

На правах рукописи

Заволокин Александр Владимирович

**ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ И ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ В РОССИЙСКИХ ВОДАХ
БЕРИНГОВА МОРЯ**

03.00.10 – ихтиология

03.00.18 – гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**



Владивосток – 2008

Работа выполнена в Лаборатории прикладной биоценологии Федерального государственного унитарного предприятия «Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр» (ФГУП «ТИНРО-Центр»)

Научный руководитель: доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Суханов Виталий Викторович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Долганов Владимир Николаевич

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Чучукало Валерий Иванович

Ведущая организация: Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (ФГУП «ВНИРО»)

Защита состоится 29 апреля 2008 г. в 12 часов на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Институте биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17. Телефон: (4232) 310-905; факс: (4232) 310-900; E-mail: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН

Автореферат разослан 28 марта 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Е.Е. Костина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Тихоокеанские лососи (р. *Oncorhynchus*) являются важнейшими промысловыми рыбами, имеющими существенное экономическое значение для стран Тихоокеанского региона. В настоящее время промысел этих рыб в России находится на высоком уровне (Рассадников, 2006). В 2007 г. вылов тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке составил рекордную величину – около 364 тыс. т.

Неотъемлемой частью исследований по проблеме рационального использования и управления биологическими ресурсами является изучение питания, пищевых отношений и кормовой базы рыб. Для тихоокеанских лососей это особенно актуально в связи с развитием их искусственного воспроизводства. В середине 1990-х гг. количество индустриальной молодежи, выпускаемой всеми странами, превысило 5 млрд. особей (Beamish et al., 1997). В результате интенсивного искусственного воспроизводства и благоприятных условий для выживания молодежи произошел значительный рост численности тихоокеанских лососей в Северной Пацифике. По мнению ряда исследователей (Ishida et al., 1993; Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996; Волобуев, Волобуев, 2000; Гриценко и др., 2000, 2001; Кловач, 2003; Каегуама, 2003), увеличение обилия этих рыб привело к существенным перестройкам в энергетических потоках и переполнению экологической емкости эпипелагиали, что проявилось в обострении пищевой конкуренции, уменьшении длины, темпа роста, плодовитости, увеличении возраста полового созревания лососей и их смертности. Вместе с тем, масштабные планктонные и трофологические исследования, осуществляемые ТИНРО-центром в дальневосточных морях и северо-западной части Тихого океана, свидетельствуют о значительных запасах кормовых ресурсов и достаточной пищевой обеспеченности рыб, в результате чего конкуренция за пищу не достигает уровня, при котором жестко лимитируется численность (Шунтов, 2001; Шунтов, Темных, 2004, 2005; Дулепова и др., 2004; Шунтов, Свиридов, 2005; Кузнецова, 2005; Волков и др., 2006; Ефимкин, 2006; Чучукало, 2006; Найденко, 2007; Заволокин и др., 2007).

При довольно полных представлениях о планктонных ресурсах дальневосточных морей (Волков, 1996; Горбатенко, 1997; Долганова, 2000; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002), информация по обилию нектона, входящего в состав кормовой базы лососей, не столь многочисленна. Наиболее объемные сведения о количестве мелких рыб и кальмаров отражены в каталогах нектона (Нектон ..., 2003, 2004, 2005, 2006), кото-

рые являются обобщением почти 30-летних результатов исследований в Японском, Охотском и Беринговом морях, а также в открытых водах северо-западной части Тихого океана. Однако они основываются на данных траловых съемок, которые слабо учитывают раннюю молодь рыб и кальмаров. Таким образом, несмотря на огромный объем данных по обилию планктона и нектона в пелагиали дальневосточных морей, затруднительно в полной мере судить о состоянии и динамике кормовой базы лососей без информации по биомассе личинок и молоди нектона. Исходя из всего вышесказанного, оценка обилия мелкоразмерного нектона является актуальной и необходимой для представления о кормовых ресурсах, обеспеченности рыб пищей, а также для количественной характеристики их пищевых предпочтений.

Цель и задачи работы. Целью данного исследования являлась количественная оценка кормовой базы тихоокеанских лососей, определение их пищевых предпочтений и обеспеченности пищей в российских водах Берингова моря и сопредельных районах Тихого океана. При этом предполагалось решение следующих задач:

1. С помощью математической модели селективного питания оценить биомассу кальмаров и рыб, входящих в питание тихоокеанских лососей, в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах;
2. По данным модельных расчетов биомассы нектона и сетных уловов планктона определить величину суммарного обилия кормовой базы лососей, а также выделить ключевые группы и виды в ее составе;
3. На основе полученных данных по обилию кормовой базы произвести количественную оценку избирательности питания тихоокеанских лососей, уточнить видовую и размерную специфичность в пищевых предпочтениях рыб, а также их сезонную и межгодовую изменчивость;
4. Оценить пищевую обеспеченность тихоокеанских лососей по косвенным показателям и провести ее сравнительный анализ в межгодовом аспекте;
5. Рассмотреть потенциальную конкуренцию лососей с наиболее массовыми обитателями эпипелагиали.

Научная новизна. На основе информации о пищевых спектрах рыб и количественном составе зоопланктона методом математического моделирования оценено обилие мелкоразмерного нектона, входящего в рационы тихоокеанских лососей. Определен суммарный уровень кормовой базы (зоопланктон и мелкий нектон) этих рыб в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах. Даны количественные оценки пищевых предпочтений лососей в отношении кальмаров и рыб.

Расширены представления о видоспецифических и онтогенетических особенностях избирательности питания и об ее сезонной динамике. Исследовано питание и определена биомасса крупноразмерных медуз в западной части Берингова моря, что позволило судить об их роли как потенциальных пищевых конкурентов лососей и других планктоноядных рыб.

Практическая значимость. Представленные в настоящей работе данные по количественному составу кормовой базы тихоокеанских лососей и обеспеченности пищей имеют важное значение для понимания причин происходящих изменений в продуктивности этих рыб в морской период жизни. Оценки пищевой обеспеченности рыб могут быть использованы при определении экологической емкости пелагических биотопов для лососей, что имеет высокую значимость для установления возможных объемов искусственного воспроизводства этих рыб и в целом для рационального использования и управления биоресурсами.

Защищаемые положения. 1. Доля нектона в составе кормовой базы тихоокеанских лососей существенна и варьирует в разные годы от 16 до 23 %. В шельфовой зоне его основу составляют минтай, мойва и песчанка, в глубоководных районах – миктофиды, северный одноперый терпуг, камчатский и северный кальмары.

2. Горбуша, кета и нерка характеризуются сходным составом наиболее любимых пищевых объектов, но различаются по степени их избирательности и порядку предпочтения. Максимальные индексы избирательности у горбуши отмечены в отношении *Thysanoessa longipes*, *Themisto pacifica* и *Limacina helicina*, у кеты – *T. pacifica*, личинок декапод, *Th. longipes* и *Clione limacina*, у нерки – *T. pacifica*, *Th. longipes* и *L. helicina*.

3. Обеспеченность пищей тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря находится на высоком уровне. В глубоководных районах – основном месте нагула лососей – не отмечено существенной пищевой конкуренции этих рыб с другими нектонными организмами.

Апробация работы. Результаты исследований, приведенные в настоящей работе, представлялись на VIII всероссийской студенческой научной конференции (Красноярск, 2001), рабочих встречах Северо-Тихоокеанской Морской Научной Организации (PICES – Владивосток, 2005; Victoria, 2007), объединенном симпозиуме NPAFC-PICES (Seogwipo, 2005), научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова (Владивосток, 2008), и на ежегодных отчетных сессиях ТИНРО-центра (Владивосток, 2004-2008 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 работ.

