

УДК 597.553.2.574.622

КОРМОВАЯ БАЗА И ПИТАНИЕ ОХОТОМОРСКОЙ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) В ПЕРИОД МОРСКИХ МИГРАЦИЙ В ОХОТСКОМ МОРЕ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ВОДАХ ТИХОГО ОКЕАНА

© 2025 г. К. М. Горбатенко¹, И. В. Мельников^{1, *}, А. А. Байталюк¹,
Н. В. Колпаков²

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

²Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — СахНИРО, Южно-Сахалинск, Россия

*E-mail: igor.melnikov@tinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 20.02.2024 г.

После доработки 17.05.2024 г.

Принята к публикации 12.07.2024 г.

Кормовая база горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в период её морских миграций в Охотском море (август–декабрь), несмотря на значительные изменения, достаточна для нагула и миграций молоди этого вида. Суточный рацион, по многолетним данным, у молоди охотоморской горбуши летом составлял 7–10, осенью 4.0–4.5% массы тела. В начале зимнего периода, в декабре, биомасса кормового планктона в эпипелагиали прикурильских вод Охотского моря и северо-западной части Тихого океана снижалась в среднем в 1.5 раза, в верхней эпипелагиали — более чем в два раза. Однако накормленность молоди горбуши в декабре по сравнению с октябрём–ноябрём снижалась незначительно в основном за счёт крупных интерзональных копепод (Сорерода) в связи с их сезонными миграциями на зимовку в мезопелагиаль. В типично зимний период, в январе, наблюдались минимальная биомасса кормового планктона (в среднем 204.1 мг/м³) и низкая накормленность горбуши (суточный рацион 3.1%). В конце февраля–начале апреля (зимне-весенний период на большей части исследованной акватории) крупные интерзональные копеподы после зимовки мигрируют в эпипелагиаль, их доля в кормовом планктоне составляла 48.9%, в результате средняя биомасса последнего увеличивалась более чем в два раза (до 459.4 мг/м³). Накормленность горбуши также увеличивалась (суточный рацион 3.6%). В весенний и летний периоды биомасса кормового планктона в эпипелагиали значительно возрастала и составляла соответственно 718.7 и 820.2 мг/м³. Горбуша интенсивно питалась до начала преднерестовых миграций. В июле, несмотря на благоприятную кормовую базу, накормленность мигрирующей преднерестовой горбуши была минимальной: в открытых водах суточный рацион составлял 3%, ближе к берегу — 1–2%.

Ключевые слова: горбуша, кормовая база, питание, Охотское море, северо-западная часть Тихого океана.

DOI: 10.31857/S0042875225010063, **EDN:** COGPVW

Экологическая роль тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*) непостоянна, поскольку они осуществляют перенос энергии прямо или косвенно на различных трофических уровнях в нескольких экосистемах (пресноводных, эстуарных, морских, океанических). Изменение

климатических условий в период жизненного цикла лососей, может влиять на количество и качество скатившейся молоди, её выживание и развитие в морских условиях, а также на распределение рыб, их численность, темпы роста и кормовую базу на разных этапах онтогенеза

(Шунтов, Темных 2008). Шунтов и Темных (2011) указывали, что как в морях, так и в океане количественные и качественные характеристики кормовой базы во многом зависят от гидрологического фона и интенсивности динамики вод. Поэтому для прогнозирования определяющего вылов возврата тихоокеанских лососей на нерестилища следует учитывать наряду с кормовой базой изменения океанологических условий в различных биотопах (участках) в период морских миграций, которые, в конечном счёте, определяют размерно-массовые характеристики лососей на разных этапах морского периода жизни.

Размеры и масса молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* к концу морского периода жизни (ноябрь–декабрь), на первый взгляд, должны определять успешность дальнейших миграций (уровень смертности) в тихоокеанских водах и численность возвращающихся на нерестилища рыб, то есть являться отправной точкой для прогнозирования возврата и вылова преднерестовых особей этого вида. С данной концепцией согласны многие авторы (Parker, 1971; Willette et al., 1999; Beamish, Mahnken, 2001), причём некоторые из них уровень смертности напрямую связывают с размером особей к концу морского периода жизни, перед миграцией в тихоокеанские воды (Pearcy, 1992). Однако другие исследователи (Шунтов, Темных, 2008, 2011; Найдено, Темных, 2016) считают, что далеко не всегда размеры молоди горбуши можно использовать в качестве индикатора её последующих возвратов, так как выживание рыб в морской период жизни зависит как от стартовых условий во время ската, так и от сложившихся условий осенью в морях и зимой в тихоокеанских водах. То есть один из факторов не следует рассматривать как жёстко лимитирующий численность горбуши в зимний период. Вероятно, комплексное воздействие биотических и абиотических факторов в той или иной степени может влиять на выживаемость вида в океане.

Цель работы — обобщить материалы по составу и обилию планктона, а также питанию охотоморской горбуши в течение всего её морского жизненного цикла, выявить комплексное воздействие различных факторов на выживаемость горбуши, на основании данных по размерно-массовым показателям рыб оценить их рост в летне-осенний период в Охотском море и зимне-весенний и летний периоды в северо-западной части Тихого океана (СЗТО).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работу выполняли в рамках раздела экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей тематического плана ТИНРО, а в её основу положена информация, полученная при проведении комплексных экспедиционных макросъёмок. Данные за зимне-весенние месяцы в западной части Субарктического фронта представлены по результатам съёмок, проведённых в декабре 2021, январе 2019 и феврале–мае 2009–2011 гг. (рис. 1). Работы проводили в различных водных массах — трансформированных субарктических, зоне смешения и субтропических. При расчётах данные по сетному планктону в субарктических водах и зоне смешения показали близкие значения, поэтому их объединили. Летние экспедиции (июнь–июль) в тихоокеанских водах у Курильских о-вов и осенние работы в Охотском море (октябрь–ноябрь) стандартизированы, выполняются ежегодно, схемы станций приведены в цитируемых работах (Шунтов, Темных, 2008, 2011).

Во всех экспедициях выполняли типовой комплекс работ: траловые макросъёмки, во время которых учитывали состав и биомассу нектона и крупных медуз, и гидробиологические станции, на которых проводили сбор данных о составе и количественном распределении сетного планктона и питании нектона, а также сбор биостатистических материалов, характеризующих состояние и размерно-возрастную структуру гидробионтов.

Планктон облавливали в слое 0–200 м (0 — дно при глубине менее 200 м) большими сетями Джели (площадь входного отверстия 0.1 м², сито с ячейей 0.15 мм) и обрабатывали по единой методике, принятой в ТИНРО, с введением поправок на недолов (Волков, 2008). Облавливаемый горизонт 200–0 м выбран в связи с тем, что особи горбуши в позднеосенний и зимне-весенний периоды совершают вертикальные миграции в слое до 150 м (Шунтов, Темных, 2008, 2011).

Для оценки кормовой базы в 2009–2011, 2019 и 2021 гг. обработаны 448 проб планктона из Охотского моря, в том числе 298 проб осенью (октябрь–ноябрь) и 21 проба зимой (декабрь). Из СЗТО обработана 491 проба, в том числе зимой и в начале весны (декабрь–март) — 179, весной (апрель–май) — 46 и летом (июнь–июль) — 266.

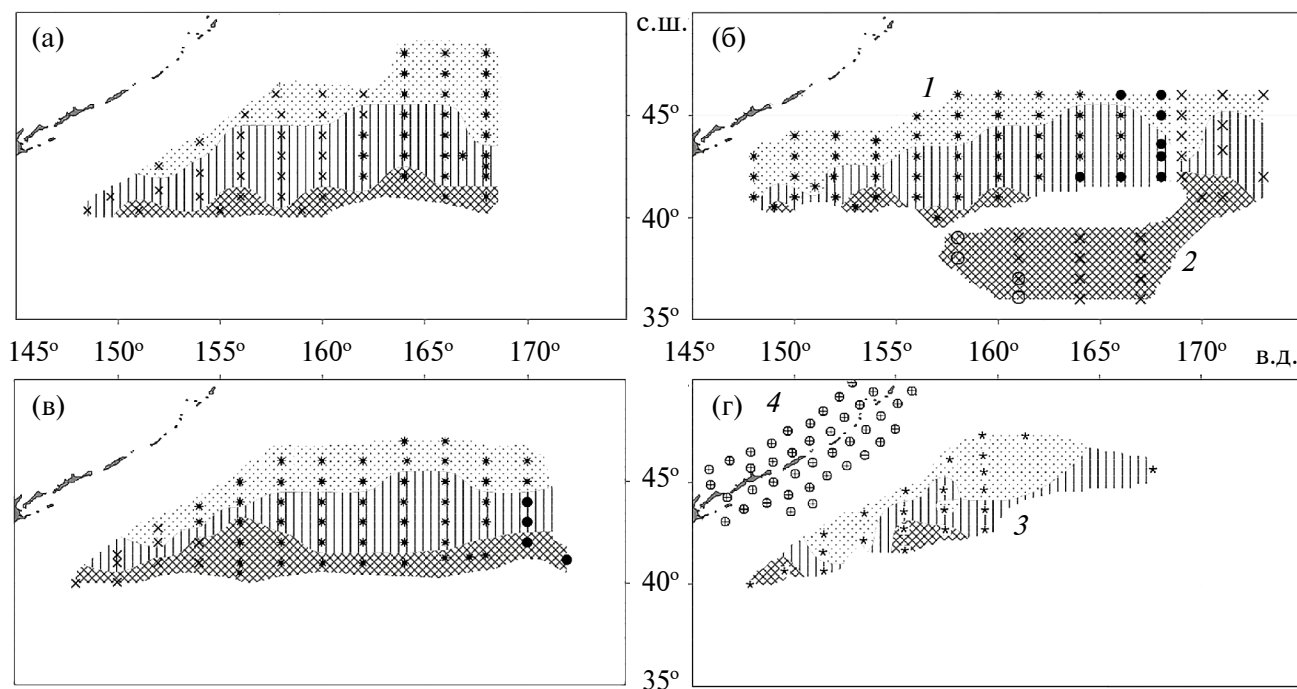


Рис. 1. Места сбора материалов в зимне-весенние месяцы в западной части СЗТО (район А): а — зима—весна (20.03—17.04.2009 г.); б: 1 — зима—весна (24.02—30.03.2010 г.), 2 — весна (17.04—03.05.2010 г.); в — зима—весна (22.02—07.04.2011 г.); г: 3 — зима (15—31.01.2019 г.), 4 — зима (02—12.12.2021 г.). (★) — январь, (●) — февраль, (*) — март, (×) — апрель, (○) — май, (⊕) — декабрь; воды: (⊞), (▨) — соответственно субтропической и субарктической структуры; (▨▨▨) — зона смешения. Здесь и на рис. 4, 6, 8, 9: СЗТО — северо-западная часть Тихого океана.

