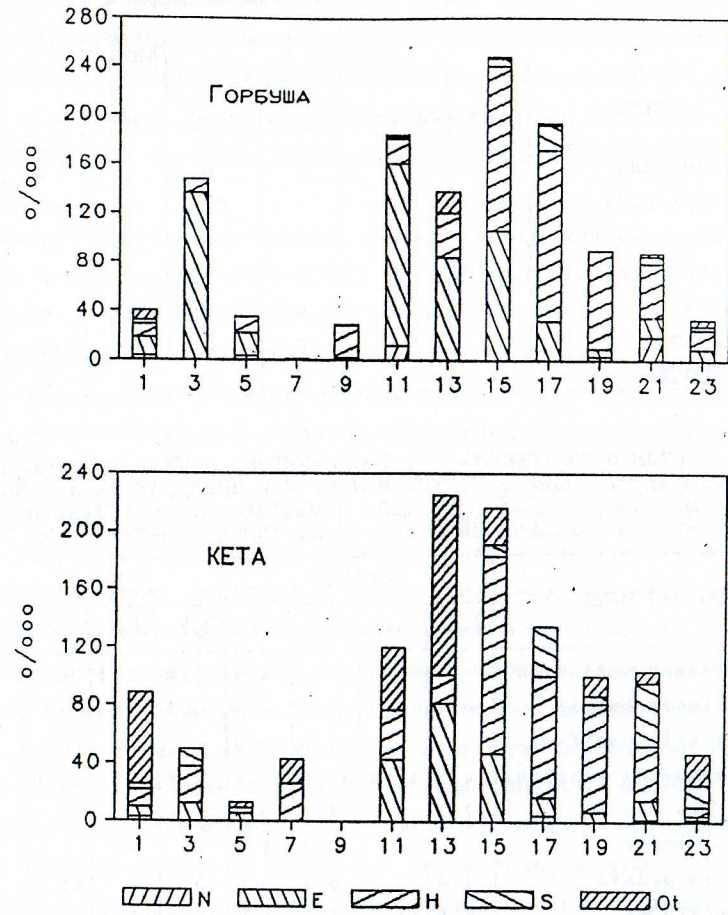


Рис. 13. Суточная ритмика питания сеголеток горбуши и кеты в прикурильских водах Охотского моря и Тихого океана в осенне-зимний период
N-нектон, E-эвфаузииды, H-гиперииды, S-сагитты, Ot-прочие

Состав пиши скатывшихся сетелеток и молоди нерки, кижуча и чавычи в осенне-зимний период (%)

Состав пиши	Н е р к а				К и ж у ч		Ч а в ы ч	
	Охот.	Беринт.	Камч.	Курил.	Охот.	Охот.	Беринт.	Беринт.
Sorepoda	77	0	0	0	0	4	0	0
Ampiproda	14	81	1	95	43	3	3	3
Euphausiacea	5	19	93	0	19	3	6	6
Chaetognatha	0	0	0	5	2	0	0	0
Arpendicularia	0	0	0	0	36	0	0	0
Нергон	3	0	6	0	0	90	91	0
Прочие	1	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 12

Состав и значимость (%) зоопланктона в пише лососей в период их анадромных миграций в Охотском море и в прикурильской зоне Тихого океана лето 1991-95 гг. (З.К.-Западная Камчатка, П.К.-Центральная Камчатка, К-С - Курило-сахалинский район, Т.О.- Прикурильская зона Тихого океана)

Состав пиши	Г о р б у ш а				К е т а				Н е р к а			
	З.К.	П.К.	К-С	Т.О.	З.К.	П.К.	К-С	Т.О.	З.К.	П.К.	К-С	Т.О.
Neocalanus cristatus	-	-	-	7.5	1.4	2.4	0.3	0.5	2.0	4.0	-	-
Eucalanus bungii	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-
Euphausia pacifica	-	-	2.0	10.0	-	-	-	5.0	-	-	-	-
Thysanoessa longipes	4.2	42.4	57.0	33.4	26.6	45.2	16.0	1.5	-	-	-	-
Th. raschii	17.5	-	4.7	0.5	4.9	-	-	0.3	-	-	-	-
Th. inermis	-	-	1.7	1.0	-	-	-	0.9	-	-	-	-
Th. inspinata	1.4	5.0	0.7	3.0	0.7	-	21.5	3.0	-	3.0	-	-
Themisto sp.	56.8	31.9	14.3	14.3	11.2	11.4	5.5	12.1	88.0	60.0	-	-
Decapoda (larvae)	-	0.5	-	0.5	-	-	-	-	-	-	-	-
Coelenterata	-	-	-	-	3.2	-	31.5	2.0	5.0	-	-	-
Clione limacina	1.9	0.2	0.3	1.4	10.0	5.0	10.2	27.5	-	-	-	-
Limacina helicina	4.6	4.0	2.3	8.4	6.7	8.0	9.0	23.2	-	10.0	-	-
Sagitta elegans s.l.	1.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Зоопланктон (%)	88	84	83	80	65	72	94	76	95	73	-	-
Нергон (%)	12	16	17	20	35	28	6	24	5	27	-	-

Из всех рассмотренных выше лососей только молодь чавычи, имея примерно такие же размеры, проявляет себя как настоящий нектонофаг, отлавывая преимущественно мелких рыбам и кальмарах, которые в ее пише составляют 90%. Из планктона в небольшом количестве поедаются эвфаузииды, гипериниды и копенолды (*N. stitatus*). Наполнение желудков в дневное время обычно высокое - 150-250 о/ооо.

Средние стучные районы сетелеток и молоди лососей по нашим данным составили (в % от веса рыб): горбуша (23-27 см) - 3.7%, кета (22-28 см) - 2.5%, нерка (27-40 см) - 1.9%, кижуч (22-25%) - 1.8%, чавыча (25-28 см) - 1.4%.

Питание взрослых лососей в период анадромных миграций

Основные материалы по питанию половозрелых лососей собраны в летних экспедициях 1991-95 гг. во время их анадромных миграций. Результаты осреднены по крупным регионам и приведены в таблицах 12 и 13.