Структура работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы, включающего 260 источников, в том числе 73 на иностранном языке, и 48 приложений. Работа изложена на 247 страницах и содержит 40 таблиц и 50 рисунков.

Благодарности. Выражаю искреннюю благодарность своему научному руководителю д.б.н. В.В. Суханову за всестороннюю помощь и поддержку. Крайне признателен д.б.н., проф. В.П. Шунтову за постоянное критическое участие в моей работе и ценные рекомендации. Отдельно хочу поблагодарить д.б.н. В.И. Чучукало и д.б.н. А.Ф. Волкова за полезные советы и интерес, проявленный к данному исследованию. Считаю своим приятным долгом выразить признательность всем сотрудникам «ТИНРО-центра», принимавшим участие в сборе и обработке первичных материалов, использованных в диссертации.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сроки и район работ. Основу работы составили материалы комплексных эпипелагических съемок в Беринговом море, проведенных ТИНРО-центром летом и осенью 2002-2006 гг. при реализации программы Берингоморско-алеутской лососевой международной экспедиции (BASIS). Исследования осуществлялись 31.08–09.10.2002, 15.07–24.08.2003, 14.09–25.10.2003, 11.09–23.10.2004, 17.06–21.07.2005 и 24.08–12.10.2006 г. Съемками была охвачена вся акватория в пределах исключительной экономической зоны России в Беринговом море за исключением прибрежной 12-мильной зоны. Кроме того, в район работ также входили прилегающие тихоокеанские воды. Во все годы кроме 2006 г. исследования проводили с юга на север, начиная у Командорских островов и заканчивая в Анадырском заливе. В 2006 г. съемку осуществляли в обратном направлении – с севера на юг.

На каждой станции проводились комплексные исследования, включающие гидрологические, гидробиологические и траловые работы. Полученные данные усреднялись по стандартным биостатистическим районам, принятым в биоценологических работах ТИНРО-центра (Шунтов, 1989; Волвенко, 2003), которые затем были сгруппированы по 4 крупным зонам: шельфовые воды северо-западной части Берингова моря (районы I-V), западная часть Алеутской котловины (район VIII), Командорская котловина (район XII) и тихоокеанские воды (То). Всего в период исследований было выполнено 528 траловых и 527 планктонных станций.

Все съемки характеризовались сходными схемами станций, одинаковыми орудиями лова и едиными методиками сбора и обработки данных. Это обеспечивает хорошую сопоставимость полученных результатов.

*Планктонные исследования*¹. Сбор и обработку проб планктона проводили по методике А.Ф. Волкова (1986, 1996). Планктон облавливали большой сетью Джели (площадь устья 0,1 м², капроновое сито с ячейей 0,168 мм) до глубины 50 и 200 м. Перед обработкой пробу разделяли на фракции: мелкая – менее 1,2 мм, средняя – 1,2–3,2 мм и крупная – более 3,2 мм. Основу питания лососей преимущественно составляли организмы более 3,2 мм, поэтому для оценки планктонной части их кормовой базы использовались биомассы планктона крупной фракции. Исключение составила птеропода *Limacina helicina*, биомасса средней и крупной фракций которой суммировалась, поскольку в питании рыб преобладали особи размером менее 3,2 мм. В связи со сложностью видовой идентификации *Neocalanus plumchrus* учитывали вместе с *N. flemingeri*.

Согласно акустическим данным (Кузнецов, 2004), а также по результатам многосуточных станций с тралениями на различных горизонтах (Иванов и др., 2006), тихоокеанские лососи в основном держатся в верхнем 40-метровом слое. Они составляют здесь до 98 % их общей биомассы в слое 0-160 м (Иванов и др., 2006). Исходя из этого, для оценки планктонной части кормовой базы и расчетов избирательности использовалась информация по планктонным уловам в слое 0-50 м.

*Трофологические исследования*². Пробы на питание гидробионтов были взяты из траловых уловов. Каждая из них по возможности включала 20–25 экз. для всех размерных групп у исследуемых видов. Обработку материалов по питанию рыб проводили в соответствии с «Руководством ...» (1986). Общее количество взятых проб на питание и проанализированных желудков лососей составило соответственно 2817 и 16653 шт.

Оценка нектонной части кормовой базы рыб. Неоднократно отмечена высокая пищевая пластичность лососей (Андриевская, 1966; Волков, 1996; Темных, 2004; Чу-чукало, 2006; и мн. др.). В различных районах в зависимости от кормовых условий состав их рационов может существенно меняться. Ярким примером этого являются отчетливые различия в питании лососей в западной и восточной частях Берингова

¹ Первичные материалы по планктону были любезно предоставлены А.М. Слабинским

² Первичные материалы по питанию рыб были любезно предоставлены А.Я. Ефимкиным и Н.С. Косенок

моря (Ефимкин и др., 2004; Волков и др., 2007). Если принять, что рационы рыб отражают состояние их кормовой базы, то обилие ее неизвестных компонентов (личинок и молоди рыб и кальмаров) помимо прямых учетов можно оценить на основе информации об их пищевых спектрах и количественном составе зоопланктона. Решение этой задачи было реализовано с помощью модели селективного питания (Суханов, 1988) путем подгонки параметров методом Марквардта со штрафными функциями (Бард, 1979). Чтобы не разрывать изложение, подробное описание этого метода представлено в главе 4.

Как показали исследования (Суханов, Заволокин, 2006), для успешной оценки параметров модели необходимо, чтобы пищевые спектры рассматриваемых видов рыб различались как можно больше. Поэтому помимо лососей была использована информация по питанию других рыб, встречающихся в уловах в верхней эпипелагиали (молодь северного одноперого терпуга, мальма, лещ, сайра и сельдь).

Модельные величины обилия мелкоразмерного нектона сравнивались с траловыми данными. Это позволило оценить достоверность полученных результатов. Для всех рассчитанных величин после знака « \pm » за исключением отдельно оговоренных случаев указаны стандартные ошибки.

Траловые исследования. Траления выполнялись разноглубинным тралом РТ 80/396 с мелкоячейной вставкой в кутце. Вертикальное раскрытие трала варьировало от 22 до 46 м, горизонтальное – от 34 до 50 м. Скорость судна с тралом составляла от 3,7 до 5,6 уз. Траления производили круглосуточно с ходом распорного щитка на поверхности.

Разбор траловых уловов производили по следующей методике. Определяли количество и массу каждого вида. Промысловые рыбы (лососи, минтай, сельдь, мойва) подвергались полному биологическому анализу, который включал измерения длины тела от рыла до конца хвостового плавника (длина АС), общей массы тела и массы без внутренностей, определение пола, стадии зрелости и наполнения желудка. Для остальных видов проводили массовые промеры. По возможности бралось не менее 50-100 экз. в зависимости от диапазона варьирования длины тела особей. У рыб измеряли длину тела от рыла до конца хвостового плавника, у кальмаров – длину мантии, у медуз – диаметр колокола.

Биомассу nekтона и мегалопланктона определяли отдельно для каждого района путем умножения площади района на относительное обилие, приведенное к единице площади. Относительная биомасса была рассчитана по формуле:

$$B(N) = \frac{b(n)}{1,852 \cdot v \cdot t \cdot 0,001 \cdot a \cdot k},$$

где B – относительная биомасса вида, кг/км²; N – относительная численность вида, экз./км²; b – фактическая масса вида в улове, кг; n – фактическая численность вида в улове, экз.; a – горизонтальное раскрытие устья трала, м; t – продолжительность траления, ч; v – скорость хода с тралом, уз.; 1,852 – число километров в морской миле; 0,001 – число километров в 1 м; k – коэффициент уловистости.