Для изучения питания горбуши были взяты 1328 проб (исследованы 10254 желудка горбуши), в том числе 540 проб (3467 желудков) в Охотском море и 788 проб (6787 желудков) — в СЗТО. Обработку желудочно-кишечных трактов проводили в соответствии со стандартными методами, принятыми в ТИНРО (Руководство по изучению ..., 1986). Из-за того, что нет возможности точно дифференцировать рыб по принадлежности к региональным стадам, материал в основном анализировали по усреднённым длине по Смитту (FL) и массе тела горбуши в различные периоды её жизненного цикла.

Суточный рацион (CP) горбуши каждой размерной группы рассчитывали отдельно по общепринятым методикам Юровицкого (1962) и Коган (1969), которые применяли в зависимости от наблюдаемой суточной ритмики питания (Чучукало, 2006; Горбатенко, 2018). Так как в пище горбуши присутствовали планктонные и нектонные организмы, имеющие широкий спектр усвояемости, для рыб каждой размерной группы применяли модифицированный нами метод Юровицкого (1962), при этом суточный

рацион рассчитывали следующим образом: $CP = 2(Pl_{max1} + Pl_{max2}) + \text{рыба} + \text{кальмар}$, где Pl_{max1} и Pl_{max2} — два пика потребления планктона. Расчёт доли нектона проводили методом суммирования свежезаглоченных порций.

В итоге через биомассу горбуши каждой размерной группы получали количество потреблённой в сутки пищи и далее (после суммирования данных по размерным группам) — осреднённый суточный рацион для всех особей в районе исследований.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Условно жизненный цикл горбуши после ската её молоди из рек можно разделить на четыре этапа: 1) начальный период морского нагула в эстуарно-прибрежной зоне (весенне-летний период, в основном май—июль); 2) нагул и миграции в глубоководной части Охотского моря (позднелетне-осенний период, в основном, октябрь—ноябрь); 3) зимние (декабрь, январь), зимне-весенние (февраль—апрель) и весенние (апрель—июнь) миграции в западной части

СЗТО; 4) летние преданадромные миграции взрослой горбуши в СЗТО и Охотском море (июнь—август). Весьма важно, что сбор данных по рыбам сопровождался массовыми сборами информации по условиям окружающей среды — климато-океанологическому и гидробиологическому окружению (Шунтов, Темных, 2008). Температура воды в период выполнения лососёвых съёмок в июне составляла в Охотском море 5.5–7.0 (в среднем 6.4), в августе 9.0–11.0 (10.2), в сентябре—октябре 7.0–9.0 (8.3), в октябре—ноябре 6.0–8.0 (7.3); в СЗТО в феврале—марте 5.0–6.0 (5.9), марте—апреле 4.5–5.5 (5.1)°C.

1-й этап является одним из важных периодов в жизненном цикле горбуши. Скат молоди из рек может проходить с середины апреля по конец июля в разных частях ареала (Бирман, 1985; Карпенко, 1998). В многочисленных публикациях, которые обобщены в монографии Шунтова и Темных (2008), указывается, что важнейшее значение при освоении молодь горбуши морского побережья имеет её физиологическое состояние, одним из показателей которого являются размерно-массовые характеристики. Однако по причине целого ряда методических трудностей сбора адекватной информации чёткая картина в динамике этих показателей не вырисовывается. Объективно основные проблемы при определении размерно-массового состава и выявлении особенностей роста молоди возникают в связи с несовершенством орудий лова, растянутостью периода ската мальков из рек в морское побережье, неодинаковыми сроками пребывания здесь конкретных особей, а также с различным темпом отхода их в сторону открытого моря (Шунтов, Темных, 2008).

Тем не менее, размеры покатников горбуши в разные годы могут различаться в два раза и в прибрежной зоне зависят от кормовой базы и океанологических условий (Шунтов, Темных, 2008). Это вполне согласуется с важными для роста региональными различиями температуры воды: высокой на юге (более быстрый рост), низкой на севере (более медленный рост). Важно иметь в виду, что зачастую, по-видимому, более существенными являются не конкретные значения температуры, а комплекс условий, складывающийся в тёплые или холодные весенне-летние сезоны.

Подводя итог анализу представлений о значении пищевой обеспеченности молоди лососей в эстуарно-прибрежной зоне, Шунтов и Темных (2008) предполагают, что на этом этапе обеспе-

ченность пищей может быть лимитирующим фактором, так как в прибрежной зоне наиболее сильно работает фактор плотности. Однако в большинстве случаев накормленность молоди горбуши была высокой, сразу после ската из рек СР в отдельных районах Охотского моря составляла 7–15% массы тела (Чучукало, 2006; Карпенко и др., 2013). В рационе ранней молоди горбуши наряду с планктоном (в основном copepodы (Copepoda)) отмечаются донные и придонные организмы: гарпактициды (Harpacticoida), хирономиды (Chironomidae), гаммариды (Gammaridae).

2-й этап. В позднелетний и летне-осенний периоды молодь горбуши нагуливается над глубоководными котловинами морей до момента выхода в океан (Шунтов, Темных, 2008, 2011). Поэтому условия обитания (океанологические и кормовые) молоди горбуши в этот период имеют немаловажное значение для достижения ею таких размерно-массовых и биоэнергетических показателей, которые позволят мигрировать в океан и выжить в зимне-весенний период.

К настоящему времени в экспедициях получен большой объём данных по молоди горбуши за пределами неритической зоны Охотского моря (Шунтов, Темных, 2008, 2011). Многолетние исследования показали, что в июле в открытых водах Охотского моря преобладают особи *FL* 9.0–15.0 (в среднем 11.2–12.5), в августе — 9.0–16.0 (10.4–14.6) см. В сентябре размеры молоди резко увеличиваются до 16.0–24.0 (18.6–21.4) см. Во всех случаях минимальные и максимальные размеры существенно различаются, что связано с разницей, как в темпе роста, так и во времени ската в различных регионах (Шунтов, Темных, 2008).

Наиболее важным фактором при оценке кормовой базы рыб и кальмаров является доступность и обилие их кормовых ресурсов. Ранее было отмечено отсутствие дефицита пищи для молоди горбуши в открытых водах Охотского моря в осенний период (Шунтов и др., 1999; Шунтов, Темных, 2008, 2011).

Планктонные исследования в 2000-е гг. в открытых водах Охотского моря в осенний период показали, что общая биомасса зоопланктона в разные годы различалась не более чем в 1.5–2.0 раза (рис. 2). Так, осенью 2009 г. биомасса кормового планктона была ниже средне-многолетних значений, а в двух глубоководных районах, где проходит основной откорм лосо-

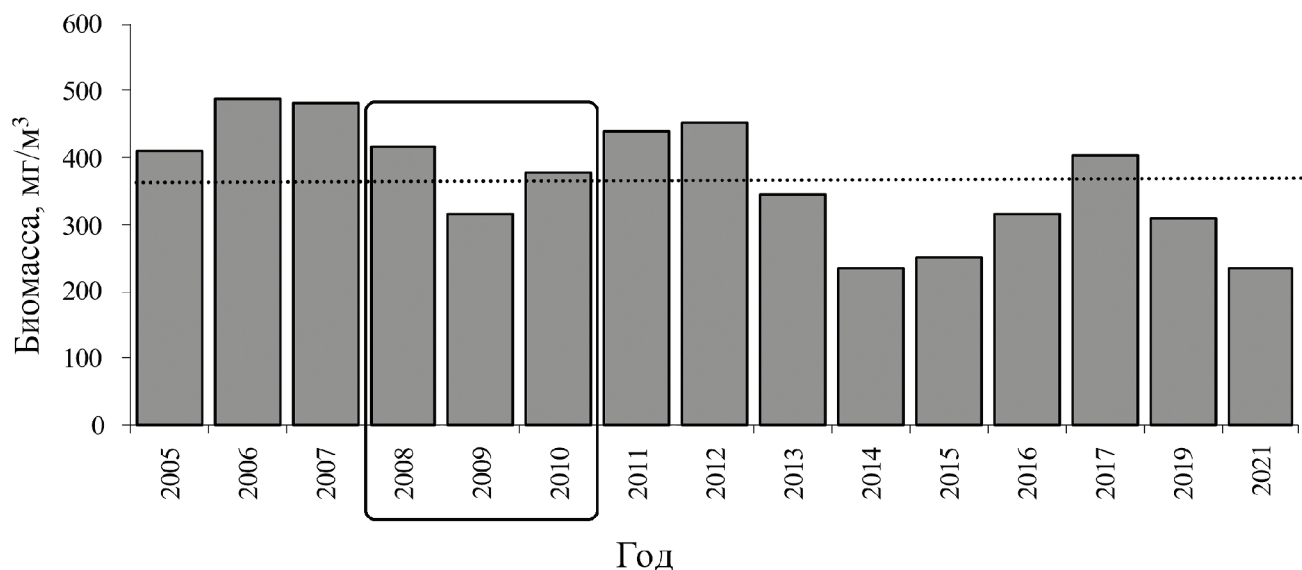


Рис. 2. Биомасса кормового зоопланктона (крупная фракция, размер организмов >3.2 мм) в открытых водах эпипелагиали Охотского моря на глубине >150 м в осенний период 2000-х гг.: (....) — среднемноголетнее значение биомассы (365.3 мг/м³), (○) — годы, данные по которым использовали в расчётах в связи с наличием информации по зимнему периоду в следующем году.

