

**НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ЭКОЛОГИИ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ
В МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ**

В.П. Шунтов, О.С. Темных

*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-центр),
туп. Шевченко, 4, Владивосток, 690950, Россия. E-mail: temnykh@tinro.ru*

На основании анализа данных крупномасштабных комплексных съемок, проводимых ТИНРО-Центром в дальневосточных морях и северо-западной части Тихого океана в период 1980–2004 гг., обосновываются новые представления об экологии лососей в морской период жизни, месте и роли их в пелагических сообществах дальневосточных морей. Лососи более эври-термны, чем это считалось ранее, особенно к низким значениям температуры воды. Поверхностная температура воды в пределах «лососевого» диапазона не является жестко лимитирующим фактором, определяющим их распространение, сроки и пути миграций. Основная жизненная стратегия лососей (экологически пластичных, подвижных некосячных видов рыб) в морской период жизни направлена на освоение ресурсов океанических акваторий (главным образом глубоководных районов). Кормовые ресурсы лососей в дальневосточных морях и северо-западной части Тихого океана (СЗТО) находятся на более высоком уровне в сравнении с имеющими широкое распространение взглядами, согласно которым пища жестко лимитирует рост лососей и их численность. Даже при современной высокой численности лососей нет оснований для выводов о переполнении ими экологической емкости Северной Пацифики.

**NEW VIEWS ON ECOLOGY OF PACIFIC SALMON
DURING THE MARINE PERIOD OF LIFE**

V.P. Shuntov, O.S. Temnykh

*Pacific Scientific Research Fisheries Center (TINRO-Center),
4, Shevchenko Alley, Vladivostok 690950 Russia. E-mail: temnykh@tinro.ru*

Based on data of large-scale complex surveys conducted in the Far Eastern Seas and northwest Pacific Ocean by TINRO-Center during 1980-2004, the new concepts on salmon marine life period, their position and role in pelagic ecosystems are substantiated. The Pacific salmon are more eurythermal, than in was thought previously, particularly in relation to lower water temperatures. Surface temperature within the vertical layer of salmon presence does not limit rigidly salmon distribution and migration timing and routes. The major survival strategy of Pacific salmon (ecologically plastic, mobile, non-schooling fish species) during marine life period is aimed at the utilization of high seas resources (primarily in deep-water regions). Pacific salmon food resources in the Far Eastern Seas and northwest Pacific Ocean are at higher level as compared some viewpoints, according to which food availability rigidly limits salmon growth and abundance. Despite of high Pacific salmon abundance nowadays, there are no reasons to believe that these species have exceeded carrying capacity of North Pacific.

Морской период жизни тихоокеанских лососей в общих чертах хорошо изучен. Особенно зримо прогресс в познании морской экологии этих рыб обозначился во время их крупномасштабного дрейфтерного промысла в 1950–1970-е гг. Результаты наблюдений и исследований как в то время, так и в более поздние периоды опубликованы в огромном количестве работ, в том числе обобщающих. Не очень давно, а именно в 1991 г., основные представления как о морском, так и о пресноводном периоде жизни лососей

были суммированы в большой коллективной монографии «Pacific Salmon Life Histories» (1991). Очередной, при этом весьма значительный, вклад в познание морской экологии лососей связан с созданием и функционированием Северо-тихоокеанской Комиссии по анадромным рыбам (NPAFC), оперативно издающей бюллетени симпозиумов и рабочих совещаний, что способствует координации исследовательских усилий специалистов разных стран и научных учреждений. В настоящее время скоординированные исследования лососей Берингова моря и приалеутских вод осуществляются по международной пятилетней (2002–2006 гг.) программе BASIS, а экспедиционные работы по ней синхронно проводятся на судах России, США и Японии.

Вообще интенсивное изучение морского периода жизни тихоокеанских лососей исчисляется 50–60 годами. Большую часть этого времени российский вклад в познание морской экологии лососей после покидания ими вод внутреннего шельфа в сравнительном плане был не очень значительным, а основные достижения были связаны с работами И.Б. Бирмана. Ставшая настольной его книга «Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей» (1985) была переиздана в 2004 г. За год до этого в России была опубликована еще одна монография по морской экологии лососей, принадлежащая перу Н.В. Кловач (2003), – «Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты».

Важно подчеркнуть, что все наиболее значительные работы по морскому периоду жизни лососей были основаны на информации, получаемой из дрейферных сетей. Эти данные селективны, мало пригодны для трофологических исследований, при их сборе отсутствовала надлежащая комплексность, в частности фрагментарно собирались данные об океанологическом и гидробиологическом окружении лососей.