При расчетах использовались коэффициенты уловистости, традиционно применяемые в биоценологических исследованиях в ТИНРО-центре (Шунтов, 1986; Нектон, 2003, 2004, 2005, 2006). Они принимались с учетом габитуса и подвижности объекта лова.

Анализ данных. Индексы избирания рассчитывали по формуле В.С. Ивлева (1955) как отношение разности процентных значений данного компонента в пище и в кормовой базе к их сумме. Величина этого индекса находится в пределах от -1 до +1. Отрицательная избирательность выражается значениями от -1 до 0, положительная – от 0 до +1.

Для сравнения спектров питания рыб использовали индекс пищевого сходства А.А. Шорыгина (1952), который представляет собой сумму минимальных долей пищевых объектов в рационе двух сравниваемых видов. Положительной чертой этого индекса помимо простоты расчета является возможность оценивания статистической ошибки индекса (Песенко, 1982). Индексы были рассчитаны только для совместно обитающих рыб. Для этого по каждой сравниваемой паре видов рыб отбирались те станции, на которых были пойманы оба вида. Это позволило нивелировать влияние возможной пространственной разобщенности рыб и сделать выводы о наличии или отсутствии у них реального пищевого сходства.

В качестве характеристики ширины пищевого спектра использовали показатель, предложенный В.В. Сухановым (1988). Он учитывает не только количество входящих в пищевой спектр видов, но и их роль в рационе. Это позволяет снизить влияние редких и малозначимых в питании объектов на показатель ширины ниши.

Межгодовые изменения в темпе роста кеты были оценены по чешуе. Исследованы межсклеритные расстояния для маргинальных (крайних) склеритов в зоне прироста чешуи, которые отражают недавний темп роста, что позволило сравнить условия нагула и пищевую обеспеченность рыб в разные годы. Для оценки связи темпа роста с плотностью скоплений рыб использовались межсклеритные расстояния для 2 и 3 последних склеритов и нелинейно преобразованные уловы рыб. Последние были получены с помощью логарифмического преобразования $y = \lg(x + 1)$. Объем чешуйного материала, использованного для определения темпа роста кеты, составил 3139 экз.

Статистический анализ материала выполнен по общепринятым методикам (Лажкин, 1973; Боровиков, 2001) с применением пакета Statistica (версия 6.0). Для построения карт и графиков использовали пакеты программ Grapher (4.0), Surfer (8.0) и Excel (2002). Программы для оценки обилия мелкоразмерного нектона были написаны на алгоритмическом языке Паскаль и скомпилированы в среде ТМТ-Pascal (3.90).

В работе использованы гидробиологические и траловые данные, сбор и первичную обработку которых проводили сотрудники ТИНРО-центра А.Я. Ефимкин, А.М. Слабинский, Н.С. Косенок, И.И. Глебов, В.В. Свиридов, В.В. Кулик, М.А. Очеретянный, А.В. Старовойтов, С.В. Лобода, Е.А. Заволокина, Е.В. Куренкова, Е.В. Грицай и др. Автор считает своим приятным долгом поблагодарить их за предоставленные материалы.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

По литературным источникам рассмотрены географические, климатические и гидрологические особенности Берингова моря. Показано, что основную часть района исследований занимают глубоководные котловины, которые в значительно большей степени по сравнению с восточным шельфом подвержены влиянию океанических вод. Приведены данные по термическому режиму вод, их циркуляции, водообмену с Тихим океаном, динамике атмосферных образований в современный период.

ГЛАВА 3. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР ПО ПИТАНИЮ И КОРМОВОЙ БАЗЕ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

3.1. Питание тихоокеанских лососей в Беринговом море. Представлен литературный обзор по питанию тихоокеанских лососей в морской период жизни в Беринговом море, начиная от скатившейся молоди до вернувшихся на нерест рыб. Кижуч и

чавыча по типу питания относятся к нектонофагам. Основу их пищи составляют рыбы и кальмары. Горбушу, кету и нерку можно характеризовать как эврифагов. Они потребляют преимущественно зоопланктон, хотя роль нектонных организмов в их рационе также бывает существенной, особенно у крупноразмерных рыб. Вместе с тем, все виды тихоокеанских лососей имеют высокую пищевую пластичность, которая выражается в изменении состава рациона в зависимости от состояния кормовой базы.

3.2. Зоопланктон Берингова моря. По литературным данным рассмотрены количественный состав, пространственные особенности и динамика обилия зоопланктона Берингова моря. Дана характеристика современного состояния планктонных сообществ. Показано, что количественный состав различных размерных и таксономических групп зоопланктона существенно различается в разных частях Берингова моря. На восточно-беринговоморском шельфе большую роль в планктоне имеет мелкая фракция (планктеры <1,2 мм). Здесь она представлена в основном мелкими копеподами. В западных и центральных районах доминирует зоопланктон крупной фракции (>3,2-3,5 мм). В его составе преобладают копеподы, щетинкочелюстные, эвфаузииды и амфиподы. При этом важно отметить, что российские воды (западная часть Берингова моря) отличаются наиболее высоким обилием излюбленной пищи лососей – амфипод, эвфаузиид и птеропод.

ГЛАВА 4. ОЦЕНИВАНИЕ ОБИЛИЯ НЕКТОНА, ВХОДЯЩЕГО В ПИТАНИЕ ЛОСОСЕЙ

4.1. Описание и тестирование модели. Тихоокеанские лососи обладают высокой пищевой пластичностью. В разных районах качественный и количественный состав их пищи может существенно различаться (Андриевская, 1966; Pearcy et al., 1984; Волков и др., 1997; Карпенко, 1998; Чучукало, 2006; и мн. др.). Как правило, чавыча, кижуч и сима питаются преимущественно рыбой и кальмаром, в то время как горбуша, кета и нерка потребляют в большей степени зоопланктон. Вместе с тем, для всех этих видов общеизвестны случаи переключения питания от зоопланктона на нектон и наоборот, связанные с региональной изменчивостью состава и количества кормовых объектов.

Исходя из этого, обилие недостающих компонентов кормовой базы лососей (личинки и молоди рыб и кальмаров) помимо прямых учетов можно оценить на основе информации об их пищевых спектрах и количественном составе зоопланктона.

Решение этой задачи было реализовано с помощью математической модели селективного питания. Впервые она была представлена в книге Ф.В. Крогиус с соавторами (1969). Используя несколько иные обозначения и терминологию теоремы Байеса, эту модель можно представить следующим уравнением:

$$q_i = \varepsilon_i p_i / \sum_{j=1}^n \varepsilon_j p_j, \quad i = 1, \dots, n, \quad (1)$$