сей, она составляла всего 160.1 мг/м³. Однако к концу откорма в ноябре 2009 г. в южной части Охотского моря мигрирующая в тихоокеанские воды молодь горбуши имела максимальные размерно-массовые показатели (Шунтов, Темных, 2008). При этом накормленность сеголеток горбуши в открытых водах была средней и высокой. В августе–сентябре СР составлял 5–10, в октябре–ноябре — 4–5%. Основу питания горбуши формировали различные виды крупноразмерного зоопланктона, многочисленная молодь и взрослые особи мелкоразмерных видов рыб и кальмаров (Чучукало, 2006; Кузнецова, 2010; Горбатенко, Мельников, 2019).

В конце лета (август) сеголетки горбуши, мигрируя из прибрежных вод, зачастую образуют скопления в шельфовых водах (Горбатенко, Чучукало, 1989). Так, в августе 1986 г. у побережья Западной Камчатки на внутреннем шельфе в рационе молоди горбуши FL 10–14 см доминировали личинки и молодь массовых видов нектона (в том числе минтая *Gadus chalcogrammus*, мойвы *Mallotus villosus* и кальмаров), т.е. сеголетки вели себя как хищники. Их СР составлял 5–7% массы тела, а доля нектона в пище была $\sim 90\%$, причём при удалении от берега более крупные особи горбуши переходили полностью на питание зоопланктоном, а интенсивность питания оставалась высокой (Горбатенко, Чучукало, 1989).

В конце лета (в августе) и осенью (в октябре) во время миграций в открытых водах темпы линейного и весового роста снижаются, это связано в основном с белковым ростом и жиронакоплением в течение нагула (Лаженцев, Мазникова, 2014). Так, в августе 2012 г. месячный прирост горбуши в открытых водах Охотского моря составлял 10.2 см и 75 г, в октябре — 2.7 см и 57 г. В августе 2012 г. в эпипелагиали открытых вод Охотского моря средняя биомасса кормового планктона составляла 542 мг/м³, в октябре — 485 мг/м³, в августе СР горбуши оценён в 7–10%, в октябре в два раза ниже — 4.0–4.5%. При этом средняя масса рыб в августе составляла 24.7 г (FL 13.5 см), а в октябре — 205.3 г (FL 26.6 см). Т.е. при пересчёте на массу особи абсолютное потребление количества пищи в октябре увеличилось в три раза. Такое интенсивное питание на фоне снижения темпов линейного роста привело к увеличению жиронакопления, в основном триацилглицеринов.

Таким образом, представленные данные указывают на отсутствие прямой зависимости темпов роста молоди горбуши от величины кормовой базы в позднелетний и осенний периоды в открытых водах Охотского моря и полностью подтверждают выводы Шунтова и Темных (Шунтов, Темных, 2008). А основная разница в размерах и численности молоди горбуши, мигрирующей в тихоокеанские воды, определяется

сроками ската и условиями существования молоди на начальном этапе онтогенеза.

3-й этап. Большую часть биомассы горбуша наращивает в период зимне-весеннего нагула, успешность которого определяется комплексом различных абиотических и биотических факторов в местах её нагульных скоплений (Шунтов, Темных, 2008, 2011; Горбатенко, 2018).

С началом зимы, в конце ноября—декабре, основная часть молоди горбуши мигрирует в тихоокеанские воды, при этом в зимне-весенний период она является основным видом лососей, нагуливающих в СЗТО. Динамика численности, распределение и условия существования зимующей горбуши за весь период исследований, начиная с 1980-х гг., представлены в работе Шунтова и Темных (2011). В целом границы района обитания этого вида в период зимовки сходны с положением изотерм 2–9°C. Максимальные скопления были отмечены при температуре поверхностного слоя воды 3.5–6.5°C (Ерохин, 1990; Темных, 2004).

В конце осени—начале зимы во время выхода молоди в океан снижаются темпы её линейного и весового роста. В открытых водах месячные приросты молоди горбуши составляют 1.5–2.5 см и 34–50 г (Takagi et al., 1981; Ерохин, 1990; Швыдкий, Вдовин, 1999). Согласно многолетним данным, в течение всего зимне-весеннего периода средние размеры и масса горбуши увеличиваются с 30.0 см и 287.0 г до 41.3 см и 970.1 г, то есть на 11.3 см и 683.1 г (Шунтов, Темных, 2011). При этом месячные приросты для конца февраля—первой половины марта были 2.4 см и 63 г, затем до середины апреля — 3.9 см и 207 г, с середины апреля по первую декаду мая — 3.3 см и 186 г и далее до начала июня — 3.6 см и 342 г.

Проведённые исследования в декабре 2021 г. в прикурильских охотоморских и тихоокеанских водах на начальном этапе зимних миграций молоди горбуши с модальным размером 27–29 см и массой 200–260 г показали, что её кормовая база в верхней эпипелагиали (0–50 м) и эпипелагиали в целом (0–200 м) ухудшилась по сравнению с данными за октябрь 2021 г. из Охотского моря более чем в два раза (рис. 2, 3). Однако, несмотря на относительно низкие биомассы кормового планктона в декабре, накормленность молоди горбуши в прикурильских водах Охотского моря и тихоокеанских водах по сравнению с октябрём—ноябрём изменилась незначительно. В ноябре средний СР составлял

4.2%, а в декабре — 3.4% массы тела, снижение произошло в основном за счёт копепод, которые в этот период мигрировали на зимовку в нижние слои и в пищу молоди горбуши почти отсутствовали (рис. 4).

В зимний период в СЗТО нагуливаются различные стада горбуши, область их распространения на север ограничена изотермой 2°C, на юг — 10°C (Бирман 1968; Ерохин, 1990; Шунтов, Темных, 2008, 2011). Охотоморские и курильские стада горбуши зимуют главным образом в западной части зоны Субарктического фронта (на восток до 170°–175° в.д.).

Январь. По результатам многолетних исследований в январе *FL* горбуши составляет 25–31 см, а в конце февраля—марте этот показатель увеличивается на 2.1–2.6 см и достигает 29.8–31.4 см (Шунтов, Темных, 2008). Исследования планктона в типично зимний период (в январе) 2019 г. в западной части Субарктического фронта (рис. 1) показали, что его средняя биомасса в эпипелагиали субарктических вод и зоне смешения составляла 204.1 мг/м³, в субтропических водах, где горбуша практически не встречалась, всего 24.0 мг/м³, при этом в эпипелагиали в целом биомасса кормового планктона была в среднем по акватории в 1.2 раза выше, чем в верхней эпипелагиали. Индексы наполнения желудков (ИНЖ) горбуши были средними — 90–100‰, основу пищевого комка составляли гиперииды (Hyperiididae) — 60%, эвфаузииды (Euphausiacea) — 16% и сагитты (Sagittae) — 14%. Крупные интерзональные копеподы в рационе и планктоне практически отсутствовали, так как они, по данным Виноградова (1968), мигрируют на зимовку в мезопелагиаль.

Февраль—апрель. Условия нагула молоди горбуши в феврале—апреле в океане приведены на примере 2009–2011 гг. (рис. 1). В эти годы в Северной Пацифике отмечались различные состояния западного субарктического круговорота (ЗСК) и гидрологического режима вод (“сжатое” и “растянутое”), что отразилось на распространении субарктической водной массы. “Растянутое” состояние круговорота способствовало большему рассредоточению горбуши и расширению района её зимнего нагула: она распределялась более равномерно по большей акватории, активно осваивая юго-восточные и восточные районы. При “сжатом” состоянии ЗСК (когда на участке океанской ветви Восточно-Камчатского течения отмечали минимальные величины распространения суб-

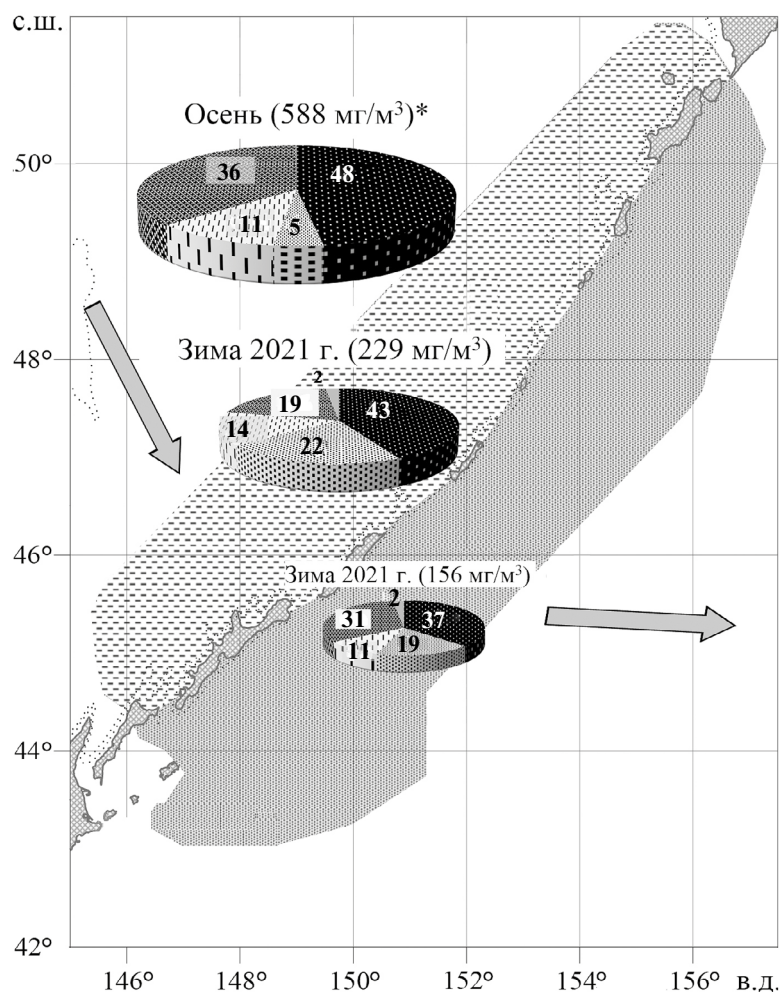


Рис. 3. Сезонные изменения биомассы кормового зоопланктона (крупная фракция, размер организмов >3.2 мм) и соотношения его таксономических групп (в %) в верхней эпипелагиали (0–50 м) прикурильских вод Охотского моря (▨) и Тихого океана (▤): (▤) — Соперода, (▤) — Euphausiacea, (▤) — Hyperiididae, (▤) — Chaetognatha, (▤) — прочие; (▤) — Курильские о-ва, (⇒) — генеральное направление миграций горбуши, (···) — изобата 200 м; *среднее за 2008–2010 гг. значение.