Ситуация принципиально изменилась с середины 1980-х годов, когда в ТИНРО и КамчатНИРО была освоена эффективная тактика тралового облова лососей. В ТИНРО, кроме того, траловые лососевые съемки стали совмещаться с океанологическими и планктонными, а при учете лососей, оценке их биологического состояния, состава и величины рационов аналогичные работы выполнялись и по остальным компонентам нектона (прочие рыбы и кальмары). Таким образом, объем качественной, при этом неселективной или менее селективной, информации резко возрос. Следует добавить, что траловыми съемками, в отличие от дрейферных, за короткие сроки наблюдениями удается охватывать обширные акватории (за 1,5 мес около 1 млн км²), а разработанные в ТИНРО экспресс-методики позволяют прямо в экспедиционных условиях обрабатывать сотни планктонных проб и тысячи желудков рыб и кальмаров.

Таким образом, начиная с 1990-х гг. российский вклад в познании морской экологии лососей резко увеличился. Пока это нашло отражение в большом количестве публикаций статейного типа, нескольких диссертациях и издающейся серии фундаментальных атласов количественного распределения нектона и каталогов нектонных сообществ российских вод (Атлас количественного распределения нектона, 2003, 2004, 2005; Нектон, 2003, 2004, 2005).

Новый банк данных, накопленный в период траловых лососевых съемок, по сравнению с информацией «дрейферного этапа» оказался не только более обширным, но и значительно качественнее. Поэтому уже сейчас стало очевидным, что многие из устоявшихся представлений о закономерностях, адаптациях и лимитирующих факторах в морской экологии лососей являются лишь постулатами, которые без достаточных доказательств ввели в обиход авторитетные специалисты, работавшие на ранних этапах изучения морского периода жизни лососей, когда преобладал описательный подход. Кроме того, в толковании особенностей экологии лососей часто исходили из «учебниковых» истин, полученных на других представителях биоты, при этом не только водной, но и сухопутной. Остановимся на некоторых из них.

1. Как раньше, так и сейчас, по существу, все специалисты по лососям особое значение в пространственном распределении лососей придавали и придают поверхностной температуре воды. С положением определенных «видовых изотерм» на поверхности

связываются границы морских ареалов и их сезонные пульсации, а дислокации повышенных концентраций – с оптимальными диапазонами температуры, и опять же поверхностной. Видовые температурные диапазоны при их некоторых различиях в основном укладываются в интервал от первых положительных градусов до 15 °С (Manzer et al., 1965; Бирман, 1985, 2004; Nagasawa, 2000). В этом контексте сезонной динамикой температуры обосновываются и причины миграций лососей – при осеннем охлаждении вод от побережья, а при весеннем прогреве – к берегам из открытых вод. Все это есть и в обобщающих сводках по лососям, в том числе у И.Б. Бирмана (1985, 2004).

В действительности таких элементарных зависимостей нет. Хотя вообще важность температурного фактора в экологии видов и сообществ в высоких и умеренных широтах отрицать нельзя. Более того, он является основным в комплексе факторов, определяющих развитие фенологических явлений. В этом контексте температуру более правильно, на наш взгляд, рассматривать как косвенный индикатор фенологических, ландшафтных и биотопических изменений в годовом цикле.

Важно подчеркнуть, что лососи более эвритермны, чем это обычно представляется. В интервале 1–20 °С они, судя по всему, не испытывают особого дискомфорта. Более того, они могут встречаться при температуре за пределами этого диапазона. В частности, молодь горбуши в Охотском море экспедициями ТИНРО-Центра отмечалась при температуре около 0 °С и даже при ее отрицательных значениях (Шунтов, 1994; Темных, 2004). Выше от традиционно принимаемых находятся и верхние значения температурного диапазона лососей. Так, по В.Я. Леванидову (1964, 1969), в Амуре молодь кеты встречается даже при температуре воды 25–26,8 °С, при этом не прекращает питаться при 25 °С.