где q_i – доля i -го кормового объекта в рационе хищника, p_i – доля этого же объекта в суммарной биомассе кормовой базы, а ε_i – априорная вероятность захвата хищником этого объекта. Впоследствии (Суханов, 1988) параметры ε_i было предложено называть элективностями. Поскольку q_i , p_i , ε_i суть вероятности (доли), то для каждой из них сумма по всем $i = 1, \dots, n$ кормовым объектам должна равняться единице. В той же работе В.В. Суханова (1988) представлен метод расчета элективностей. Элективности ε_i можно найти путем решения следующей системы из n линейных алгебраических уравнений:

$$\left. \begin{aligned} \varepsilon_1 + \varepsilon_2 + \dots + \varepsilon_{n-1} + \varepsilon_n &= 1 \\ q_2 p_1 \varepsilon_1 + (q_2 - 1) p_2 \varepsilon_2 + \dots + q_2 p_{n-1} \varepsilon_{n-1} + q_2 p_n \varepsilon_n &= 0 \\ q_3 p_1 \varepsilon_1 + q_3 p_2 \varepsilon_2 + (q_3 - 1) p_3 \varepsilon_3 + \dots + q_3 p_{n-1} \varepsilon_{n-1} + q_3 p_n \varepsilon_n &= 0 \\ \dots & \\ q_n p_1 \varepsilon_1 + q_n p_2 \varepsilon_2 + \dots + q_n p_{n-1} \varepsilon_{n-1} + (q_n - 1) p_n \varepsilon_n &= 0 \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

Оценки элективностей ε_i , полученные для n кормовых объектов данного хищника, остаются пригодными и для вырожденного случая, когда некоторый j -й кормовой объект не обнаруживается ни в желудке, ни в кормовой базе: $q_j = p_j = 0$. Уравнение (1) и оценки ε_i остаются теми же самыми. Нужно лишь сделать перенормировку долей – так, чтобы для q_i , для p_i и для ε_i сумма по всем $(n - 1)$ ненулевым кормовым объектам стала равной единице.

В том случае, когда некий j -й кормовой объект в составе кормовой базы не отмечается, а в рационе хищника присутствует, наряду с элективностями $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_n$ доля p_j этого кормового объекта в суммарной биомассе кормовой базы также должна считаться неизвестным параметром, подлежащим оцениванию. При этом модель (1) перестает быть сводимой к линейной по параметрам. Их оценивание приходится проводить не простым решением системы (2), а при помощи особого градиентного алгоритма, подгоняющего к данным непосредственно нелинейную модель (1). В

нашем случае мы использовали метод Марквардта, не допускающий вырождения матрицы Гессе (Бард, 1979). Для соблюдения естественных ограничений, накладываемых на модельные параметры (они варьируют в пределах между нулем и единицей), в алгоритм был добавлен метод штрафных функций (Банди, 1988).

Оценка модельных параметров была осуществлена с помощью программы подгонки однооткликовой модели методом Марквардта со штрафными функциями, написанной В.В. Сухановым на алгоритмическом языке TMT-Pascal 3.90 (программа распространяется бесплатно и может быть использована любым пользователем). Организация программы в виде отдельных блоков позволяет использовать ее для решения широкого круга задач нелинейной оценки параметров. Для этого пользователю необходимо сформулировать алгоритм расчета зависимых переменных, с которыми будет работать модель, в одной из входящих в ее состав процедур.

На рис. 1 отражена общая схема алгоритма программы, предназначенной для оценки неизвестных долей пищевых объектов в кормовой базе рыб. На входе программы находятся: [1] пищевые спектры всех хищников, используемых для оценки кормовой базы (в долях), [2] биомассы или доли зоопланктона, входящего в питание рыб (в нашем случае это планктеры крупной фракции), [3] начальные значения оцениваемых параметров – элективностей и неизвестных компонентов кормовой базы (в долях). Вся эта информация считывается из заранее подготовленных файлов.

Рабочая часть программы включает в себя модель селективного питания (1), ограничения на входящие в ее состав параметры и ряд процедур по подгонке параметров (рис. 1). Результаты расчетов выводятся во внешний файл. Помимо самих значений параметров он содержит их стандартные ошибки, а также другие результирующие показатели, отражающие качество подгонки: финальное значение целевой функции, поправку Марквардта, корреляционную матрицу ошибок параметров и прочие статистические характеристики.

Модель была протестирована на нескольких разноплановых примерах: данных из лабораторных экспериментов и полевых наблюдений в Каспийском и Беринговом морях. Выявлено, что успех в оценивании неизвестных долей пищевых объектов в кормовой базе зависит от того, насколько сильно по этим видам корма варьируют пищевые спектры разных рыб. Чем большее количество видов хищников с различными пищевыми предпочтениями используется в модели, тем более точными получаются оценки неизвестных компонентов кормовой базы (Суханов, Заволокин, 2006).

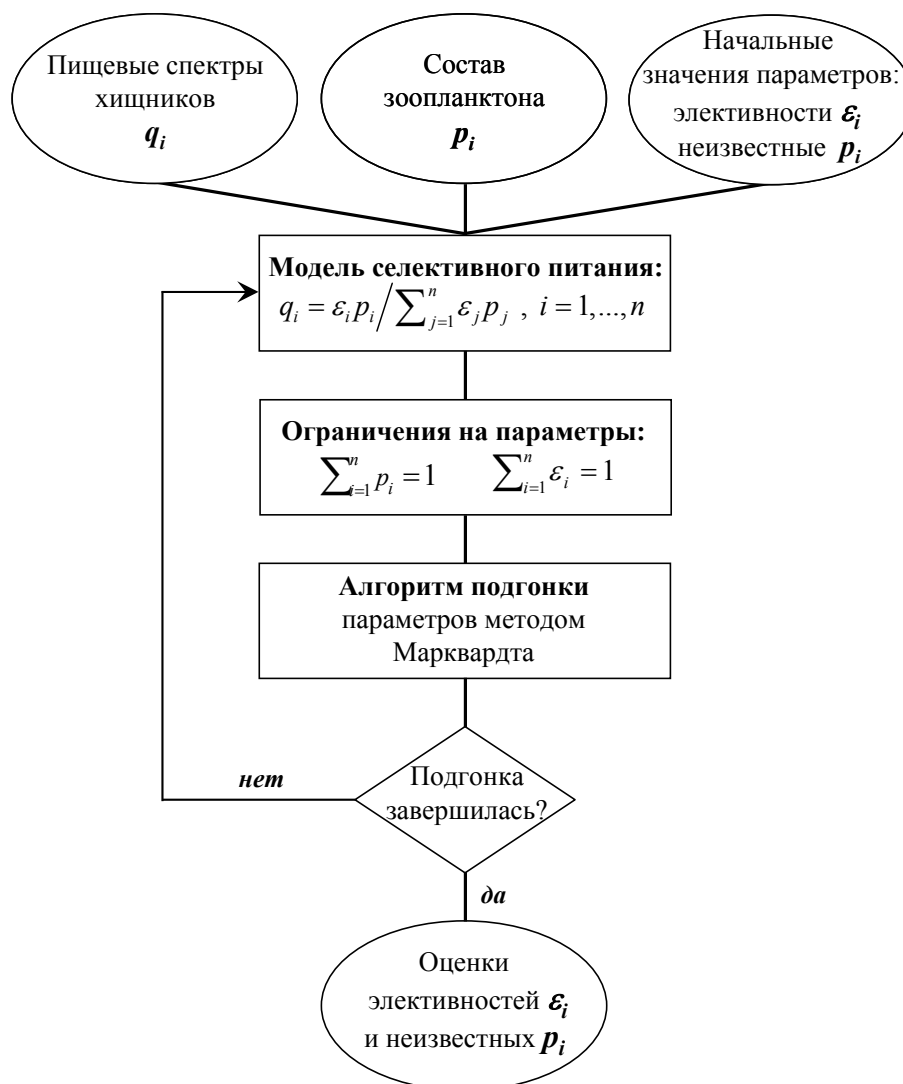


Рис. 1. Схема алгоритма модели для оценки неизвестных компонентов в кормовой базе тихоокеанских лососей (Бард, 1979, с изменениями)

4.2. Расчет обилия мелкоразмерного нектона. В данном разделе представлены все этапы расчета биомассы мелкоразмерных рыб и кальмаров, что дает возможность определить границы применения полученных модельных оценок и степень их достоверности. С помощью модели селективного питания на основе информации по пищевым спектрам рыб и количественному составу зоопланктона определено обилие личинок и молоди кальмаров и рыб. Суммарная плотность нектона, входящего в питание лососей, преимущественно находилась в пределах 100-300 мг/м³. Ее значение для кальмаров в среднем составило 86 ± 15 мг/м³, для рыб – 111 ± 19 мг/м³. По мере роста лососей относительная биомасса нектонной части их кормовой базы увеличивается, что связано с увеличением размеров и числа видов потребляемых пищевых объектов.