арктических вод, а их южная граница смещалась на северо-запад в результате действия интенсивного Алеутского течения) сокращалась площадь распространения горбуши на юг и восток.

В 2009 г. состояние ЗСК было ближе к “сжатому”, исключая слабую интенсивность Алеутского течения (Фигуркин, Найденко, 2013). Год характеризовался как очень тёплый в районах течения Ойясио и зоне смешения, со стороны Восточно-Камчатского и Алеутского течений. В этом году наблюдалось более северное положение границы зоны смешения (южной границы субарктической структуры), поэтому значительная часть горбуши находилась севернее зоны Субарктического фронта — в приалеутских водах (Nagasawa, 2000; Старовойтов и др., 2010а,

2010б), то есть произошло расширение района нагула горбуши в северном направлении.

В марте–апреле 2009 г. в эпипелагиали субарктических вод и зоне смешения, где отмечались основные концентрации горбуши (рис. 5), биомасса кормового планктона была высокой (в среднем 741.6 мг/м³) (рис. 6). При этом в марте–апреле 2009 г. в верхнем 50-метровом слое, как и в декабре 2009 г., наблюдались более низкие (~ 300 мг/м³) концентрации кормового планктона (Найденко и др., 2009). В кормовом планктоне и пище горбуши доминировали копеподы, ИНЖ горбуши были относительно высокими — 121 – 149% (Найденко и др., 2009). Следует также отметить, что в зимний период 2009 г. горбуша была рассредоточена до глубины

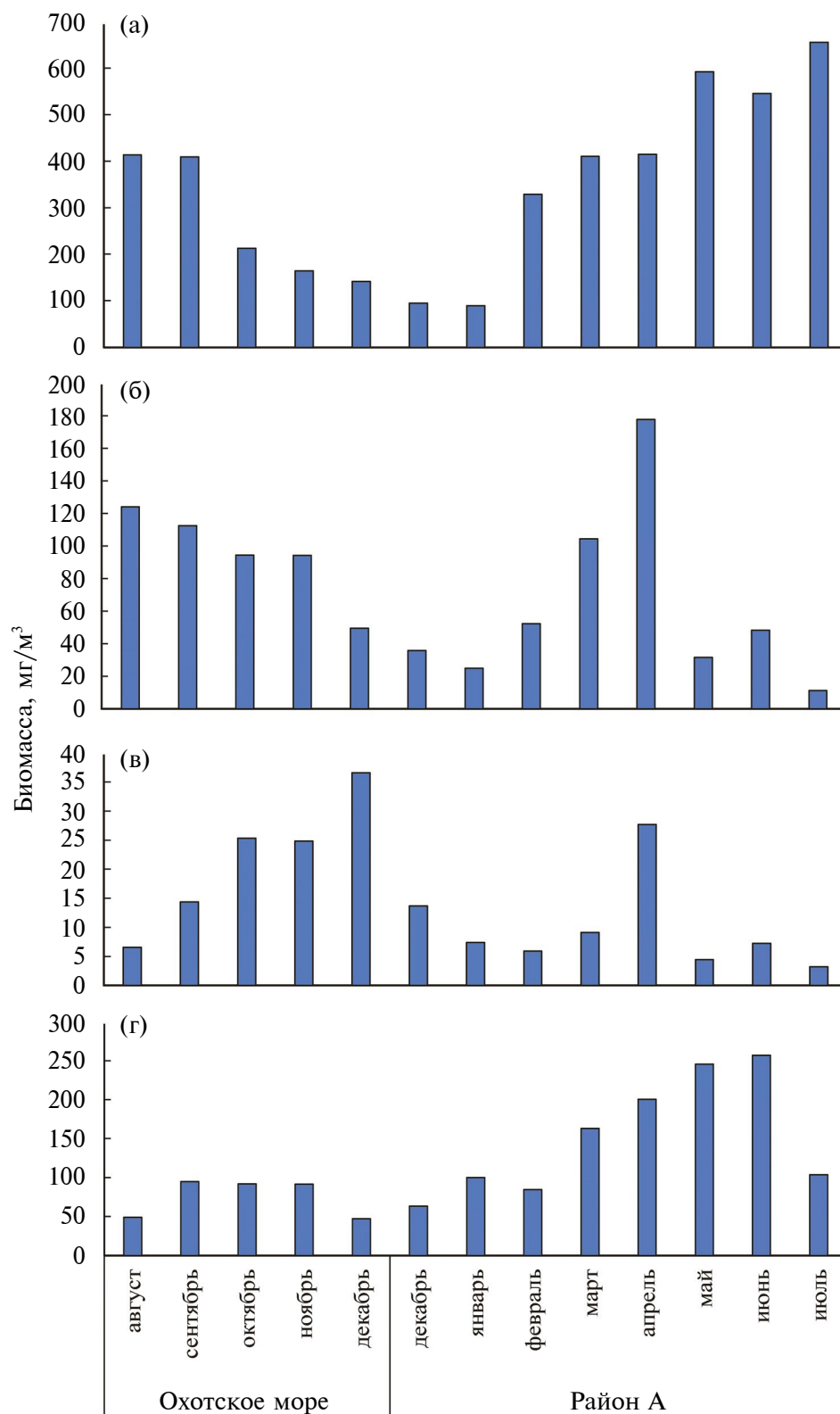


Рис. 4. Изменение биомассы доминирующих групп зоопланктона в эпипелагиали Охотского моря и западной части СЗТО (район А) в течение морского периода жизненного цикла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*: а – Copepoda, б – Euphausiacea, в – Hyperiididae, г – Chaetognatha. Использованы данные за 2008–2010 гг. по Охотскому морю; за 2009–2011, декабрь 2021 и январь 2019 гг. — по северо-западной части Тихого океана.

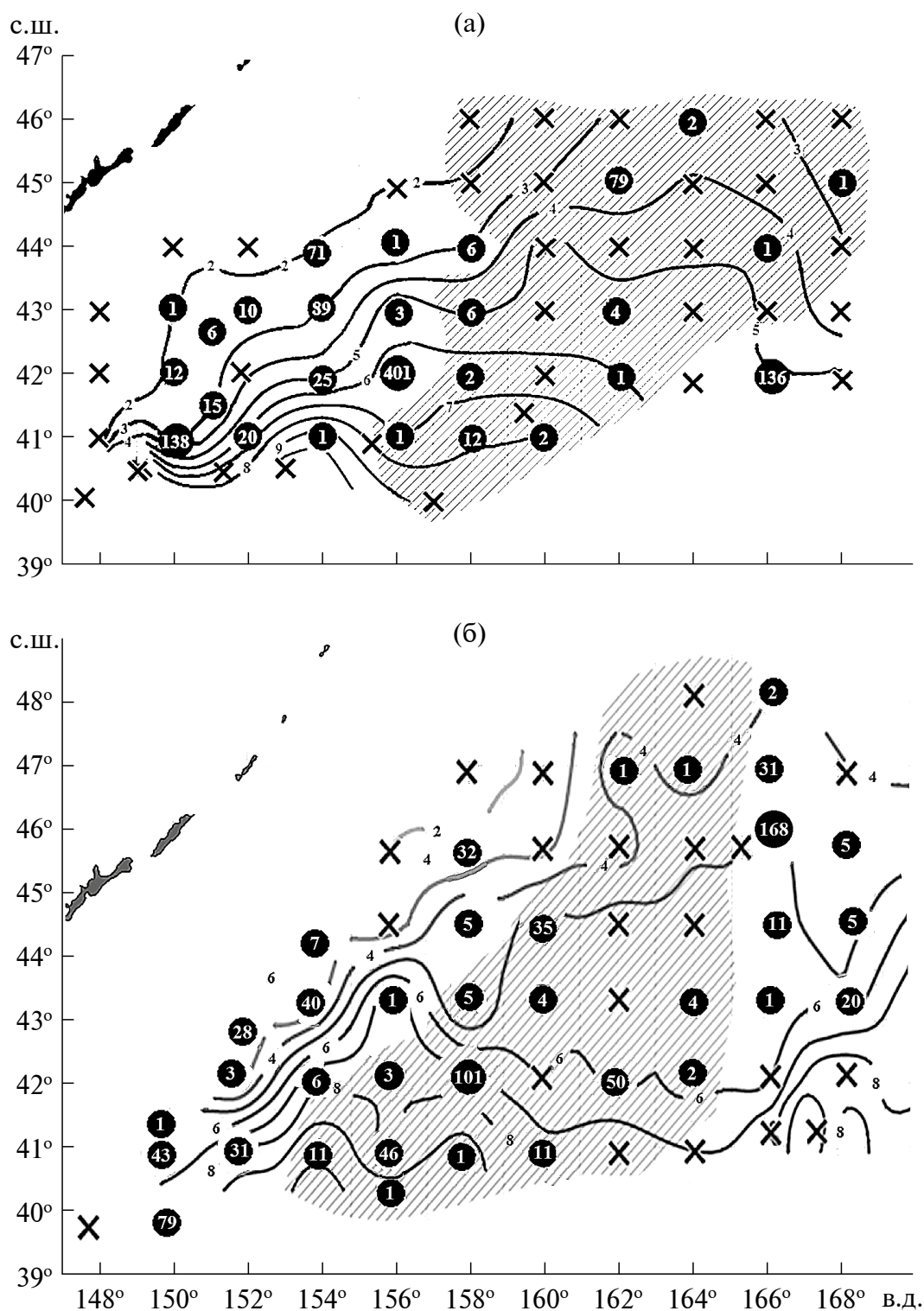


Рис. 7. Распределение горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на фоне температур поверхностного слоя воды в феврале–апреле 2010 (а) и 2011 (б) гг.: (штриховка) — область с биомассой зоопланктона крупной фракции (размер организмов >3.2 мм) <100 мг/м³. Ост. обозначения см. на рис. 5.