Лососи действительно тяготеют к верхней эпипелагиали (но не поверхности). Большая часть их держится в верхних 0–30 или 0–50 м. Но теперь благодаря телеметрическим наблюдениям хорошо известно, что все тихоокеанские виды лососей свободно заныряют на глубины, в 2 раза превышающие этот диапазон, а кета и чавыча даже до 300–350 м, а последний вид даже глубже (Ogura, 1994; Walker et al., 2000, 2004). Известно также, что зачастую даже в подповерхностных горизонтах температура на несколько градусов отличается от поверхностной. Таким образом, погружаясь в подповерхностные слои воды и глубже, лососи могут избегать сильно охлажденных поверхностных вод зимой и, напротив, значительно прогретых – летом (Темных, 2004). Именно так можно объяснить прохождение анадромной кеты через сильно прогретые субтропические воды к берегам Южной Кореи и Хонсю. Аналогичное объяснение может быть дано и нахождению молоди лососей в разгар лета в районах ее зимнего обитания в зоне субарктического фронта в Северной Пацифике.

Есть и другие подтверждения факта приглубого обитания лососей. В северной части Берингова моря в придонных горизонтах на внешнем шельфе и в верхней части свала глубин зимой не представляет исключительной редкости чавыча. Отмечалась здесь и кета (Radchenko, Glebov, 1998). У южных Курильских островов при промысловых обловах минтая (при ходе верхней подборы трала в горизонте 250 м) зимой встречались все виды тихоокеанских лососей, при этом среди них преобладала сима (Багинский, 2002). При тралениях в придонных горизонтах у юго-западного Сахалина в разгар зимы также регулярно встречалась горбуша (Темных, 2004; Темных и др., 2005). В зимние месяцы она отмечена и вдоль всей границы экономической зоны России в этом море. Кроме горбуши в северной части Японского моря, в том числе в Татарском проливе, зарегистрирована также сима (рис. 1). Но особенно впечатляюще выглядит количественное распределение горбуши в зимний период в Охотском море и в прикурильских водах (рис. 2). Новые данные говорят о том, что зимние ареалы лососей значительно обширнее, чем это принято считать. Заметим, что лососи в северных водах ничем не отличаются от обитающих зимой южнее. Они имеют аналогичный темп роста и питаются. Данные обстоятельства важны с точки зрения оценки экологической емкости морей и океанов для лососей именно в зимний период. Как будет показано ниже, по имеющимся пред-