В Беринговом море накопленность и состав пиши горбуши в разных районах и даже на разных станциях сильно различаются, но тем не менее осредненные по районам показатели в определенной мере отражают как избирательность, так и региональные особенности состава ее кормовой базы. Так, в мелководной зоне (кожана половина Каратинского залива) в пише горбуши преобладают Мезалора камчатского краба и рыбы (мойва, мальки северного одноперого терпуга, домпена, зубатки, ликодов и некоторые другие) (рис. 14). "Прочие" составляют незначительную часть (*Randallus goniopus*, *S. limacina*, *T. raschii*). Индекс наполнения желудков горбуши обычно колеблется в пределах от 60 до 150 о/ооо. Гипериниды и птероподы, как известно, принимают участие в изобленном выладе пиши лососей, но и в питании, и в планктоне встречаются там в небольших количествах.

В мелководной зоне Олоторского залива основу пиши горбуши также составляют личинки камчатского краба (*Coesa*), *N. stitatus* и рыбы (мойва, личинки камбал, мальки терпуга). В пещерной зоне между м. Олоторским и о. Каратинским в пише также преобладают рыбы (личинки мойвы, мальки и личинки полупешуйного бычка, мальки окуней), которые составляют около 70 %, и головоногие только 3%. Такими образом, на долю зоопланктона там приходится немногим более четверти (из них половина - гипериниды). Амиптула колебаний ИИ (индекс наполнения желудка) была в пределах 5-110 о/ооо. Т.е. можно вполне уверенно констатировать смену доминирующего вида: в двух первых

Таблица 13

Состав и значимость (%) зоопланктона в пище лососей в период их анадромных миграций в Беринговом море и в тихоокеанской зоне Восточной Камчатки, лето 1991-95 гг. (О.В. - открытые воды Берингова моря, В.К. - Восточная Камчатка, О-К - олюторско-карагинский шельф)

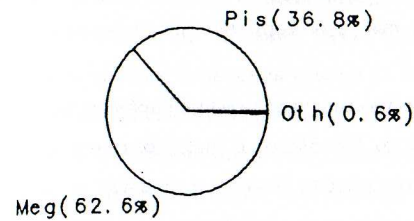
Состав пищи	Горбуша			Кета			Нерка		
	О.В.	О-К	В.К.	О.В.	О-К.	В.К.	О.В.	О-К.	В.К.
<i>Calanus cristatus</i>	5.3	2.5	4.2	0.3	-	-	5.2	0.7	1.6
<i>Eucalanus bungii</i>	-	-	3.0	-	-	-	3.5	-	8.6
<i>Euphausia pacifica</i>	-	-	3.0	-	-	4.7	-	-	6.0
<i>Thysanoessa longipes</i>	24.6	-	16.6	18.2	-	6.7	22.2	-	0.6
<i>Th. raschii</i>	-	-	4.0	-	-	-	2.7	-	0.6
<i>Th. inermis</i>	-	-	3.0	1.3	-	-	-	-	-
<i>Th. inspinata</i>	3.2	-	2.1	1.0	-	3.3	-	-	3.4
<i>Themisto sp.</i>	7.0	-	7.9	4.9	-	1.0	40.9	49.6	31.0
Decapoda (larvae)	1.0	45.5	-	-	-	-	-	41.7	1.8
Coelenterata	-	-	-	8.4	-	11.0	-	-	11.2
<i>Clione limacina</i>	1.0	-	3.0	39.0	22.5	45.0	-	-	1.2
<i>Limacina helicina</i>	5.9	-	9.0	15.7	44.5	12.7	2.5	-	7.0
<i>Oikopleura sp.</i>	-	-	6.2	1.2	-	2.6	-	-	-
Зоопланктон (%)	48	48	62	90	67	87	77	92	73
Нектон (%)	52	52	38	10	33	13	23	8	27

Таблица 14

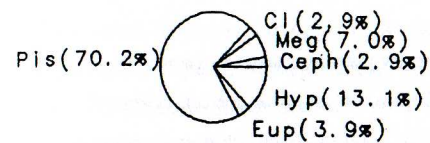
Состав пищи мальмы (о/ооо) в Беринговом море, июль 1992 г.

Район, длина см	Шельфовая зона			Глубоководная зона			
	<20	20-30	>30	<20	20-30	30-40	>40
Cephalopoda	-	0.3	-	-	1.1	-	3.0
Pisces	-	0.3	1.1	7.6	2.3	1.3	15.2
<i>Neocalanus cristatus</i>	-	23.5	25.0	82.9	34.5	2.1	2.2
<i>Thysanoessa longipes</i>	-	-	-	-	-	12.8	18.4
<i>Furcilia, Euphausiacea</i>	279.0	0.7	0.7	+	43.2	-	-
<i>Themisto pacifica</i>	-	40.0	87.0	4.8	103.2	56.9	62.1
<i>Primno macropa</i>	-	-	0.5	-	-	+	0.2
<i>Limacina helicina</i>	-	0.3	0.7	+	-	+	0.1
<i>Clione limacina</i>	1.4	-	-	-	-	-	0.2
<i>Pandalus goniurus, lar.</i>	-	0.2	33.0	-	-	-	-
<i>Zoea Paralith. kamts.</i>	-	0.7	+	-	-	-	-
<i>Megalopa P. kamts.</i>	-	0.7	+	-	-	0.6	-
Индекс наполн., о/ооо	280	67	148	95	184	74	102