В западной части акватории во второй половине марта ИНЖ горбуши были средними — 101–140‰. В рационе преобладали крупные копеподы, сагитты, птероподы (Pteropoda) и гиперииды, у крупной горбуши ($FL > 40$ см) доминировал нектон — 71.3%.

В восточной части района, несмотря на относительно высокие биомассы кормового планктона (516 мг/м^3), наблюдались минимальные ИНЖ горбуши (53–54‰), при этом основу рациона составляли низкокалорийные сагитты. Низкие ИНЖ были связаны с особенностями горизонтального распределения кормового зоопланктона. Основные скопления крупных копепод, которые определили относительно высокую среднюю биомассу крупного планктона, были сосредоточены на западной периферии района, а эвфаузиид — на восточной, поэтому на большей части акватории последние были недоступны для горбуши. В обширной акватории центральной части района отмечались или низкие концентрации крупного зоопланктона ($< 100 \text{ мг/м}^3$), или в крупном планктоне преобладали низкокалорийные сагитты, которые всегда относились к второстепенной пище горбуши.

Таким образом, в восточной части района отмечалась неблагоприятная кормовая база, и горбуша была вынуждена мигрировать в более кормные районы в северном или восточном направлениях, где в апреле наблюдали максимальные биомассы кормового планктона (до 994 мг/м^3) (рис. 6, 7) с доминированием крупных копепод. Поэтому в зимний период 2010 г. был большой недоучёт горбуши: в марте — первой половине апреля было учтено 134 млн экз., а в июле в прикурильских водах в четыре раза больше — 475 млн экз. (Найденко и др., 2010). Основные причины: горбуша не была учтена в районах севернее 46° с.ш. и восточнее 168° в.д., а также вертикальное перераспределение горбуши в эпипелагиали (миграции за пределы исследуемого при таких работах верхнего 50-метрового слоя в более глубокие слои).

В весенний период работы в местах распространения горбуши проводили 17–24.04.2010 г. (рис. 1). Биомасса кормового планктона в исследованной акватории была высокой в субарктических водах и зоне смешения — 781.7 мг/м^3 (рис. 6). В южных районах с тёплыми субтропическими водами (25.04–03.05.2010 г.), где горбуша встречалась только на северной периферии, биомасса кормового планктона в эпипелагиали составляла 562.8 мг/м^3 (рис. 6). Повсеместно

в планктоне преобладали копеподы: в субарктических водах и зоне смешения доминировали крупные копеподы *N. cristatus*, в южных субтропических водах — *N. plumchrus*. ИНЖ подросшей горбуши FL 30–40 (в среднем 37.3) см был средним — 103‰, а у особей $FL > 40$ (40.6) см высоким — 194.5‰ (Кузнецова, 2010). Основу пищи более мелкой горбуши составлял зоопланктон — 80.8% (эвфаузииды, копеподы, гиперииды), у крупных особей в пище преобладал нектон — 72.9%.

В 2011 г. состояние ЗСК было ярко выраженным “сжатым” (Фигуркин, Найденко, 2013). Океанологические условия на западном участке Ойясио были близки к норме, во всех остальных районах год был тёплым и очень тёплым (по абсолютным значениям температуры близок к рекордно тёплым 1991 и 2009 гг.). Обе ветви Восточно-Камчатского течения были слабо выражены, и наблюдалось очень сильное Алеутское течение. На всех участках, кроме западного участка Ойясио, тёплому году соответствовало более северное положение южной границы субарктической структуры. В зимне-весенний период при проведении исследований год был “тёплым” не только по гидрологическим, но и по гидробиологическим характеристикам, что выражалось в ускорении развития весенних процессов в планктонных сообществах (Глебов и др., 2011; Кузнецова и др., 2011).

В зимне-весенний период 2011 г. (22 февраля–07 апреля) в субарктических водах и зоне смешения, где отмечались основные скопления горбуши (рис. 7б), средняя биомасса кормового планктона была в 1.5–2.0 раза ниже, чем в 2009 и 2010 гг., и в эпипелагиали составляла всего 364.4 мг/м^3 (рис. 6). Снижение биомассы произошло в основном за счёт копепод (*N. cristatus*) и сагитт (*Sagitta elegans*). ИНЖ горбуши из исследованной акватории были низкими и средними — 68–102‰, основу рациона составляли эвфаузииды и копеподы. У крупной горбуши $FL > 40$ (в среднем 41) см ИНЖ варьировали от 67 до 135‰, а в рационе преобладали крупные копеподы, в меньшей степени нектон, эвфаузииды и гиперииды. В центральной части наблюдались обширные области с низкими концентрациями кормового планктона ($50\text{--}100 \text{ мг/м}^3$), а район с благоприятной кормовой базой занимал только западную часть исследованной акватории (Кузнецова и др., 2011).

Таким образом, в 2010 и 2011 гг. отмечались обширные области с низкими концентрациями

кормового зоопланктона ($50\text{--}100\text{ мг/м}^3$), что определило низкие ИНЖ горбуши ($50\text{--}80\text{‰}$) в этих областях и активные миграции рыб в более кормные районы на севере и востоке.

4-й этап. С весенним прогревом лосося начинают миграции с мест зимовки. Миграции горбуши на охотоморском направлении в 2009–2011 гг. оценивали в комплексных экспедициях ТИНРО в северо-западной части Тихого океана на подходе к Курильским проливам. Согласно литературным данным, в этот период особи вида наиболее интенсивно наращивают массу, у них максимальны темпы генеративного роста и жиронакопления (Ricker, 1964; Швыдкий, Вдовин, 1999). Многолетние исследования показали, что месячный прирост горбуши составляет с середины апреля–первой декады мая 3.3 см и 186 г и далее до начала июня — 3.6 см и 342 г (Шунтов, Темных, 2011). Высокие темпы роста и созревание гонад требуют интенсивного питания.

По данным исследований в прикурильских водах СЗТО в июне–июле 2009–2011 гг., скопления с наиболее значимыми концентрациями горбуши после зимне-весенних миграций наблюдали в водах с температурой на поверхности

от $5\text{--}7$ до $11\text{--}12^\circ\text{C}$ (Шунтов, Темных, 2011). В это время средняя *FL* подросшей горбуши в 2009 г. составляла 45.5, в 2010 г. — 43.4, а в 2011 г. — 43.6 см.

Планктонные исследования в 2000-е гг. в тихоокеанских водах в июне–июле показали, что общая биомасса зоопланктона в различные годы варьировала от 460.5 до 1301.0 мг/м^3 , а среднееголетняя биомасса в эпипелагиали составила 793.1 мг/м^3 (рис. 8), при этом осенью в Охотском море среднееголетняя биомасса кормового планктона была в два раза ниже — 365.3 мг/м^3 (рис. 2). В 2009–2011 гг. в эпипелагиали прикурильских вод СЗТО наиболее высокая биомасса кормового планктона отмечена в 2009 г. — 980 мг/м^3 , а низкая в 2011 г. — 460.5 мг/м^3 (рис. 8).

СР горбуши (все размерные группы) из исследованной акватории в 2009 г. составил 4.9%. Основой рациона были эвфаузииды — 39.0%, копеподы — 27.7% и птероподы — 13.7%, доля нектона не превышала 6.5% (табл. 1).