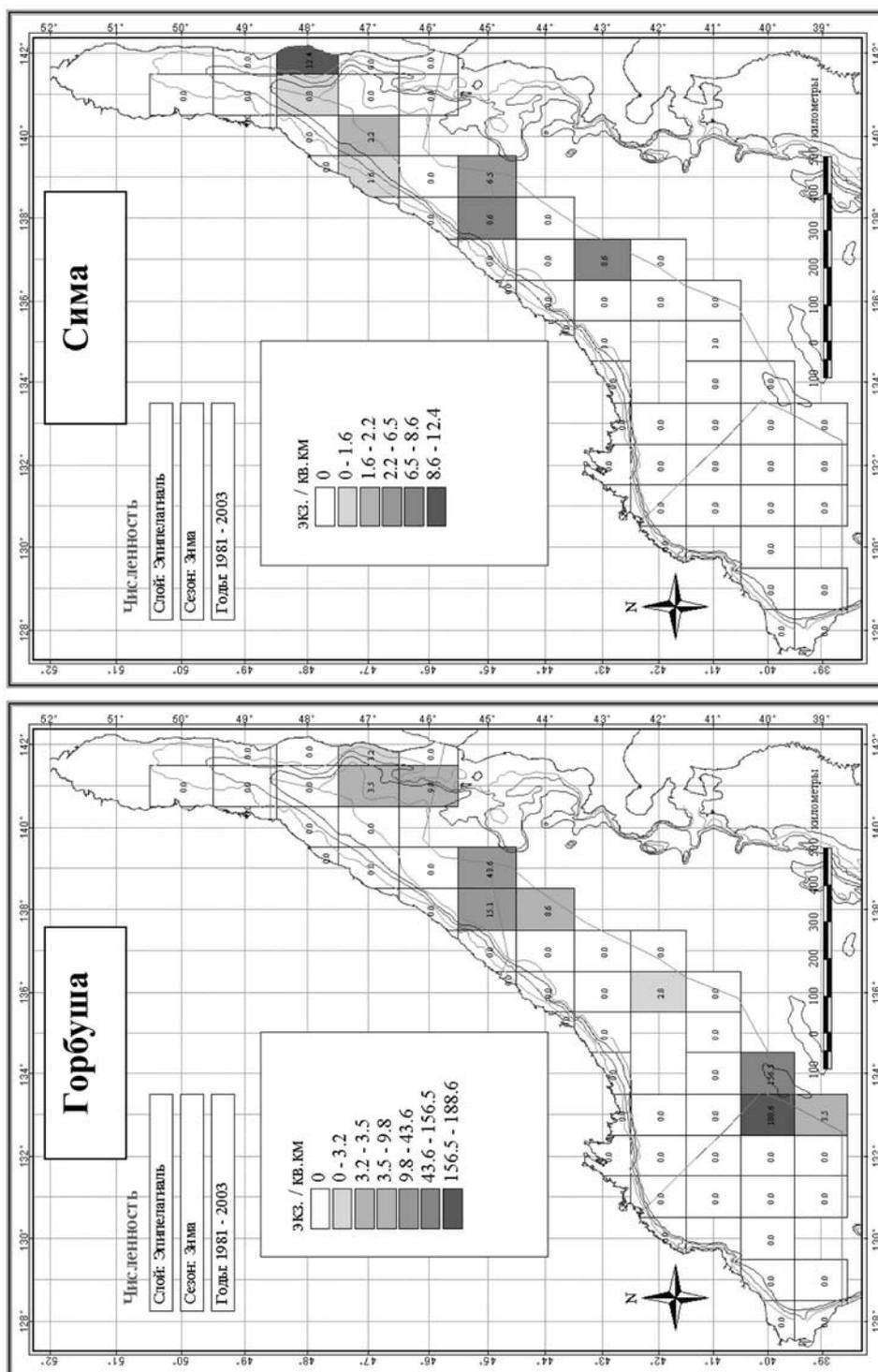


Рис. 1. Зимнее распределение горбуши и сима в эпипелагиали Японского моря (Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Японского моря, 2004)