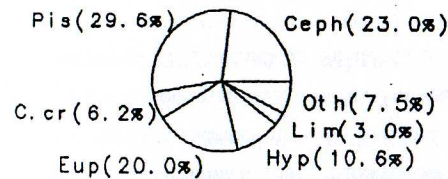
ГОРБУША МЕЛКОВОДНАЯ ЗОНА



ШЕЛЬФОВАЯ ЗОНА

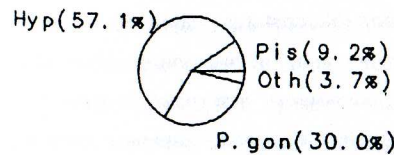


ГЛУБОКОВОДНАЯ ЗОНА

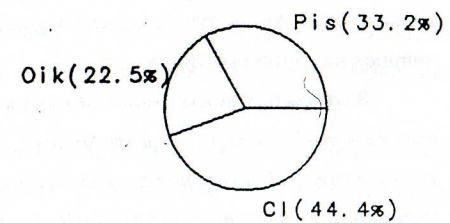


НЕРКА

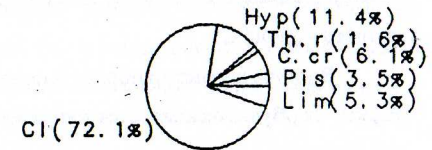
ШЕЛЬФОВАЯ ЗОНА



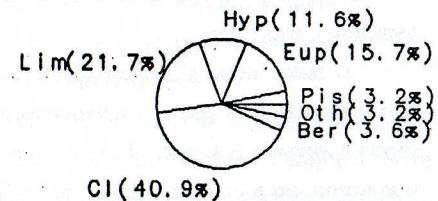
КЕТА МЕЛКОВОДНАЯ ЗОНА



ШЕЛЬФОВАЯ ЗОНА

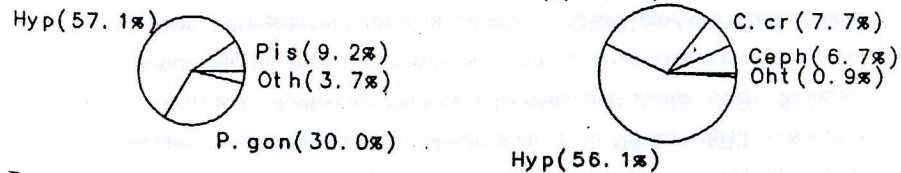


ГЛУБОКОВОДНАЯ ЗОНА



КЕТА

ШЕЛЬФОВАЯ ЗОНА



ГЛУБОКОВОДНАЯ ЗОНА

Nup (56.1%)

Рис. 14. Состав пищи взрослых лососей в Беринговом море летом. (Площадь круга соответствует индексу наполнения желудка, о/ооо)
Обозначения: Pis(ces), Ceph(alopoda), Eup(hausiacea), Th(ysanoes-
sa)r(aschii), Nup(erioidea), C(alanus)cr(istatus), P(andalus)gon-
(iurus), Meg(alopa), Lim(acina), Cl(ione), Sag(itta), Oik(opleura),
Oth(er)-прочие.

районах это личинки крабов, а в последнем - мальки и личинки рыб. Если учесть, что в планктоне шельфовой зоны биомасса личинок краба в 5-6 раз выше, чем в мелководной, то получается, что мальки рыб для горбуши предпочтительнее личинок камчатского краба.

В открытых водах Берингова моря интенсивность питания горбуши порой высока - до 225 о/ооо, но в среднем от 50 до 100 о/ооо. В пище доминируют 3 компонента: рыбы (песчанка, личинки мойвы, камбал, бычков и терпуга), молодь кальмаров и эвфаузииды (*Th. longipes*), за ними идут гиперииды, (*N. cristatus*) и птероподы (*L. helicina*). В отдельных пробах эвфаузииды составляли до 95%, мальки кальмаров - до 95%, гиперииды - до 67%, *L. helicina*, личинки крабов, *N. cristatus* - 30-50%.

Вообще из трех наиболее близких по типу питания видов - горбуши, кеты и нерки - горбуша оказывается наименее разборчивой и наиболее пластичной. Так, практически только у нее в желудках часто попадаются крупные гиперииды *Hyperia medusarum* и *H. galba*, которые являются комменсалами и большую часть жизни обитают на крупных медузах *Cyanea arctica*, которых кета и нерка, по видимому, избегают.

В пище кеты в мелководной зоне доминируют птероподы (*C. limacina*), апендикулярии и рыбы - преимущественно м-эйва, а также личинки и мальки окуня и лисичек (см. рис. 14). Как и у горбуши, в пище мало гипериид, эвфаузиид и копепоид, но в отличие от нее личинки камчатского краба в пище встречаются единично.

В шельфовых районах в пище также доминирует *C. limacina*, но много и планктонных ракообразных - гипериид, копепоид (*N. cristatus* - единственный вид копепоид, составляющий в пище кеты заметную долю) и эвфаузиид. Нектон в питании здесь имеет небольшое значение, кальмары встречаются редко и единично, рыбы часто, но в небольшом количестве (мойва, личинки камбал, мальки бычков, лептоклина, лисички, а также светящиеся анчоусы).

В глубоководной зоне доминирующая группа в составе пищи более разнообразна вследствие обширности района и пятнистости структуры планктонного сообщества, но в каждой точке она редко включала более 2-3 видов. И здесь *C. limacina* составляла более 40%, а если сюда добавить 20-25% *Limacina helicina*, то доля птеропод окажется подавляющей. Значение гипериид и

эвфаузиновых в питании кеты в этом районе было более значительным, чем в остальных. До 10-15% пищи иногда составляли и щетинкочелюстные.

У нерки средние для районов и размерных групп показатели накормленности были на уровне 50-100 о/ооо, но и разброс данных по отдельным пробам был не особенно велик.

Изменение роли отдельных компонентов пищи у разноразмерных особей нерки просматривается достаточно четко. В шельфовой зоне первыми среди доминирующих в пище у нерки длиной 20-30 см были мелкие фурцилии эвфаузиид, затем *N. cristatus* и *T. pacifica*, т.е. те виды, которые доминировали и в крупном зоопланктоне. А в глубоководных районах 68% приходилось на гипериид, биомасса которых была такой же, что и в шельфовых, но там биомасса фурцилий была на порядок ниже, соответственно и их доля в пище была ниже, но и здесь составляла около 9%.

В пище нерки модальной группы 30-40 см (см. рис. 14) и в шельфовой, и в глубоководной зонах абсолютно доминировали гиперииды, за которыми в шельфовой зоне шли личинки углохвостого шримса, личинки и молодь рыб, а в глубоководной - взрослые эвфаузииды, *N. cristatus* и мелкие кальмары. В отличие от кеты в питании нерки птероподы не играют заметной роли.

Преобладание гипериид в пище нерки в весенне-летний период (май-август) характерно и для других районов. Так, в центральных районах Северной части Тихого океана и Берингова моря амфиподы составляют 43%, рыбы-18, кальмары-16, эвфаузиновые-12, копепоиды-7, птероподы-2, прочие-2 (Favorite, 1970).

Отдельно следует уделить внимание питанию берингоморской мальмы, поскольку полученные результаты пока единственные и несут элементы почти абсолютной новизны (Волков и др., 1996).

До настоящего времени считалось (Фадеев, 1984 и др.), что мальма в морской период жизни не покидает побережья, встречаясь не далее 7-9 км от берега. Но в 1991-95 гг. мальма в значительных количествах (до 430 шт/час траления) присутствовала на расстоянии до 150 миль и более от берегов над северной и центральной частями Командорской котловины. При этом численность мальмы в юго-западной части Берингова моря год от года существенно повышалась: в 1991г. - 8.5, в 1992 - 11.44, в 1993 - 22.83 млн.шт.