В 2010 г., несмотря на более низкую среднюю биомассу планктона (рис. 8), СР горбуши не изменился и составлял 4.9% массы тела. Однако суммарное воздействие этого вида на биоту

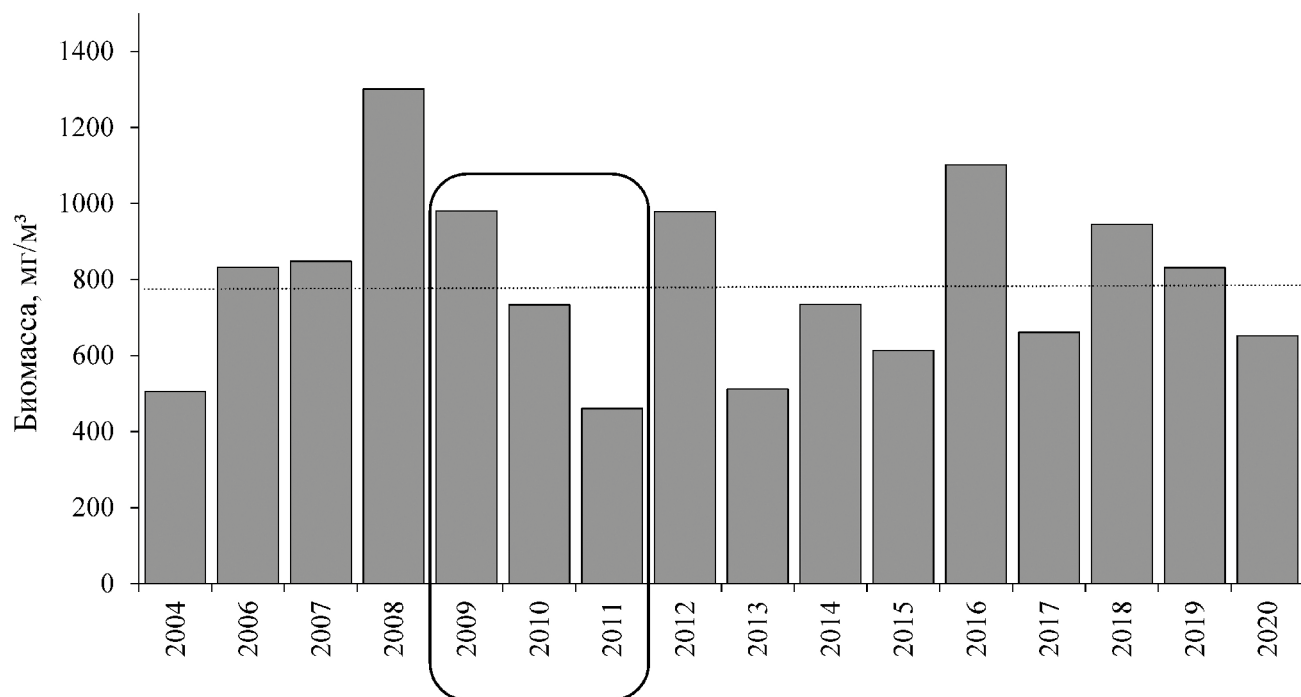


Рис. 8. Биомасса кормового зоопланктона (крупная фракция, размер организмов $>3.2\text{ мм}$) в эпипелагиали прикурильских вод СЗТО в летний период (июнь–июль) 2000-х гг.: (....) — среднееголетнее значение биомассы (793.1 мг/м^3), (○) — годы, данные по которым использовали в расчётах.

Таблица 1. Состав пищи и суточный рацион горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в прикурильских водах СЗТО в июне—июле 2009—2011 гг.

Компонент пищи	Доля компонента, % массы			
	2009	2010	2011	В среднем
Эвфаузииды	39.0	27.6	49.6	38.7
Копеподы	27.7	33.3	17.0	26.0
Гиперииды	5.5	12.0	14.4	10.6
Сагитты	5.8	6.7	3.7	5.4
Птероподы	13.7	10.8	7.9	10.8
Нектон	6.5	9.5	6.8	7.6
Прочие	1.8	0.1	0.6	0.9
Суточный рацион, % массы тела*	4.9	4.9	4.4	4.7

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4: СЗТО — северо-западная часть Тихого океана. * Использованы данные по питанию горбуши всех размерных групп.

исследованной акватории, выраженное в выедании кормовых объектов в сутки, составило 23.4 тыс. т, что в полтора раза ниже показателей 2009 г. Это связано с более низкой биомассой горбуши (в 1.5 раза). Основу её рациона составляли эвфаузииды — 27.6%, копеподы — 33.3% и гипериды — 12.0% (табл. 1).

Летом 2011 г. биомасса кормового планктона была значительно ниже среднесезонных значений (рис. 8), однако накормленность горбуши была относительно высокой, СР составил 4.4%. Как и ранее, основу рациона составили эвфаузииды, копеподы, гипериды и птероподы (табл. 1). Таким образом, можно заключить, что летом в прикурильских водах СЗТО изменения биомассы кормового планктона существенно не повлияли на накормленность горбуши, то есть в преданадромный период наблюдались благоприятные кормовые условия.

После нагула в тихоокеанских водах в июне—июле, в июле—августе горбуша мигрирует в Охотское море к рекам на нерестилища. В период преданадромных миграций в Охотском море снижается её накормленность, достигая минимальных значений в прибрежных водах (Чучукало, 2006). Исследования питания горбуши в 2000-х гг. показали, что в целом СР у половозрелой горбуши в Охотском море был относительно невысоким (~3% массы тела), основу питания составляли эвфаузииды, амфиподы и рыбы (табл. 2). При подходе к рекам в прибрежной зоне накормленность горбуши

Таблица 2. Состав пищи и суточный рацион половозрелой горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* летом в Охотском море по среднесезонным данным 2000—2014 гг. (по: Горбатенко, 2018, с изменениями)

Компонент пищи	Доля компонента, % массы
Планктон:	85.4
эвфаузииды	29.6
копеподы	0.1
амфиподы	53.9
сагитты	0.1
птероподы	1.1
прочие	0.6
Нектон:	14.6
кальмары	4.9
рыбы	9.7
Суточный рацион, % массы тела	3.0

была ещё более низкой, СР составлял 1—2% массы тела (Чучукало, 2006).

Планктонные исследования, проведённые в эпипелагиали Охотского моря и западной части СЗТО в различные периоды 2000-х гг. показали значительные изменения биомассы кормового

планктона в период морских миграций горбуши (рис. 8). Наиболее низкие значения биомассы в Охотском море наблюдаются в начале зимы (декабрь), в тихоокеанских водах — в декабре и январе, максимальные — повсеместно в весенне-летние месяцы. За весь период исследований основу сетного планктона составляла крупная фракция (табл. 3, рис. 9).

Сетной зоопланктон формируют четыре таксономические группы — копеподы, эвфаузииды, гиперииды и сагитты (табл. 3), которые в разной степени являются основой кормовой базы горбуши. На рис. 4 представлены изменения биомасс доминирующих таксономических групп зоопланктона, где видно, что основные изменения кормового планктона происходят за счёт копепод, которые в Охотском море составляют 57.2 (48.7–66.2)%, в СЗТО 64.8 (54.9–71.9)% массы сетного планктона.

Накормленность разноразмерной горбуши в течение морского периода жизни сильно колебалась (табл. 4), что в основном связано с изменениями кормовой базы и условий обитания. При этом максимальная и минимальная накормленности наблюдались в августе в Охотском море, в начале и в конце морского периода жизненного цикла соответственно. У сеголеток горбуши средний СР составляет 8.5% массы тела, а у преднерестовых рыб — 3.0%.

В многочисленных публикациях, обобщённых в книгах Шунтова и Темных (2008, 2011),

в которых рассматривается питание горбуши в различных биотопах в морской период жизни показано, что вид весьма пластичен в потреблении гидробионтов, однако излюбленной пищей являются гиперииды и эвфаузииды. При этом в Охотском море в августе основу рациона сеголеток составляют копеподы, в шельфовых районах они потребляют бентос и личинок рыб, доступных по размеру (рис. 10). Осенью, в октябре–ноябре, и в декабре горбуша явно предпочитает гипериид и в меньшей степени эвфаузиид.

Из вышеизложенного следует, что в Охотском море в летний и осенний периоды, несмотря на изменения биомассы кормового планктона в различные годы (рис. 2), молодь горбуши была обеспечена кормом и данное заключение соответствует утверждению Шунтова и Темных (2008, 2011). СР в различные годы у молоди охотоморской горбуши изменялся летом от 7 до 10%, осенью от 4.0 до 4.5% массы тела.

В начале зимнего периода, в декабре, биомасса кормового планктона снижалась в среднем в два раза (рис. 10а), при этом концентрации кормового зоопланктона в верхней эпипелагиали в этот период были ниже, чем в эпипелагиали в целом. Однако накормленность молоди горбуши в декабре по сравнению с октябрём–ноябрём понизилась незначительно (рис. 10б). Это снижение произошло в основном за счёт крупных интерзональных копепод в связи с их сезонными

Таблица 3. Доля размерных групп (фракций) сетного планктона и его доминирующих таксономических групп в открытых водах Охотского моря и западной части СЗТО (район А) в субарктических водах и зоне смешения в разные сезоны и в среднем за год (2009–2011, 2019, 2021), %

Планктон	Охотское море				Западная часть СЗТО (район А)			
	Лето	Осень	Зима	Год	Зима	Весна	Лето	Год
Размерная группа, мм:								
мелкий (0.4–1.2)	7.7	11.8	12.0	10.0	14.8	5.8	2.6	6.3
средний (> 1.2–3.2)	9.9	10.3	6.5	9.3	7.7	8.2	2.3	5.8
крупный (> 3.2)	82.4	77.9	81.5	80.7	77.5	86.0	95.1	87.9
Таксон:								
копеподы	66.2	48.7	50.5	57.2	54.9	56.1	71.9	64.8
эвфаузииды	21.0	22.7	17.6	20.9	12.9	11.7	3.5	7.2
гиперииды	1.3	5.2	13.1	5.0	2.1	1.8	0.6	1.1
сагитты	10.8	20.9	16.9	15.4	24.4	22.6	21.6	19.8
прочие	0.7	2.5	1.9	1.5	5.7	7.8	2.4	7.1