В летне-осенние периоды 2002-2006 гг. общая плотность кормовой базы лососей, полученная суммированием планктонной и нектонной составляющих, находи-

лась в пределах 561-1466 мг/м³. Ее наименьшие значения были отмечены осенью 2004 (561 мг/м³) и 2003 (903 мг/м³) гг. Наибольшие биомассы кормовой базы лососей наблюдались осенью 2002 (1466 мг/м³) и летом 2003 (1423 мг/м³) гг. (рис. 2). Глубоководные районы западной части Берингова моря характеризовались наиболее высоким уровнем плотности кормовой базы лососей (516-2033 мг/м³). На шельфе ее величина, как правило, была минимальной (422-1377 мг/м³).

Доля нектона в кормовой базе лососей в разные годы варьировала от 16 до 23 %. На шельфе и в тихоокеанских водах она обычно была заметно ниже (6-25 %) по сравнению с Командорской и Алеутской котловинами (17-31 %) (рис. 2). Наибольшая доля рыб и наименьшая доля кальмаров во все годы наблюдалась в шельфовых водах.

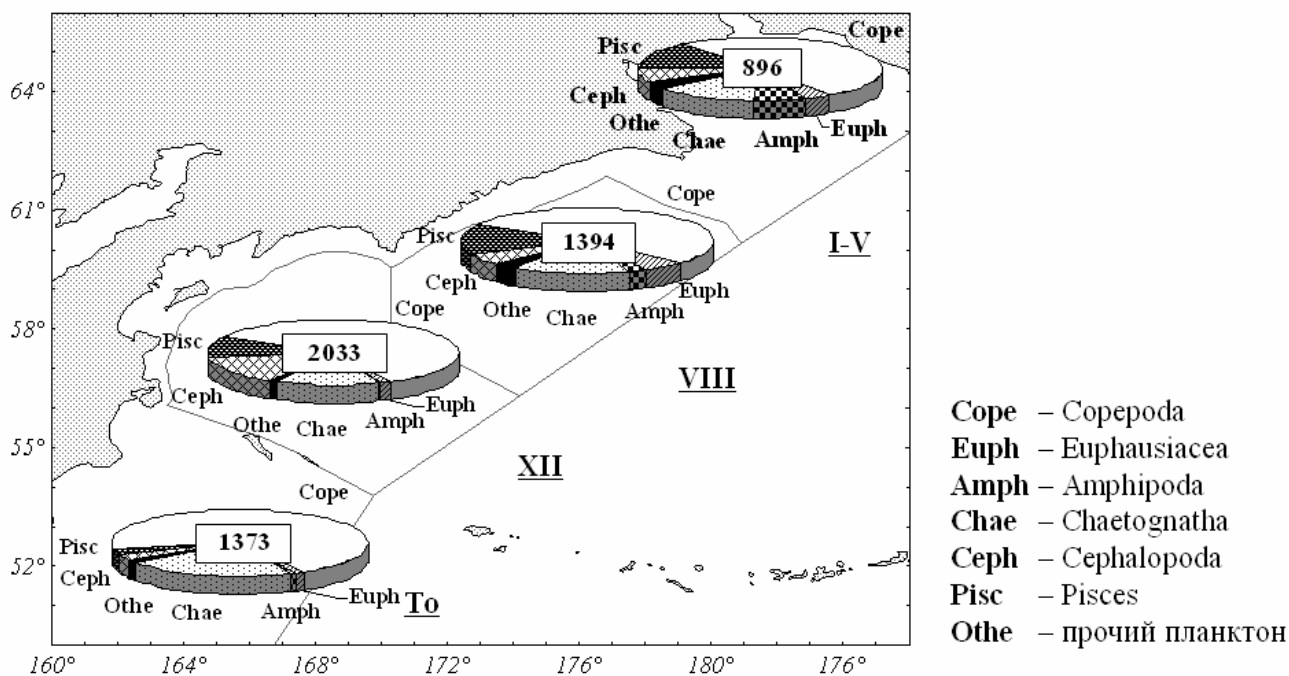


Рис. 2. Соотношение (% по массе) компонентов кормовой базы лососей и ее суммарное обилие в верхней эпипелагиали в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах в июне-июле 2003 г. В прямоугольниках указана суммарная плотность кормовой базы, мг/м³. Римские цифры – номера районов

4.3. Сравнение траловых и модельных оценок обилия нектона. Траловые и модельные оценки обилия мелкоразмерного нектона, входящего в кормовую базу лососей, характеризовались одинаковым составом, сходной пространственной изменчивостью доминирующих видов, но существенно различались по величине. Среди рыб на шельфе доминировали минтай, мойва и песчанка, а в глубоководных районах – мезопелагические виды и северный одноперый терпуг. Среди кальмаров преобладали северный и камчатский кальмар. По траловым расчетам плотность концентраций мелкоразмерного нектона в среднем за весь период исследований составила 13 для каль-

маров и 25 мг/м^3 для рыб. Модельные оценки были в 4-7 раз выше (соответственно 86 и 111 мг/м^3). Как показал анализ размерного состава гидробионтов, главной причиной наблюдаемых различий является недоучет личинок и мелкоразмерной молоди траловым методом.

ГЛАВА 5. ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

5.1. Обзор литературы по избирательности питания рыб. Рассмотрены различ-

ные индексы избирательности питания. Исследованы компоненты, составляющие пищевые предпочтения рыб. Проанализированы публикации по избирательности питания тихоокеанских лососей. Показано, что отсутствие полных сведений о кормовой базе рыб затрудняет количественную оценку их пищевых предпочтений.

5.2. Оценка избирательности питания тихоокеанских лососей. Тихоокеанские лососи селективно питаются преимущественно наиболее заметными кормовыми организмами. В дневное время это гиперииды, эвфаузииды, крылоногие моллюски и личинки декапод, имеющие пигментированное тело или отдельные его части. Элективность (по Ивлеву) у горбуши, кеты и нерки в отношении этих пищевых объектов доходит до 0,99. Кроме того, днем лососи избирательно потребляют наиболее массовые виды среди крупных нектонных организмов – камчатского кальмара, молодь минтая и северного одноперого терпуга (элективность у чавычи и кижуча до 0,99, у горбуши, кеты и нерки до 0,94). В ночной период заметность пищевых объектов также имеет важное значение в формировании пищевых предпочтений рыб. Максимальные индексы избирания отмечены в отношении миктофид и эвфаузиид, имеющих светящиеся фотофоры на теле. Полученные результаты хорошо согласуются с представлениями о том, что тихоокеанские лососи являются визуальными хищниками, и зрение играет у них ведущую роль при поиске пищи (Lazzaro, 1987; Schabetsberger et al., 2003; Волков, Косенок, 2005).