Средняя длина мальмы в юго-западной части Берингова моря значительно увеличивается по мере удаления от берегов и с запада на восток. Ученная биомасса мальмы составила до 4.4 тыс.т.

Считается, что мальма, как и другие гольцы, питается преимущественно нектоном или придонными видами рыб, но отловленная вдали от берегов мальма питалась почти исключительно зоопланктоном. Учитывая высокую численность мальмы на довольно ограниченной акватории, что оказалось сравнимым, например, с численностью кеты, следует предположить, что она может вступать в конкурентные отношения с традиционными обитателями этих вод.

Мелкая мальма длиной 15-20 см в шельфовой зоне питалась одними фурцилиями, а в глубоководной *N. cristatus*, кроме которого были еще рыбы (мальки терпуга) и *T. pacifica*. У более крупных рыб более 50% рациона повсеместно составляли гипериды (табл. 14). В пище крупной мальмы заметно увеличивается потребление рыб (мальки терпуга).

В общем мальма питается по типу нерки, во всех районах потребление пищи идет активно, индекс наполнения желудков изменяется в широких пределах и в ряде случаев достигает 200-300 ‰.

Для расчета суточных пищевых рационов (СПР) прежде всего необходимо знать суточную ритмику питания. По динамике наполнения желудков в летнее время ритмика питания просматривается только в общих чертах, т.к. темное время составляет несколько часов, и пища в желудках лососей, которые, как известно, преимущественно дневные хищники, не успевает за это время перевариться. Поэтому помимо этого показателя мы использовали еще два: наличие свежей пищи и процент в пробе пустых и слабонаполненных желудков кеты, нерки и горбуши. В Охотском море однозначной картины не получилось, что связано прежде всего с трудностью определения степени переваренности пищи. Ракообразные, составляющие основу пищи нерки и горбуши (личинки декапод, гипериды), обладают мощным панцирем и поэтому по их внешнему виду определить длительность нахождения в желудке практически невозможно. Здесь нужен какой-то иной критерий, может быть, биохимический.

Тем не менее, дневной характер питания в общем выражен достаточно хорошо (рис. 15). Однако, наиболее четко суточная ритмика питания проявляется у берингоморской кеты, основу пищи которой составляют крылоногие моллюски (рис. 16). Дело в том, что быстрее всего в желудках изменяются именно

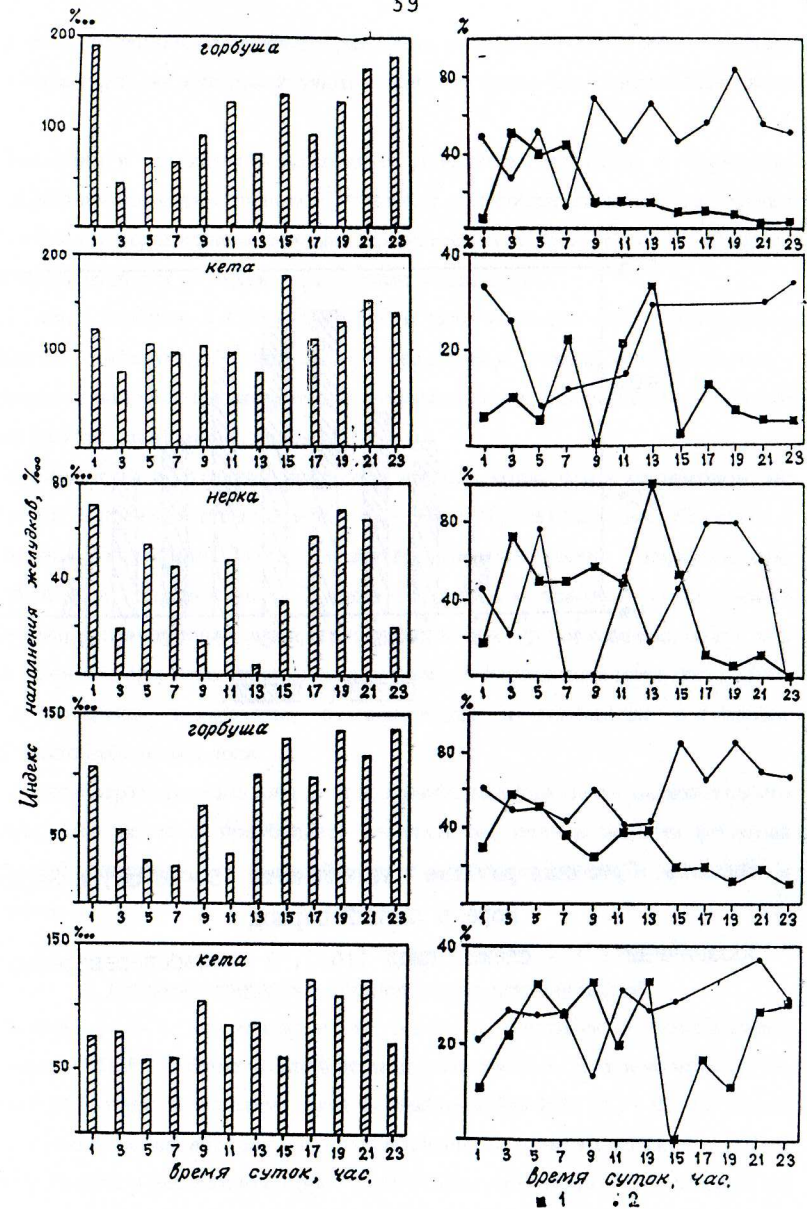


Рис. 15. Суточная ритмика питания лососей в летний период
Обозн.: 1-доля пустых и слабонаполненных желудков,
2-доля желудков со свежей пищей

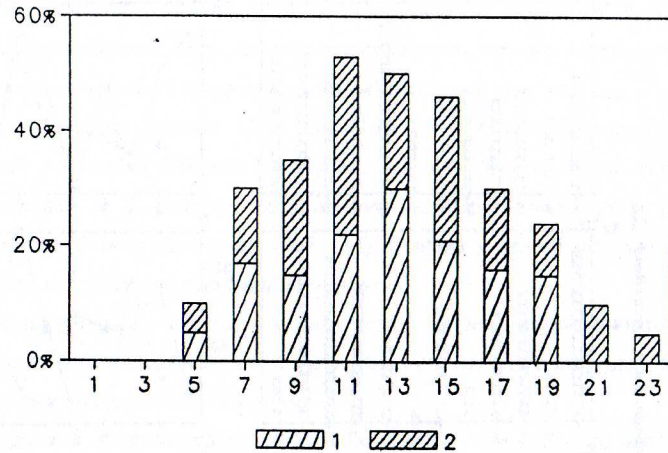


Рис. 16. Суточная ритмика питания кеты (50-70 см) в Беринговом море в летний период

Обозначения: 1 - свежая пища (16.), 2 - слабопереваренная (26.)