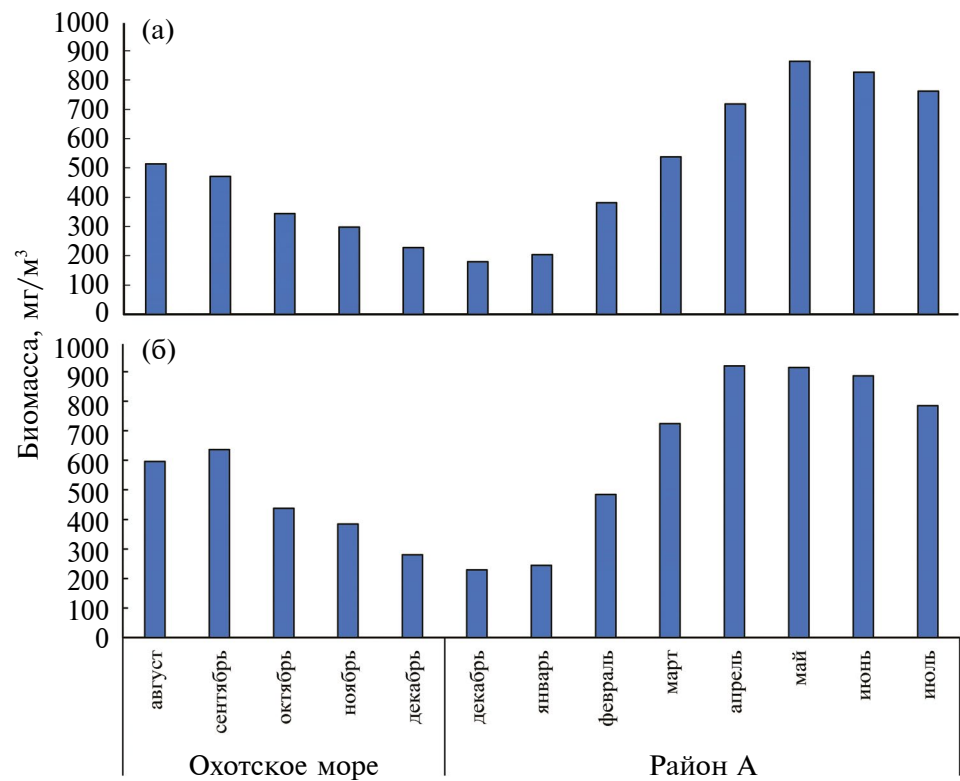


Рис. 9. Изменение биомассы кормового (крупная фракция, размер организмов >3.2 мм) (а) и всего сетного зоопланктона (б) в эпипелагиали Охотского моря и западной части СЗТО (район А) в течение морского жизненного цикла гобуши *Oncorhynchus gorbuscha* по данным 2008–2011, 2019, 2021 гг.

Таблица 4. Сезонная динамика размеров охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и её суточного рациона в Охотском море и СЗТО

Район	Сезон	FL			Суточный рацион, % массы тела		
		M	min	max	M	min	max
Охотское море	Лето (август)	12.0	9.0	16.0	8.5	7.0	10.0
	Осень (октябрь–ноябрь)	25.3	24.0	26.0	4.2	4.0	4.5
СЗТО	Зима (декабрь)	28.0	27.0	29.0	3.9	3.7	4.1
	Зима (январь)	29.9	29.0	33.0	3.1	2.5	3.2
	Зима–весна (февраль–март)	33.0	31.0	36.0	3.6	2.6	4.3
	Весна (апрель)	39.0	37.4	40.6	4.2	4.0	4.4
	Лето (июнь–июль)	44.1	33.4	45.5	4.8	4.4	5.0
Охотское море	Лето (июль–август)	45.0	34.1	47.5	3.0	2.4	3.4

Примечание. FL — длина тела по Смитту, мм; M, min, max — соответственно среднее, минимальное и максимальное значения.

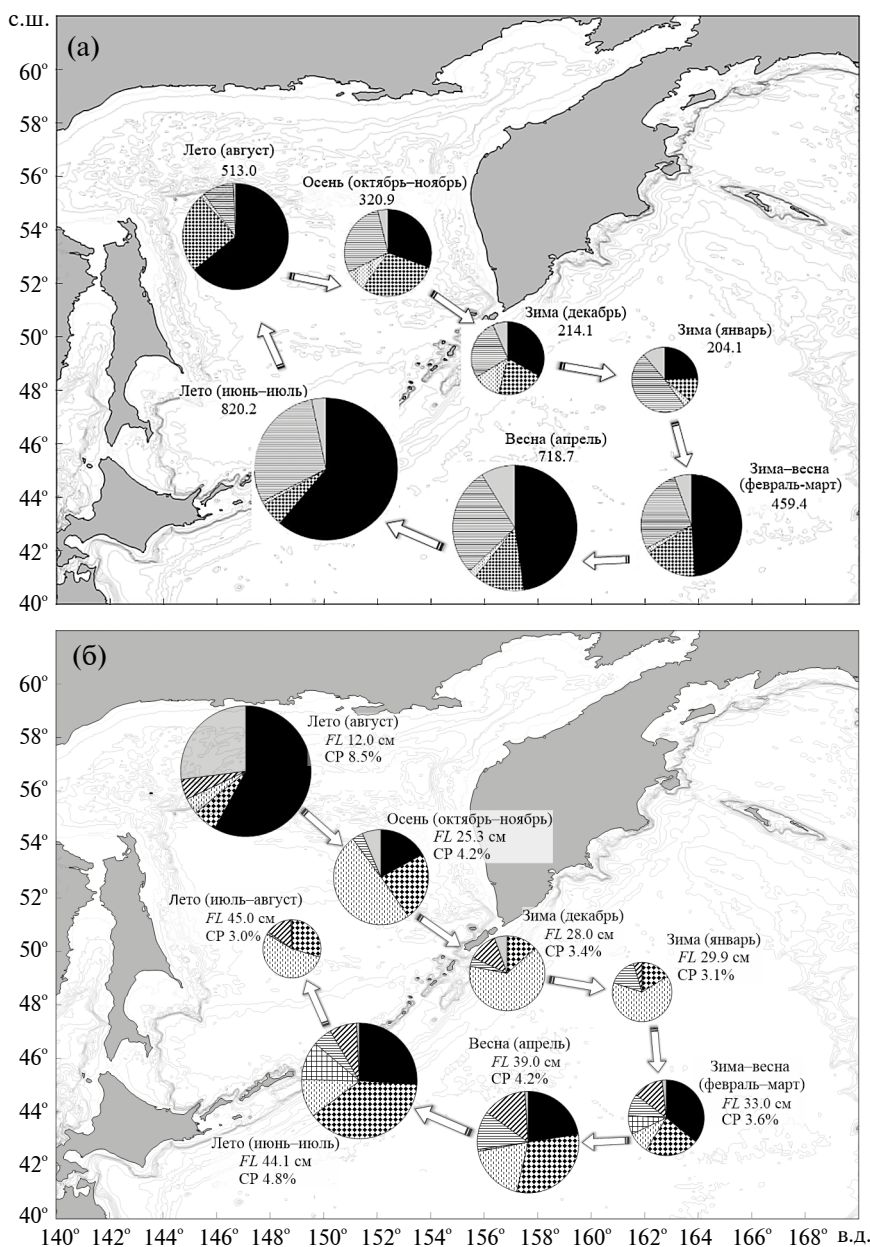


Рис. 10. Средняя биомасса кормового планктона (мг/м³) в эпипелагиали Охотского моря и тихоокеанских вод (а), состав пищи и суточные рационы (СР, % массы тела) разноразмерной горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (б) в период её миграций на разных этапах жизненного цикла в 2000-х гг.: (■) — Copepoda, (▨) — Euphausiacea, (▧) — Hyperiidae, (▩) — Pteropoda, (▪) — Sagittae, (▤) — нектон, (▥) — прочие; FL — длина тела по Смитту (приведены среднееголетние значения); (⇨) — генеральное направление миграций горбуши.

миграциями на зимовку в мезопелагиаль (Виноградов, 1968), и в планктоне копеподы были представлены мелкими и среднеразмерными видами, которые почти отсутствовали в пище горбуши.

Таким образом, накормленность молоди горбуши в декабре была средней, то есть ситуация с обеспеченностью её пищей была далека

от критической. Снижение темпа линейного и весового роста у мигрирующей молоди лососей (Takagi et al., 1981; Ерохин, 1990; Швыдкий, Вдовин, 1999) в большей степени связано с сезонными изменениями абиотических условий и активными миграциями. Относительно высокой была накормленность молоди горбуши в декабре при самых низких биомассах кормового

зоопланктона, особенно в верхнем 50-метровом слое. Этому способствовало то, что в декабре молодь горбуши совершает кормовые миграции до глубины 150 м, а это естественно увеличивает её кормовую обеспеченность. Кроме того, основу питания в этот период составляют гиперииды (64.6%), которые концентрируются в поверхностном 5–10-метровом слое. При вертикальных ловах они слабо учитываются сетью Джеди и полученные данные, как правило, не отражают реальную их биомассу в позднеосенний период (Заволокин и др., 2007).

В типично зимний период, в январе, наблюдались минимальная биомасса кормового планктона (в среднем 204.1 мг/м³) и очень низкая накормленность горбуши (СР 3.1%) (рис. 10). В кормовом планктоне преобладали сагитты, а в рационе горбуши доминировали гиперииды, эвфаузииды и сагитты; как и в декабре, копеподы отсутствовали.

В конце февраля—начале апреля на большей части исследованной акватории наблюдался зимне-весенний период: в эпипелагиаль после зимовки начались сезонные миграции из мезопелагиали крупных интерзональных копепод (в основном *N. cristatus*). Средняя биомасса кормового планктона в феврале—апреле в эпипелагиали увеличилась более чем в два раза (459.4 мг/м³) в основном за счёт крупных интерзональных копепод, а доля сагитт, которые в январе составляли 49.0%, снизилась до 24.9% (рис. 10а). Накормленность горбуши также увеличилась, и в зимне-весенний период СР уже составлял 3.6% (рис. 10б). Доминировали в пище горбуши копеподы (35.9%) и эвфаузииды (23.1%).