Горбуша, кета и нерка характеризуются сходным составом наиболее любимых пищевых объектов (гипериида *T. pacifica*, эвфаузииды *Th. longipes*, птеропода *L. helicina* и личинки декапод), но различаются по степени их избирательности и порядку предпочтения (рис. 3). Нерка отличается высокой селективностью питания в отношении одного вида (*T. pacifica*). Кета имеет широкий спектр пищевых предпочтений, в который помимо вышеотмеченных входят и другие организмы (птеропода *S. limacina*, миктофиды). Однако она отличается сравнительно слабо выраженной селективностью питания. Максимальная величина индексов избирания у кеты не превышает 0,36 (рис. 3). Горбуша наиболее избирательно потребляет эвфаузиид (преимущественно *Th. longipes*). Кроме того, высокая элективность отмечена и в отношении гипе-

рииды *T. pacifica*. Излюбленными кормовыми объектами чавычи и кижуча являются нектонные организмы. Чавыча в большей степени предпочитает кальмаров, кижуч – личинок и молодь рыб (рис. 3). Все планктонные виды в среднем для рассмотренного периода исследований характеризуются отрицательной избираемостью у чавычи и кижуча, хотя следует отметить, что в отдельных районах крупные гиперииды и эвфаузииды могут входить в состав их излюбленных пищевых объектов.

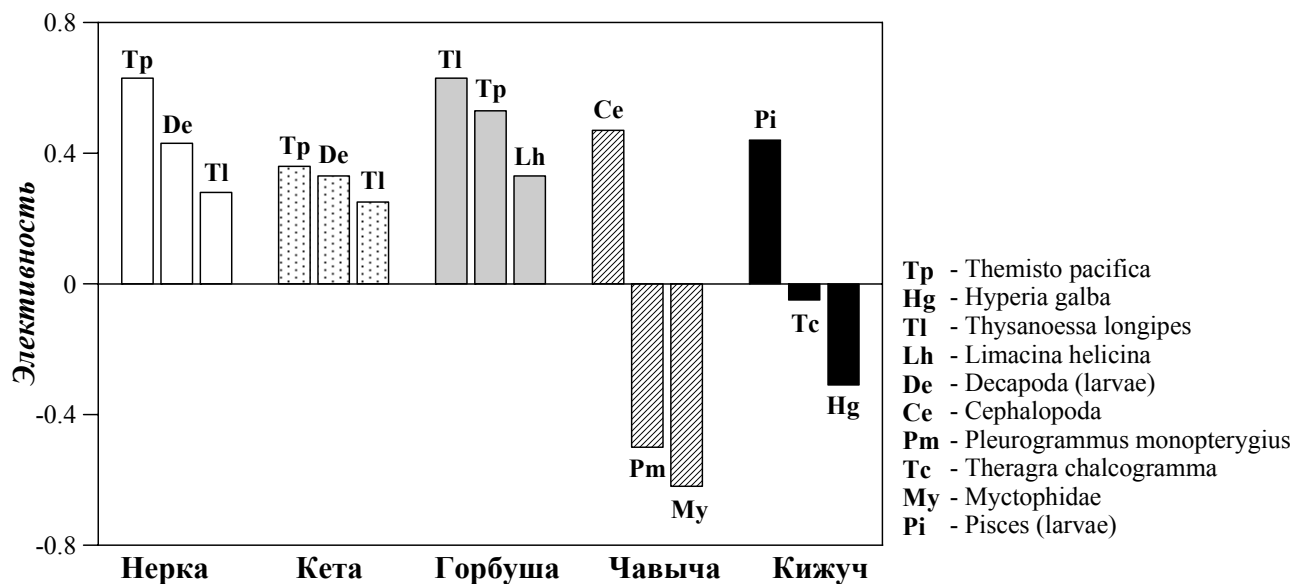


Рис. 3. Средние элективности (по Ивлеву) для трех наиболее предпочитаемых кормовых объектов лососей в глубоководных районах Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах в летне-осенние периоды 2002-2006 гг.

Отмечена размерная изменчивость пищевых предпочтений тихоокеанских лососей. У горбуши, кеты и нерки она выражается в расширении спектра излюбленных пищевых объектов по мере роста рыб за счет увеличения потребления нектонных организмов, а у чавычи и кижуча, напротив, происходит его сужение, вызванное выпадением планктонной пищи из их рациона. Для всех видов лососей с увеличением размеров их тела наблюдается смещение пищевых предпочтений от мелких (личинки рыб) к более крупным (миктофиды, минтай и др.) представителям ихтиофауны.

В период исследований наблюдалась сезонная изменчивость пищевых предпочтений кеты, нерки и чавычи. От лета к осени число видов излюбленной и заменяющей пищи лососей сокращалось. У кеты и нерки снижались пищевые предпочтения в отношении птеропод и желетелого зоопланктона (медуз, гребневиков и аппендикулярий) и значительно увеличивались в отношении миктофид. Чавыча летом избирательно потребляла кальмаров, молодь терпуга и в отдельных районах крупных эвфаузиид, а осенью переключала свои пищевые предпочтения исключительно на кальмаров.

5.3. Размерная селективность питания лососей. По длине потребляемых пищевых компонентов отчетливо выделяются две группы лососей – чавыча + кижуч и горбуша + кета + нерка. Средняя длина кормовых объектов первой группы рыб находится в основном в пределах 30-120 мм, вторая питается более мелкими организмами (преимущественно 2-100 мм).

Для всех видов лососей отмечена прямая зависимость размеров пищевых объектов от длины рыбы. При этом скорость увеличения длины жертвы по мере роста хищника повышается в ряду нерка-кета-горбуша-чавыча-кижуч. Размерный диапазон потребляемого корма расширяется при увеличении длины лососей.

Различия в среднем размере потребляемой пищи определяются разницей в минимальной длине жертв лососей, которая обусловлена особенностями строения их жаберного аппарата. Наиболее частыми и длинными жаберными тычинками обладает нерка. Далее в порядке увеличения промежутков в цедильном аппарате располагаются горбуша, кета, кижуч и чавыча.

Отмечена региональная изменчивость размеров кормовых объектов лососей. В шельфовых водах лососи потребляют наиболее крупные пищевые объекты по сравнению с другими районами.

У 3 из 5 видов тихоокеанских лососей при увеличении размера наблюдаются изменения в относительной ширине трофической ниши (этот показатель рассчитывается как отношение длины хищника к длине жертвы и показывает, насколько рост рыбы согласуется с увеличением размеров ее пищи). По мере роста горбуши ширина ее ниши значительно увеличивается, а у кеты и чавычи, напротив, сужается. Относительная ширина трофической ниши нерки и кижуча не изменяется при увеличении длины их тела.

ГЛАВА 6. ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

6.1. Обзор литературы по пищевой обеспеченности рыб. Рассмотрены различные показатели пищевой обеспеченности рыб. Определены условия и границы их применения. Показано, что выводы об обеспеченности пищей, основанные на какой-либо одной характеристике, часто бывают неверными, и для получения более точных результатов необходимо использовать сразу несколько показателей. Дан анализ современных представлений о пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей.

6.2. Некоторые косвенные показатели пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей. На основе анализа восьми косвенных показателей пищевой обеспеченности выявлено, что осенью 2006 г. и летом 2003 г., вероятно, наблюдалась более низкая по

сравнению с другими годами пищевая обеспеченность кеты, нерки и горбуши. На это указывают [1] широкие пищевые спектры, [2] низкие индексы пищевого сходства у совместно обитающих рыб, что особенно отчетливо проявилось у посткатадромной молодежи, [3] низкие суточные пищевые рационы, [4] изменения в ритмике питания, [5] обратная связь между плотностью скоплений и темпом «недавнего» роста рыб, который определялся по межсклеритным расстояниям для маргинальных склеритов, а также [6] относительно высокая доля второстепенной пищи (копепод, медуз и миктофид) в питании рыб. Кроме того, предположение об относительно низкой пищевой обеспеченности кеты, нерки и горбуши осенью 2006 г. и летом 2003 г. согласуется с наиболее высокой плотностью лососей в западной части Берингова моря в эти годы, что могло привести к возрастанию напряженности пищевых отношений между ними.