птероподы (у лимацины растворяется раковина, а клиона начинает менять форму, сильно вытягиваться), которые являются одним из основных компонентов пищи кеты.

Различия в структуре планктонных сообществ Охотского и Берингова морей накладывают определенный отпечаток и на питание лососей. Это хорошо проявляется по усредненным данным, приведенным в табл. 12 и 13. Главные различия сохраняются из года в год и состоят в следующем.

В пище горбуши в Охотском море и тихоокеанских водах преобладает зоопланктон - эвфаузииды и гиперииды; в Беринговом - нектон, в зоопланктоне - эвфаузииды, крылоногие и гиперииды в открытых водах, а в шельфовых личинки декапод (углохвостый шримс, крабы).

В пище кеты в Охотском море доля нектона выше, чем в Беринговом, но это не рыбы, а преимущественно мелкие кальмары. В водах Западной Камчатки и Центральной котловины кета питается преимущественно эвфаузиидами, крылоногими и гипериидами, в Курило-Сахалинском районе - крылоногими моллюсками, кишечноротовыми, и эвфаузиидами, а в тихоокеанских водах, как и в Беринговом море, крылоногими моллюсками. В Беринговом море они в пище кеты доминируют повсеместно, а эвфаузииды и гиперииды составляют сравнительно небольшую долю.

В пище нерки доля нектона хотя и значительна (это почти исключительно кальмары), все же везде преобладает зоопланктон, причем во всех регионах доминируют гиперииды - в большей степени в Охотском море, в меньшей - в Беринговом.

6. Ресурсы планктона и обеспеченность нектона пищей

Запасы рыб в эпипелагиали по оценкам, сделанным в комплексных экспедициях ТИНРО, в летне-осенний период составляли: в Охотском море (1984-88 гг.) 9.9-14.3 млн.т, в западной части Берингова (1986-1987 гг.) - 6.5-7.8 млн.т. При этом наблюдалось абсолютное доминирование минтая: в Охотском море он составлял 75-82%, в Беринговом море - 85-93%. Соответственно и его влияние на планктонное сообщество эпипелагиали оказывалось определяющим.

Величина кормовых ресурсов рыб эпипелагиали, т.е. общий запас макропланктона, также имела существенные межгодовые колебания, особенно в отдельных районах (Шунтов, Волков и др., 1993). Однако, если сравнивать

суммарные показатели кормовой базы, то эти колебания не выглядели столь внушительно: в Охотском море (1984- 1989 гг.) их размах составлял 172-309 млн.т, а в западной части Берингова моря (1986-1990 гг.) - 66-92 млн.т. Или, если оценивать состояние кормовой базы в месячных рационах всего nekтона, то для Охотского моря в целом она составляла величины 14-20, а для Берингова моря - 8-28 рационов. Таким образом, внешне величины выглядят весьма сходными.

Еще один показательный критерий состояния кормовой базы и обеспеченности nekтона пищей - соотношение биомасс кормового зоопланктона и рыб под единицей площади. Оценка кормовых ресурсов по этому критерию, приведенная на рис. 17, дает возможность выделить наиболее напряженные участки и зоны, в которых следует ожидать и более напряженных конкурентных отношений и более сильного пресса на планктонное сообщество. В Охотском море это центральная область северного шельфа с минимальными значениями в притауйском районе и восточный сахалинский шельф, а также южно-курильские воды со стороны Тихого океана. В западной части Берингова моря это еще более обширная область, особенно выделяются районы Олоторско- Карагинский и Олоторско-Наваринский. При этом в определенные моменты nekтон там использует резервные кормовые объекты, как это происходило в конце 80-х гг. в районе восточно-сахалинского шельфа, когда в посленерестовый период минтай с обычной пищи переключался на аппендикулярий.

Приуроченность "напряженных" участков к мелководным и надшельфовым участкам вполне закономерна: во-первых, здесь, как правило, наблюдается наибольшая плотность nekтонных и придонных рыб (многие из которых также потребляют планктон в значительных количествах, например, лиманды); а во-вторых, ресурсы планктона там не могут пополняться, как в глубоководных районах, за счет мигрантов из мезопелагиали.

Если влияние минтая на планктонные сообщества достаточно заметно (Шунтов, Волков и др., 1993), то влияние лососей, численность и биомасса которых меньше, чем у минтая, на порядок и больше (их доля в Охотском и Беринговом морях обычно не превышала 2% от всех рыб эпипелагиали), а пребывание их в морях ограничено временем их анадромных или катадромных миграций, на первый взгляд кажется несущественным. Но если сравнить их суммарные рационы (мы взяли за основу 60-суточные) и запасы массовых групп или видов планктона, составляющих основу пищи лососей в верхней эпипелагиали