В весенний (апрель) и особенно летний (июнь—июль) периоды биомасса кормового планктона в эпипелагиали сильно увеличивалась и составляла 718.7 и 820.2 мг/м³ соответственно (рис. 10а). В этот период горбуша интенсивно питалась, средний СР весной составлял 4.2%, летом — 4.8% массы тела (рис. 10б). Основу рациона в тихоокеанских водах в весенний и летний периоды составляли крупные копеподы и эвфаузииды. Летом (июль) у мигрирующей преднерестовой горбуши, несмотря на благоприятную кормовую базу (рис. 10а), накормленность была минимальной — в открытых водах СР составлял 3.0% (рис. 10б), ближе к берегу ещё ниже — 1–2%. Минимальная накормленность преднерестовой горбуши летом в Охотском море связана с активными миграциями к рекам и физиологическим состоянием рыб в преднерестовый период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Кормовая база горбуши в Охотском море (август—декабрь), несмотря на значительные изменения, достаточна для нагула и миграций молоди вида. В тихоокеанских водах снижение биомассы планктона в зимне-весенние месяцы (декабрь—февраль), особенно в верхней эпипелагиали, частично компенсируется суточными вертикальными миграциями горбуши в относительно однородном 150-метровом термохалинном слое. Однако в связи с неравномерностью распределения кормового планктона в зимние месяцы в исследованной акватории тихоокеанских вод в 2009–2011 гг. отмечали обширные области с низкими концентрациями (50–100 мг/м³) кормового зоопланктона. Это определило низкие значения ИНЖ (50–80‰) горбуши в этих областях и, по-видимому, естественную гибель части особей в связи с недостатком пищи и невысокими энергетическими запасами, накопленными в период осеннего нагула в Охотском море и необходимыми для активных миграций зимующей горбуши в более кормные районы на севере и востоке. По предварительным данным биохимических исследований, уровень липидов в теле горбуши в феврале—апреле был минимальным (в разные годы от 0.4 до 1.1% сырого вещества, с минимумом в 2010 г. — 0.4–0.7%). Осенью, в октябре—ноябре, у молоди горбуши доля липидов составляла 2.5–4.1% сырого вещества (Горбатенко и др., 2008), в декабре она упала до 1.6%.

В весенний и особенно летний периоды в связи с миграциями крупных интерзональных копепод из мезопелагиали в верхние слои отмечается максимальная концентрация кормового планктона, и накормленность горбуши увеличивается. В это время потреблённого корма хватало не только на активные миграции, соматический и генеративный рост, но и на накопление липидов, в основном резервных триацилглицеринов, необходимых для успешных миграций к местам нереста. В тихоокеанских водах уровень липидов у горбуши (с гонадами III–III–IV стадии зрелости) в июне составлял 3.4–3.5% сырого вещества, в Охотском море (IV стадии зрелости гонад) — снижался до 2.7–2.9% сырого вещества (Горбатенко и др., 2008).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Тихоокеанского филиала Всероссийского научно-исследовательского

института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского Парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бирман И.Г. 1968. О миграциях лососей в Охотское море // Изв. ТИНРО. Т. 64. С. 35–42.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 207 с.
- Виноградов М.Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 320 с.
- Волков А.Ф. 2008. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. Т. 154. С. 405–416.
- Глебов И.И., Стрежнева Е.В., Найдено С.В. и др. 2011. Тихоокеанские лососи в западной части зоны Субарктического фронта в феврале–апреле 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 77–87.
- Горбатенко К.М. 2018. Трофодинамика гидробионтов в Охотском море: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-центр, 47 с.
- Горбатенко К.М. 2019. Размерно-весовые характеристики зоопланктона Берингова моря в летний и осенний периоды // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 253–271.
- Горбатенко К.М., Мельников И.В. 2019. Трофодинамика гидробионтов в эпипелагиали Охотского моря в 2000–е гг. // Изв. ТИНРО. Т. 198. С. 143–163. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-143-163>
- Горбатенко К.М., Чучукало В.И. 1989. Питание и суточные рационы тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море в летне-осенний период // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 3. С. 456–464.
- Горбатенко К.М., Кадникова И.А., Лаженцев А.Е. и др. 2008. Калорийность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) Охотского моря и прилегающих вод СЗТО на разных этапах онтогенеза // Бюл. № 3 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 182–192.
- Ерохин В.Г. 1990. Распределение и биологическое состояние горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в океане // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 6. С. 1031–1035.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: Изд-во ВНИРО, 165 с.
- Заволокин А.В., Ефимкин А.Я., Слабинский А.М., Косенко Н.С. 2007. Избирательность осеннего питания и обеспеченность пищей массовых видов рыб в верхней эпипелагиали в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 33–49.
- Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. 2013. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО, 304 с.
- Коган А.В. 1969. О суточном рационе и индексе наполнения кишечника у рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 9. № 5. С. 956–957.
- Кузнецова Н.А. 2010. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в зимне-весенний период 2010 г. // Бюл. № 5 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 146–152.
- Кузнецова Н.А., Радченко К.В., Овсянников Р.Г. 2011. Состояние планктонных сообществ в районе зимовок тихоокеанских лососей в СЗТО в зимне-весенний период 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. С. 148–158.
- Лаженцев А.Е., Мазникова О.А. 2014. Сеголетки горбуши и кеты южной части Охотского моря в поздне-морской период (август–октябрь 2012 г.). Распределение, питание, закономерности роста // Изв. ТИНРО. Т. 176. С. 51–61. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2014-176-51-61>
- Найденко С.В., Темных О.С. 2016. Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Там же. Т. 185. С. 67–94. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-185-67-94>
- Найденко С.В., Старовойтов А.Н., Куренкова Е.В. и др. 2009. Питание тихоокеанских лососей в зимне-весенний период в водах зоны Субарктического фронта // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 91–96.
- Найденко С.В., Фигуркин А.Л., Кулик В.В. 2010. Условия формирования скоплений тихоокеанских лососей в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период // Бюл. № 5 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. С. 243–249.

- Руководство по изучению питания рыб. 1986. Владивосток: Изд-во ТИНРО, 32 с.
- Старовойтов А.Н., Найдено С.В., Куренкова Е.В. и др. 2010а. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в северо-западной части Северной Пацифики в ранневесенний период // Изв. ТИНРО. Т. 160. С. 105–117.
- Старовойтов А.Н., Найдено С.В., Куренкова Е.В. и др. 2010б. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в центральной части Северной Пацифики в зимне-весенний период // Там же. Т. 160. С. 89–104.
- Темных О.С. 2004. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр, 47 с.
- Фигуркин А.Л., Найдено С.В. 2013. Пространственное распределение горбуши в зоне Субарктического фронта в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. Т. 174. С. 69–84.
- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 484 с.
- Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 1999. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 2. С. 269–272.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2008. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. 2011. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр, 473 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Мельников И.В. 1999. На лососевой путине могут быть неожиданности // Рыб. хоз-во. № 3. С. 36–38.
- Юровицкий Ю.Г. 1962. О питании синца *Abramus ballerus* (L.) Рыбинского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 2. № 2. С. 350–360.
- Beamish R.J., Mahnken C. 2001. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change // Prog. Oceanogr. V. 49. № 1–4. P. 423–437.
[https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(01\)00034-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(01)00034-9)
- Nagasawa K. 2000. Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC Bull. V. 2. P. 21–32.
- Parker R.R. 1971. Size selective predation among juvenile salmonid fishes in a British Columbia inlet // J. Fish. Res. Board Can. V. 28. № 10. P. 1503–1510.
<https://doi.org/10.1139/f71-231>
- Pearcy W.G. 1992. Ocean ecology of North Pacific salmonids. Seattle: Univ. Washington Press, 179 p.
- Ricker W.E. 1964. Ocean growth and mortality of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Board Can. V. 21. № 5. P. 905–931.
<https://doi.org/10.1139/f64-087>
- Takagi K., Aro K.V., Hartt A.C., Dell M.B. 1981. Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in offshore waters of the North Pacific Ocean // INPFC Bull. V. 40. 195 p.
- Willette T.M., Cooney R.T., Hyer K. 1999. Predator foraging mode shifts affecting mortality of juvenile fishes during the subarctic spring bloom // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 56. № 3. P. 364–376.
<https://doi.org/10.1139/f98-185>

FORAGE BASE AND FEEDING OF THE SEA OF OKHOTSK PINK SALMON *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE) DURING MARINE MIGRATIONS IN THE SEA OF OKHOTSK AND ADJACENT WATERS OF THE PACIFIC OCEAN

K. M. Gorbatenko¹, I. V. Melnikov^{1, *}, A. A. Baitalyuk¹, and N. V. Kolpakov²

¹*Pacific Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia*

²*Sakhalin Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia*

*E-mail: igor.melnikov@tinro.vniro.ru

The forage base of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* during its marine migrations in the Sea of Okhotsk (August–December) is sufficient for feeding and migration of juveniles of this species despite significant changes. According to long-term data, the daily ration of juvenile Sea of Okhotsk pink salmon was 7–10 in summer and 4.0–4.5% of the body weight in autumn. At the beginning of the winter period, in December, the biomass of forage plankton in the epipelagic zone in the Sea of Okhotsk and northwestern Pacific waters off the Kuril Islands decreased by an average of 1.5 times, in the upper epipelagic zone, by more than two times. However, the feeding intensity of juvenile pink salmon decreased slightly in December compared to October–November, mainly due to large interzonal copepods (Copepoda) due to their seasonal migrations to the mesopelagic zone for wintering. The minimal biomass of forage plankton (on average 204.1 mg/m³) and low feeding intensity of pink salmon (daily ration of 3.1%) were observed during the typical winter period, in January. In late February–early April (winter–spring period in most of the studied water area), large interzonal copepods migrate to the epipelagial after wintering, their proportion of the forage plankton was 48.9%, as a result, the average biomass of the latter increased more than twice (up to 459.4 mg/m³). The feeding intensity of pink salmon also increased (daily ration 3.6%). During spring and summer periods, the biomass of forage plankton in the epipelagial increased significantly to 718.7 and 820.2 mg/m³, respectively. Pink salmon fed intensively before the beginning of pre-spawning migrations. In July, despite a favorable forage base, the feeding intensity of migrating pre-spawning pink salmon was minimal: in open waters the daily diet was 3%, closer to the coast, 1–2%.

Keywords: pink salmon, forage base, feeding, Sea of Okhotsk, Northwest Pacific Ocean.