Однако в эти годы, равно как и в годы других съемок, не отмечено существенного увеличения в рационе лососей роли резервной пищи, такой как копеподы и щетинкочелюстные, которые абсолютно доминируют в составе кормовой базы рыб. Это говорит о большом количестве резервных пищевых ресурсов и о достаточно высоком уровне пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря. К этому также необходимо добавить, что, как показано выше, в летне-осенние периоды 2002-2006 гг. горбуша, кета и нерка характеризовались сходным составом наиболее излюбленных пищевых объектов (*T. pacifica*, *Th. longipes*, *L. helicina* и личинки декапод), различаясь лишь по степени их избирательности и порядку предпочтения. Это также свидетельствует о достаточной пищевой обеспеченности этих видов лососей.

6.3. Потенциальная конкуренция лососей с другими обитателями эпипелагиали.

Прежде чем рассматривать конкурентные отношения лососей с другими обитателями эпипелагиали, необходимо определить ключевые виды в западной части Берингова моря. Юго-западная глубоководная и северо-западная шельфовая части исследованной акватории существенно различались по количественному составу эпипелагических видов. По траловым оценкам в западной части Алеутской и в Командорской котловинах (районы VIII и XII) помимо лососей, составляющих в разные годы от трети до половины и более в общей биомассе нектона, по величине обилия выделялись мезопелагические рыбы (2-39 %), кальмары (10-39 %) и молодь северного одноперого терпуга (1-18 %). При этом среди мезопелагических рыб абсолютно доминировали 2 вида – светлоперый стенобрах и серебрянка. В группе кальмаров преобладал север-

ный кальмар. В отдельные годы была сравнительно высокой биомасса камчатского кальмара.

В северо-западной части Берингова моря (районы I-V) лососи доминировали только в летний период, составляя от 51 до 82 %. Осенью их доля резко снижалась до 1-14 %. Летом в верхне-эпипелагическом нектоне преобладали минтай (6-78 %), сельдь (1-74 %) и мойва (1-34 %). Количество кальмаров в этом районе было крайне незначительным и не превышало 1 % от общей биомассы нектона.

В исследованный период в глубоководных районах (VIII и XII) – основном месте нагула тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря – был отмечен в основном низкий ($<0,25$) и средний ($0,25-0,50$) уровень пищевого сходства (по Шорыгину) лососей с доминирующими видами нектона (северный одноперый терпуг, стенобрах, серебрянка, северный и камчатский кальмары). Учитывая, во-первых, что большинство из этих видов составляют интерзональные мигранты, находящиеся в поверхностном слое только ночью, во-вторых, что лососи питаются преимущественно в дневное время, и в-третьих, что при нехватке пищи днем они могут потреблять планктонные и нектонные организмы (в т.ч. потенциальных конкурентов), поднимающихся в эпипелагиаль в ночной период, нет оснований предполагать существенное отрицательное влияние массовых видов нектона на пищевую обеспеченность лососей.

В шельфовых районах (I-V) в период наибольшего обилия лососей (вторая половина лета) также не наблюдалось высокого сходства в питании лососей и доминирующих здесь видов нектона в местах их совместных скоплениях. Минтай, сельдь и мойва потребляли преимущественно эвфаузиид (в основном *Thysanoessa raschii*), в то время как рацион лососей содержал широкий спектр пищевых объектов, включающий амфипод, личинок декапод, мелких рыб и эвфаузиид (в основном *Th. inermis*).

Рассматривая потенциальную конкуренцию лососей с обитателями эпипелагиали необходимо отметить важнейшую роль медуз в морских сообществах. Только по траловым оценкам, учитывающим преимущественно крупноразмерных особей, в западной части Берингова моря биомасса медуз была сопоставима или превышала суммарную биомассу нектона. В верхней эпипелагиали глубоководных районов она находилась в пределах 0,1-1,5 млн т, а на шельфе составляла от 0,1 до 0,6 млн т.

На протяжении всего летне-осеннего периода в шельфовых водах и осенью в глубоководных котловинах в западной части Берингова моря наблюдались плотные

концентрации крупных медуз. Как показали исследования осенью 2006 г. ведущую роль в их рационе играли планктонные организмы (копеподы, эвфаузииды, амфиподы, крылоногие моллюски, щетинкочелюстные, остракоды и личинки декапод). Хотя интенсивность питания медуз сравнительно невелика, их высокое обилие предполагает потенциальную пищевую конкуренцию этих организмов с планктоноядными лососями – кетой, неркой и горбушей.

Помимо того, что желетелый зоопланктон может быть конкурентом лососей за пищевые ресурсы, в отдельных районах он составляет существенную часть рациона кеты и замечен в питании некоторых других видов лососевых рыб (Волков, 1996; Дулепова, 1998; Чучукало, 2006; и мн. др.). Наиболее крупные центры воспроизводства медуз располагаются на шельфе, что предопределяет большое количество здесь их ранней молодежи, доступной для питания лососей. Вместе с тем, в Командорской и Алеутской котловинах численность мелкоразмерных медуз также может быть существенна, что связано с довольно высоким обилием в этом районе глубоководных видов (*Aequorea forskalea*, *Phacellophora camtschatica*) и выносом молодежи шельфовых медуз течениями из прибрежных зон.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. С помощью математической модели, основанной на информации о пищевых спектрах рыб и количественном составе зоопланктона, оценено обилие кальмаров и рыб, входящих в рацион тихоокеанских лососей, в российской части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах в летне-осенние периоды 2002-2006 гг. Суммарная плотность концентраций нектона в различных районах в основном не превышала 300 мг/м^3 . Ее значение для кальмаров в среднем составило $86 \pm 15 \text{ мг/м}^3$, для рыб – $111 \pm 19 \text{ мг/м}^3$.

2. Общая плотность концентраций кормовой базы лососей, полученная по модельным расчетам обилия мелкоразмерного нектона и данным сетных уловов макропланктона, в 2002-2006 гг. находилась в пределах $500\text{-}1500 \text{ мг/м}^3$. Ее наименьшие значения были отмечены осенью 2004 г. (561 мг/м^3) и 2003 г. (903 мг/м^3), а наибольшие – осенью 2002 г. (1466 мг/м^3) и летом 2003 г. (1423 мг/м^3). Глубоководные районы западной части Берингова моря характеризовались максимальным уровнем плотности кормовой базы лососей ($516\text{-}2033 \text{ мг/м}^3$).

3. Основу потенциальной кормовой базы лососей составляли копеподы и щетинкочелюстные. Доля нектона (по биомассе) в разные годы варьировала от 16 до

23 %. На шельфе и в тихоокеанских водах она обычно была заметно ниже (6-25 %) по сравнению с водами Командорской и Алеутской котловин (17-31 %). В шельфовой зоне основу nektonной части кормовой базы лососей составляли минтай, мойва и песчанка. В глубоководных районах в ее составе доминировали миктофиды, северный одноперый терпуг, камчатский и северный кальмары.