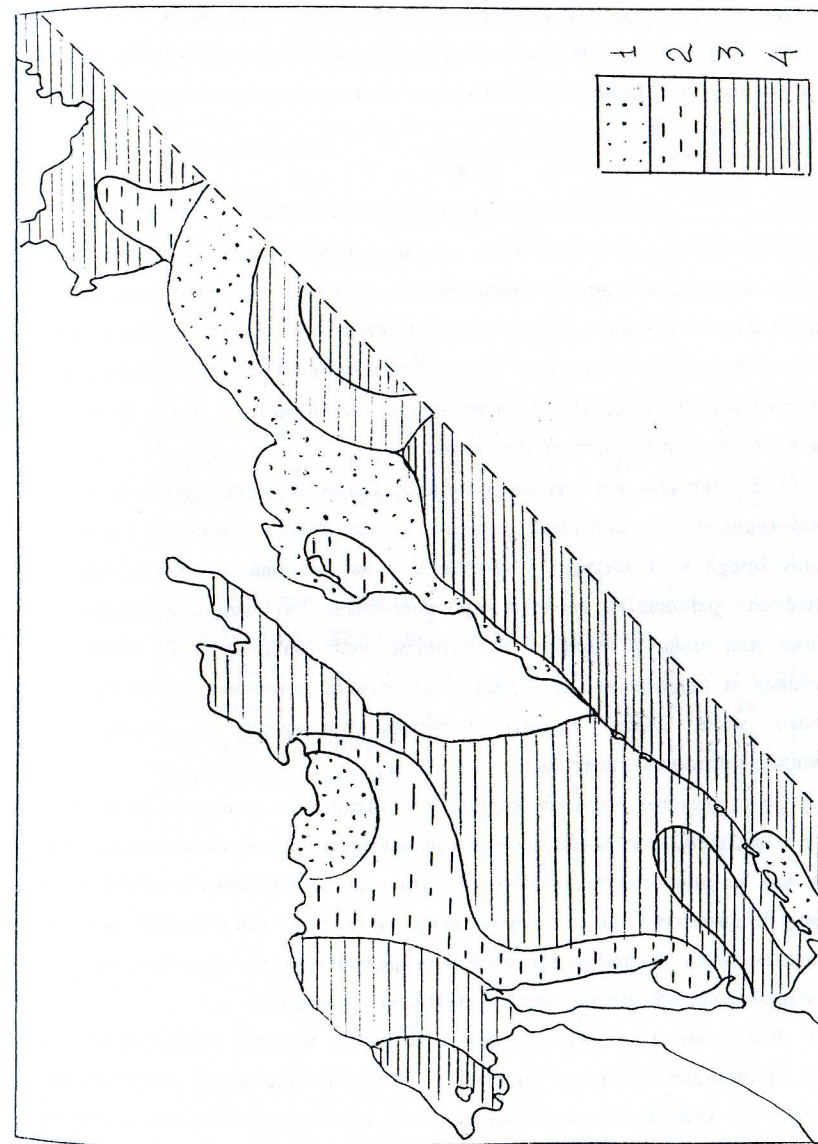


Рис. 17. Горизонтальное распределение критерия: соотношение биомасса макропланктона — биомасса рыб в эпипелагиали. Обозначение: 1 — 0—10, 2 — 10—20, 3 — 20—50, 4 — более 50

(табл. 15), то окажется, что это влияние на эвфауниид и особенно амфипод в некоторых районах может быть более заметным, а в случае с крылоногими моллюсками, особенно *Clione limasina*, выедание может оказаться близким к тотальному. Но и копеподы, вследствие более слабого развития эвфауниид в Беринговом море по сравнению с Охотским, также оказываются зависимыми от прессы со стороны лососей.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ

1. Получены количественные характеристики для трех основных планктонных сообществ: прибрежного, надшельфового и открытых вод. Анализ доминирующих по биомассе видов позволяет установить общие закономерности и различия между сообществами. В планктонных сообществах эпипелагиали повсеместно первые 10 доминирующих видов составляют не менее 85-90%, а первые 2-3 вида - более 50% от общей биомассы.

2. В Беринговом море летом, осенью и зимой на первом месте в списке доминирующих видов в большинстве районов стоит *Sagitta elegans* s.l., а весной - *Eucalanus bungii* и *S. elegans*; в Охотском - эвфаунииды: в мелководных и надшельфовых районах *Th. gaschii*, в глубоководных - *Th. longipes*, копеподы (*N. plumchrus* или виды р. *Metridia* в глубоководных районах и *P. minutus* в прибрежных и надшельфовых водах), а *S. elegans* занимает 2-4 места. Т.е. Берингово море можно назвать сагиттово-копеподным, а Охотское - эвфауниидно-копеподно-сагиттовым.

3. Во все сезоны биомасса крупного зоопланктона выше чем суммарная мелкого и среднего, причем она держится на высоком уровне и в зимне-весенний период, как за счет соматического роста животных и снижения интенсивности питания у большинства массовых представителей нектона, так и за счет перехода в крупную фракцию подрастающих особей из средней и мелкой фракций, поэтому обеспеченность пищей нектона остается достаточно высокой.

4. Вследствие крупномасштабных изменений климато-океанологических условий происходит изменение видового состава и количества потребителей планктона, что сказывается и на планктонных сообществах. На это указывает также синхронное понижение биомассы копепод, эвфауниид, гиперинид и щетинкочелюстных в ряде районов Охотского и Берингова морей в период с 1989

Таблица 15
Запас в планктоне основных кормовых компонентов пищи лососей и их содержание в 60-суточных рационах (тыс.т) в летний период

Компоненты пищи	Охотское море	Курило- тихоок. воды	Берин- гово море	Тихоок. воды Камчатки
	1994 г.		1995 г.	
<i>Euphausiacea</i>	17360	4690	1262	786
60-суточный рацион	88	40	44	6
Кол. 60-сут. рационов	197	117	29	131
<i>Amphipoda</i>	1540	1210	293	413
60-суточный рацион	122	40	19	10
Кол. 60-сут. рационов	13	30	15	41
<i>Copepoda</i>	20130	12730	272	2054
60-суточный рацион	6	12	6	1.2
Кол. 60-сут. рационов	3355	1060	45	1710
<i>Pteropoda</i>	46	65	40	151
60-суточный рацион	10	22	42	43
Кол. 60-сут. рационов	5	3	<1	3.5

по 1991 гт., что может быть связано как с положительными аномалиями в термике вод, так и с крупными изменениями в нектонных сообществах.

5. Интенсивность питания минтая в течение года изменяется в широких пределах и зависит как от сезонной динамики кормовой базы, так и от физиологического состояния минтая. Значимость нектона наиболее высока в осенний и зимний периоды и снижается в весенне-летний.

Во время нереста минтай практически не питается, а затем в период посленерестового нагула интенсивность питания резко возрастает и накормленность достигает 500-1000 ‰. По мере накопления запасов жира, который депонируется у минтая только в печени, интенсивность питания снижается и в зимний период режим питания можно оценить как поддерживающий.

6. Суточная ритмика в питании минтая может быть выражена в различной степени, что зависит от наличия и доступности пищи. В шельфовой зоне, где пища доступна для минтая круглосуточно, он может активно питаться круглые сутки, там наблюдается до 4-х пиков. В зависимости от качественного состава кормовых полей максимальная пищевая активность может приходиться на темное или светлое время суток.

7. В осенне-зимний период основу пищи молоди (22-28 см) горбуши, кеты, нерки и кижуча составляет макропланктон, и только скатившаяся молодь чавычи к этому времени уже почти полностью переходят на питание рыбами и кальмарами. В это время видовая избирательность в питании уже хорошо заметна, она сохраняется и у половозрелых особей: у кеты в доминирующую группу входят птероподы, у нерки - гиперииды, у горбуши возрастает роль нектона. Молодь всех лососей питается интенсивно, их средне-суточные рационы составляют (в процентах от веса рыб): у горбуши - 3.7, кеты - 2.5, нерки - 1.9, кижуча - 1.8, чавычи - 1.4.

8. В разных районах доминирующие виды в пище взрослых лососей могут меняться, но список их невелик. Каждый вид лососей имеет свой излюбленный набор компонентов пищи: у горбуши нектон (рыбы и кальмары) и личинки декапод в мелководных районах и эвфаузииды в глубоководных. В питании кеты явно прослеживается кλιοно-лимациновая специализация, а затем следуют гиперииды и эвфаузииды. В пище нерки чаще всего доминируют гиперииды.

Питание мальмы по предпочтению гипериид было сходно с неркой, но кроме них большое значение имеет и *N. cristatus*.

При сравнении состава доминирующих групп в пище лососей с составом доминирующих групп в крупной фракции планктона оказывается, что основное место в питании принадлежит недоминирующим группам - гипериидам, личинкам декапод, крылоногим моллюскам.

9. Как молодь, так и взрослые лососи имеют одинаковую суточную ритмику питания: максимальная пищевая активность проявляется ими в светлое время суток. Наибольшее количество пустых и слабонаполненных желудков наблюдается в предрассветные часы, из чего следует, что в течение суток пища успевает почти полностью перевариться. Вследствие того, что основную часть пищи лососи находят в верхней эпипелагиали в светлое время суток, обеспеченность их пищей следует рассчитывать по обловам верхнего 50-метрового слоя. Вертикальная разобщенность скоплений лососей и минтая и особенности суточной ритмики питания в значительной степени снижают их пищевую конкуренцию. Общая доля лососей в нектоне эпипелагиали невелика (1-2%), но их влияние на виды и группы планктона, доминирующие в их пище (птероподы, гиперииды, а в ряде случаев и эвфаузииды), оказывается существенным.

10. Несмотря на значительные резервы кормового планктона в исследованных морях, по критериям, в основу которых положено соотношение планктон-нектон и суммарные рационы, оказалось возможным выделить зоны с напряженным состоянием кормовой базы эпипелагиали. Эти расчеты могут быть звеньями прогнозирования экологической и промысловой ситуаций. Перспектива развития планктонных и нектонных сообществ может быть оценена как период их стабилизации в период с 1995 по 2010 гт.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Виноградов М.Е., Волков А.Ф., Семенова Т.Н. Амфиоподы-гиперииды Мирового океана. - Л.: Наука, 1982, 492 с.

2. Волков А.Ф. Фракционная обработка сетных сборов пресноводного планктона. - Деп. в ВИНТИ, 11.02, 1982, No 151-82, 10 с.

3. Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Долганова Н.Т., Чучукало В.И. Кормовая база промысловых пелагических рыб Охотского моря. Тез. докл. Всес. совещ. "Исследование и рациональное использование биоресурсов Дальневосточных и северных морей СССР...", Владивосток, 15-17 октября 1995 г. С.111-112.

4. Волков А. Ф. Состояние кормовой базы основных промысловых объектов Охотского моря в осенний период. В кн.: Трековые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1986. с. 122—133.
5. Волков А. Ф. Горизонтальная структура планктонного сообщества Каратинского залива. — Биология моря, 1988, № 4, с. 19—24.
6. Волков А. Ф. Состояние планктонного сообщества эпипелагиали западной части Берингова моря в зимне-весенний период. — Коллективные исследования экосистемы Берингова моря: сборник научных трудов — М. Изд-во ВНИРО, 1995. С. 311—315.
7. Волков А. Ф., Ефимкин А. Я. Планктонные сообщества и кормовая база рыб эпипелагиали Берингова моря в осенний период. — Изв. ТИНРО, 1990, т. 111, с. 94—102.
8. Волков А. Ф., Горбатенко К. М., Ефимкин А. Я. Стратегия питания минтая. — Изв. ТИНРО, 1990, т. 111, с. 123—132.
9. Волков А. Ф., Ефимкин А. Я. Суточная ритмика питания и суточные пищевые рационы планктоноядных рыб Берингова моря в осенний период. Тез. Докл. Всес. конф. "Питание морских рыб и использование кормовой базы как элементы промыслового прогнозирования." Мурманск, 1988. С. 35—36.
10. Волков А. Ф., Чучукло В. И. Состав и распределение мезопланктона в Беринговом море (по исследованиям ТИНРО 1949—1982 гг.). Изв. ТИНРО, т. 110, 1985. С. 121—128.
11. Волков А. Ф., Чучукло В. И. Состав и распределение мезопланктона в Охотском море в весенне-летний период (по исследованиям ТИНРО 1949—1982 гг.). Изв. ТИНРО, т. 110, 1985. С. 125—128.
12. Волков А. Ф., Чучукло В. И. Сезонная динамика мезопланктона Японского моря (по исследованиям ТИНРО 1949—1969 гг.). — Сельдьевые северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1985. — С. 140—146.
13. Волков А. Ф., Горбатенко К. М. Структура планктонных сообществ эпипелагиали Охотского и западной части Берингова моря в летне-осенний период. Ш. Всесоюз. конф. по морской биологии (октябрь 1988 г., Севастополь), часть 1. Киев, 1988. С. 112—113.
14. Волков А. Ф. Особенности питания горбуши, кеты и нерки во время антарктических миграций. // Изв. ТИНРО, 1994, т. 116, С. 128—136.
15. Волков А. Ф., Чучукло В. И., Ефимкин А. Я., Габов И. Питание кижуча (*Oncorhynchus kisutch* Walbaum) в Охотском море и северо-западной части Тихого океана. // Вопр. ихтиол. 1995. Т. 35. № 6. С. 840—843.
16. Волков А. Ф. Питание молодых дальневосточных дососей в Охотском море в осенне-зимний период. Океанология, 1996, т. 36, вып. 1. С. 80—85.