4. Все виды тихоокеанских лососей избирательно потребляют преимущественно наиболее заметные кормовые объекты. В дневное время это гиперииды, эвфаузииды, крылоногие моллюски и личинки декапод, имеющие пигментированное тело или отдельные его части, а также наиболее массовые виды среди крупных nektonных организмов – камчатский кальмар, молодь минтая и северного одноперого терпуга. Пищевые предпочтения лососей в ночное время ориентированы на миктофид и эвфаузиид, имеющих светящиеся фотофоры на теле.

5. В целом в летне-осенние периоды 2002-2006 гг. горбуша, кета и нерка характеризовались сходным составом наиболее любимых пищевых объектов (*T. pacifica*, *Th. longipes*, *L. helicina* и личинки декапод), но различались по степени их избирательности и порядку предпочтения. Нерка отличалась высокой селективностью питания в отношении одного вида (гипериида *T. pacifica*). Кета имела широкий спектр пищевых предпочтений, в который помимо вышеотмеченных входили и другие организмы, но у нее была менее выражена селективность питания. Горбуша наиболее избирательно потребляла эвфаузиид (*Th. longipes*). Излюбленными кормовыми объектами чавычи и кижуча были nektonные организмы. Чавыча в большей степени предпочитала кальмаров, а кижуч – личинок и молодь рыб.

6. Отмечена сезонная изменчивость пищевых предпочтений кеты, нерки и чавычи. От лета к осени спектр любимой и заменяющей пищи лососей сокращался. У кеты и нерки из него исчезали птероподы и желетельный зоопланктон, а появлялись миктофиды. Чавыча переключала свои пищевые предпочтения исключительно на кальмаров.

7. Для всех видов лососей отмечена прямая зависимость размеров пищевых объектов от длины рыбы. При этом скорость увеличения длины жертвы по мере роста хищника повышается в ряду нерка-кета-горбуша-чавыча-кижуч. Различия в среднем размере потребляемого корма определяются разницей в минимальной длине жертв лососей, которая обусловлена особенностями строения их жаберного аппарата.

8. Выраженная избирательность питания, потребление небольшого числа пищевых объектов, низкое значение в рационе рыб доминирующих в планктоне кормовых организмов (копеподы и щетинкочелюстные), похожая и устойчивая при межгодовом сравнении ритмика питания и сравнительно высокие суточные пищевые рационы рыб – все это свидетельствует о достаточно высокой пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря в летне-осенние периоды 2002-2006 гг. Анализ восьми косвенных показателей выявил, что летом 2003 г. и осенью 2006 г. наблюдалась более низкая по сравнению с остальными рассмотренными годами пищевая обеспеченность лососей.

9. Исходя из невысокого уровня пищевого сходства лососей с доминирующими нектонными видами (миктофиды, серебрянка, молодь северного одноперого терпуга, минтай, сельдь, мойва, северный и камчатский кальмары) в западной части Берингова моря, значительной пространственной разобщенности со многими из этих видов, различий в суточной ритмике питания, а также учитывая тот факт, что все перечисленные виды на ранних стадиях жизненного цикла являются потенциальными пищевыми объектами лососей, нет оснований для выводов о существенном отрицательном влиянии массовых представителей нектона на пищевую обеспеченность лососей.

10. На протяжении всего летне-осеннего периода в шельфовых водах и осенью в глубоководных котловинах наблюдались плотные концентрации (до 12 т/км²) крупных медуз. Их общая биомасса в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в 2002-2006 гг. находилась в пределах 0,6-1,7 млн т и в отдельные годы существенно превышала здесь суммарную биомассу нектона. Основу рациона медуз составляли те же планктонные организмы, которые входят в питание лососей (эвфаузииды, гиперииды, копеподы и др.). Хотя интенсивность питания медуз сравнительно невелика, благодаря высокому обилию они, по-видимому, оказывают заметное воздействие на кормовую базу лососей и других планктоноядных рыб.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. **Заволокин А.В.** Связь между размерами хищников и жертв для некоторых видов рыб эпипелагического нектона Охотского моря // Биол. моря. 2003. Т. 29, №3. С. 210–212.
2. Свиридов В.В., Темных О.С., **Заволокин А.В.**, Панченко Е.А., Путивкин С.В. Межгодовая динамика биологических показателей и структуры чешуи анадырской кеты // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 139. С. 61–77.

3. **Заволокин А.В.**, Ефимкин А.Я. Избирательное питание массовых рыб-планктонофагов Анадырского залива Берингова моря // *Вопр. рыболовства*. 2005. Т. 6, №2 (22). С. 211–225.

4. **Заволокин А.В.**, Горбатенко К.М., Кияшко, С.И., Мерзляков А.Ю. Медузы Охотского моря: состав, динамика обилия, роль в экосистеме // *Рыб. хоз-во*. 2005. №3. С. 50–52.

5. Горбатенко К.М., **Заволокин А.В.**, Мерзляков А.Ю., Кияшко С.И. Трофический статус медуз (Cnidaria) Охотского моря и специфика их питания весной по данным анализов содержимого желудков и соотношений стабильных изотопов // *Изв. ТИНРО*. 2005. Т. 143. С. 240–248.

6. Суханов В.В., **Заволокин А.В.** Оценивание параметров селективности в питании рыб при неполных данных // *Вопр. ихтиол.* 2006. Т. 46, №9. С. 815–818.

7. Ильинский Е.Н., **Заволокин А.В.** Количественный состав и распределение сцифоидных медуз (Scyphozoa) в эпипелагиали Охотского моря осенью и зимой // *Зоол. журн.* 2007. Т. 86, №10. С. 1168–1176.

8. **Заволокин А.В.**, Ефимкин А.Я., Слабинский А.М., Косенок Н.С. Избирательность осеннего питания и обеспеченность пищей массовых видов рыб в верхней эпипелагиали в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах // *Вестник СВНЦ ДВО РАН*. 2007. №3. С. 33–49.

9. **Zavolokin A.V.**, Efimkin A.Ya., Slabinskiy A.M., Kosenok N.S. Food supply and trophic relationships of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) and atka mackerel (*Pleurogrammus monopterygius*) in the western Bering Sea in fall 2002–2004 // *NPAFC Bull.* 2007. № 4. P. 127–131.

10. **Заволокин А.В.**, Слабинский А.М., Ефимкин А.Я., Косенок Н.С. Кормовая база тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах в 2002–2006 гг. // *Бюллетень № 2 реализации «Концепции бассейновой программы изучения лососей»*. Владивосток: ТИНРО-центр. 2007. С. 42–46.

11. **Заволокин А.В.**, Слабинский А.М., Ефимкин А.Я., Косенок Н.С. Обилие мелкоразмерного нектона в западной части Берингова моря и сопредельных тихоокеанских водах в 2002–2006 гг. // *Бюллетень № 2 реализации «Концепции бассейновой программы изучения лососей»*. Владивосток: ТИНРО-центр. 2007. С. 36–41.

Тезисы и материалы конференций:

12. **Заволокин А.В.** Связь между размерами хищников и жертв эпипелагического и донного нектона Охотского моря // *Экология и проблемы защиты окружающей среды: Тезисы докладов VIII всероссийской студенческой научной конференции*. Красноярск, 25-27 апреля 2001 г. С. 43–44.

13. **Заволокин А.В.**, Слабинский А.М., Ефимкин А.Я., Косенок Н.С. Кормовая база тихоокеанских лососей в российских водах Берингова моря в 2002–2006 гг. // *Современное состояние водных биоресурсов: Материалы науч. конф., посв. 70-летию С.М. Коновалова*. Владивосток, ТИНРО-Центр, 25-27 марта 2008 г. С. 396–398.