17. Волков А. Ф., Чучукло В. И., Раученко В. И., Ефимкин А. Я., Кузнецова Н. А. Питание мальмы в Беринговом море в летний период. Океанология, 1995, т. 35, вып. 6. С. 909—915.
18. Волков А. Ф. О методике взятия проб зоопланктона. — Известия ТИНРО, 1996, т. 119 С. 306—311.
19. Инструкция по сбору и первичной обработке планктона в море. (Сост. А. Ф. Волков, Е. П. Каредян, М. С. Кун) — Владивосток, ТИНРО, 1980, 46 с.
20. Рекомендации по экспресс-обработке сетного планктона в море. (Сост. А. Ф. Волков) — Владивосток, ТИНРО, 1984, 31 с.
21. Раученко В. И., Волков А. Ф., Фигуркин А. Д. О зимнем нагуле горбуши в Охотском море. — Биология моря, 1991, № 6. С. 88—90.
22. Раученко В. И., Волков А. Ф., Балазов А. А., Мельников И. В. Состав и элементы структуры ихтиоцены верхней эпипелагиали в юго-западной части Берингова моря летом 1992 г. Владивосток, 1994. ТИНРО. Дел. во ВНИЭРХ 28.02.94 г. № 1253. 40 с.
23. Раученко В. И., Мельников И. В., Волков А. Ф., Семеновичко А. Ю., Габов И. И., Михеев А. Д. Условия среды, состав планктона и нектона эпипелагиали южной части Охотского моря и сопредельных океанских вод летом 1994 г. и их межгодовая динамика в 1990—х гг. — Биология моря, 1996 (в печати), 33 мпс.
24. Раученко В. И., Мельников И. В., Волков А. Ф., Семеновичко А. Ю., Габов И. И., Михеев А. Д., Черкашин С. А., Старовойтов А. Н. Состав планктонных и нектонных сообществ в эпипелагиали северной части Охотского моря осенью 1994 г. — Биология моря, 1996 (в печати), 20 мпс.
25. Раученко В. И., Волков А. Ф., Фигуркин А. и др. Особенности сезонного состояния планктонных и рыбных сообществ. Количественные исследования экосистемы Берингова моря: сборник научных трудов — М. Изд-во ВНИРО, 1995. С. 329—335.
26. Рукводство по изучению питания рыб. (Сост. В. И. Чучукло и А. Ф. Волков). // Владивосток, ТИНРО, 1986. 32 с.
27. Чучукло В. И., Волков А. Ф. Распределение биомассы сестона в северной части Тихого океана в верхнем 100-метровом слое весной и летом. // Динамика численности промысловых животных дальневосточных морей. Владивосток, ТИНРО, 1986. С. 28—34.
28. Чучукло В. И., Волков А. Ф., Ефимкин А. Я., Багадеров А. И. Распределение и питание чавычи (*Oncorhynchus tshawytscha*) в северо-западной части Тихого океана. Изв. ТИНРО, 1994, т. 116, С. 137—141.
29. Чучукло В. И., Волков А. Ф., Ефимкин А. Я., Кузнецова Н. А. Питание и суточные рационы нерки (*Oncorhynchus nerka*) в летний период. Изв. ТИНРО, 1994, т. 116, С. 122—127.

30. Шунтов В.П., Волков А.Ф., Матвеев В.И., Чеблуква Л.В., Гудзь А.В. Особенности формирования продуктивных зон в Охотском море в осенний период. //Биология моря. 1986. No 4. С.57–65.
31. Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообществ рыб пелагиали западной части Берингова моря. //Биология моря. 1988. No 2. С.56–65.
32. Шунтов В.П., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я. Состав и современное состояние сообществ рыб пелагиали тихоокеанских вод Камчатки и Курильских островов. //Биология моря. 1988. No 4. С. 54–62.
33. Шунтов В.П., Волков А.Ф., Абакумов А.И., Швыдкий Г.В., Темных О.С., Вдовин А.Н., Старцев А.Н., Шебанова М.А. 1990. Состав и современное состояние сообществ рыб эпипелагиали Охотского моря. //Вопросы ихтиологии. 1990. Т.30, вып.1. С.587–597.
34. Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. – Владивосток, ТИНРО, 1993. – 426 с.
35. Chuchukalo V.I., Volkov A.F., Efimkin A.Ya. and Kuznetsova N.A. 1995. Feeding and Daily Rations of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) During the Summer Period // NPAFC Doc. 125. 9 p.
36. Shuntov V.P., Sobolevsky E.I., Volkov A.F. The composition and the present state of pelagic fish communities in the western Bering sea. NOAA Techn. mem. F/NWS-163, 1988, 9–21 July. Pp.231–245.
37. Shuntov V.P., Sobolevsky E.I., Volkov A.F. The composition and the present state of pelagic fish communities in the western Bering sea. Proc. Int. Symp. Biol. Mgmt. Walleye Pollock. Nov. 1988, Anchorage, Alaska. P. 523–535.
38. Volkov A.F. Changes in Plankton Community of Okhotsk Sea //North Pacific Marine Science Organization (PICES). Fourth Annual Meeting. Abstracts. Oct. 16–22. 1995. Qingdao, P.R. of China. 4AM1995–BIO30, p. 70–71.
39. Volkov A.F. Specific Features of Feed of Bering Salmons in Summer Period // North Pacific Marine Science Organization (PICES). Fourth Annual Meeting. Abstracts. Oct. 16–22. 1995. Qingdao, P.R. of China. 4AM1995–BER21, p. 71.
40. Volkov A.F., Chuchukalo V.I., Efimkin A.Ya. 1995. Feeding of Chinook and Coho Salmon in the Northwestern Pacific Ocean // NPAFC Doc. 124. 12 p.
41. Volkov A.F., Efimkin A.Ya. and Chuchukalo V.I. Feeding Habits of Pacific Salmon in Okhotsk Sea in Summer //North Pacific Marine Science Organization (PICES). Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent Areas. Abstracts. June 19–24. 1995. Vladivostok, Russia. OSW1995–FISBIO64, p. 77.
42. Volkov A.F., Efimkin A.Y., Chuchukalo V.I. Feeding Habits of Pacific Salmon in the Sea of Okhotsk and in the Pacific Waters of the Kuril Islands in Summer 1993 //Pices Scientific Report № 6. Vladivostok, Sept. 1996. P. 400–402.