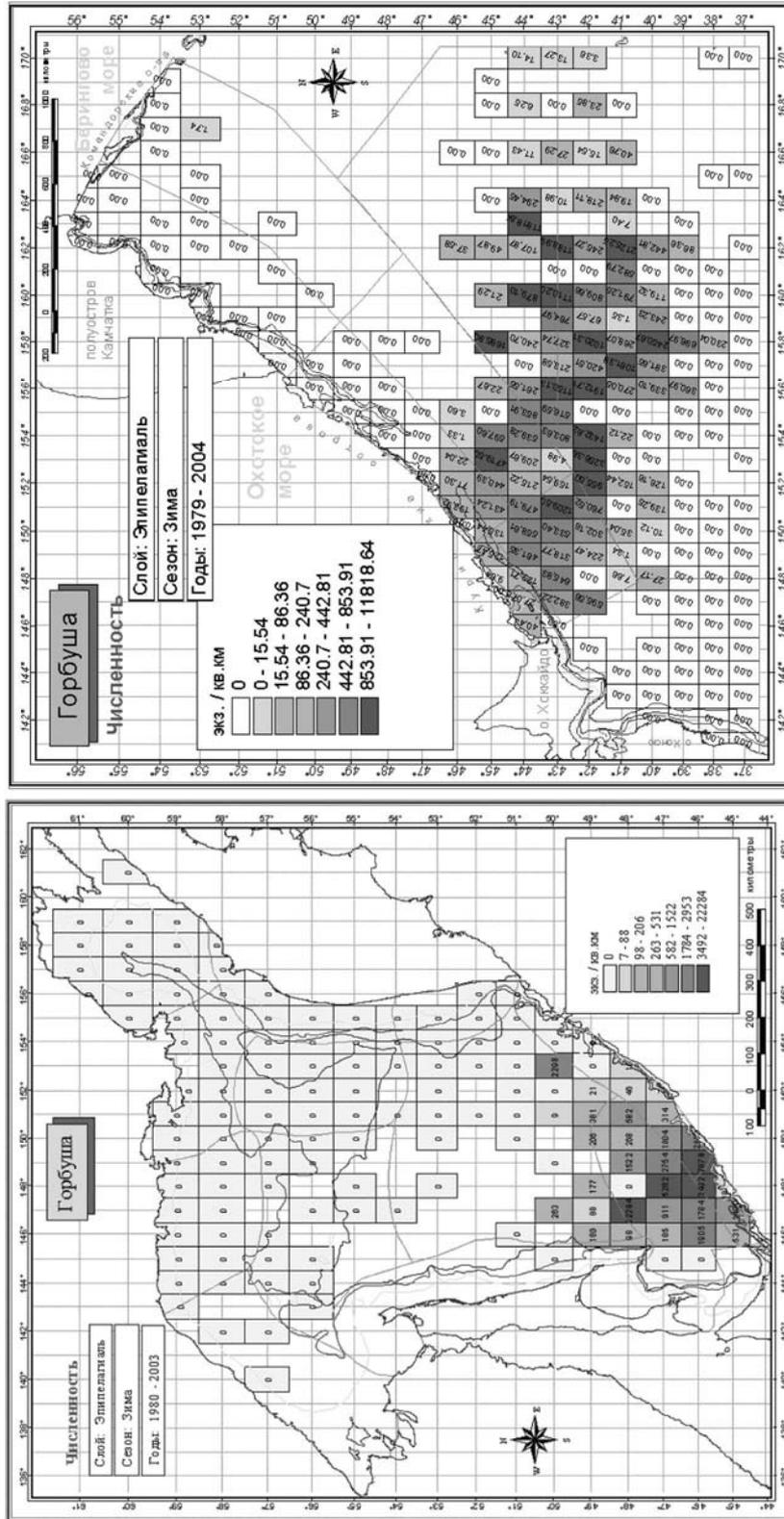


Рис. 2. Зимнее распределение горбуши в Охотском море и северо-западной части Тихого океана (Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море, 2003; Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана, 2005)

ставлениям именно в этот период у лососей в связи с сужением ареала и снижением биомасс макропланктона возникают основные проблемы с обеспеченностью пищей.

2. По существу, во всех работах по сезонным миграциям лососей говорится о соответствии их дислокации в различные периоды положению перемещающихся по сезонам изотерм температурного диапазона каждого вида. Что это не так, говорят многие данные. Особенно показательным является уход большей части лососей всех видов с шельфов в первой половине осени задолго до их сильного охлаждения. Более того, перераспределение в глубоководные открытые воды происходит при температурах, имеющих значения, входящие в их оптимальные диапазоны.

Так сложилось, что строгая этапность в онтогенетическом и годовом циклах лососей признается только за пресноводным и эстуарным периодами их жизни. Например, глубокие изменения физиологического состояния молоди при смолтификации сравнивают даже с метаморфозом амфибий (Баранникова, 1975; Варнавский, 1990). С определенными размерами, которые рассматриваются как показатель морфофизиологического состояния, связывается и покидание молодью эстуарной зоны (Takagi et al., 1981). Такой же сменой биотопа, сопровождающейся перестройкой морфофизиологических, экологических и поведенческих характеристик и адаптаций, что, в конечном счете, и формирует определенную жизненную форму (экологический тип), является и переход молоди из вод внутреннего шельфа в открытые глубоководные районы морей и океанов (Шунтов, 1989а, б; Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2004). Таким образом, по морфоэкофизиологическому статусу лососей, перешедших к обитанию в открытых водах, следует относиться к океаническим жизненным формам. В значительных количествах в водах шельфа, особенно внутреннего, после ската они появляются вновь только во время анадромных миграций. В океанических и сходных с ними модификациях морских водных масс глубоководных котловин и происходит основной их нагул. Это хорошо видно из рис. 3, составленного на базе нескольких десятков тысяч пелагических тралений, выполненных в экспедициях ТИНРО в 1979–2004 гг. На рис. 4 различные районы обитания лососей в азиатских водах ранжируются по их важности для нагула.

Становление океанических форм лососей и обитание их на очень обширных акваториях (по существу вся Северная Пацифика) сопровождалось переходом к рассредоточенному или рассеянному образу жизни. Это очень важный адаптационный аспект морской экологии лососей, так как стратегия и условия нагула косячных и не косячных форм рыб в принципе сильно различаются. Успешный нагул не косячных быстро плавающих рыб, какими являются лососи, может происходить при менее плотных концентрациях кормовых объектов, поэтому они, в отличие от косячных рыб, не тяготеют к локальным продуктивным районам и высоко градиентным зонам, образующимся на вторичных фронтах и определенных участках вихревых циркуляционных морских и океанических полей. Для примера приводим рис. 5 и 6, на которых даны характерные схемы количественного распределения двух массовых видов тихоокеанских лососей – горбуши и кеты. На рис. 5 зафиксирована ситуация, когда примерно через 2 нед мигрирующая широким (около 1000 миль) фронтом основная часть охотоморской горбуши должна подойти к Курильским островам и затем войти в Охотское море. В этой динамичной ситуации трудно или невозможно выделить узкие экологические русла преимущественного движения рыбы в сторону Охотоморского бассейна. Еще более показательным является показанное на рис. 6 относительно равномерное количественное распределение кеты на обширной акватории западной части Берингова моря, в пределах которой океанологические поля, а также количественное распределение планктона не являются однородными.

Изложенное здесь весьма важно как в понимании особенностей морской экологии лососей, так и в методическом отношении. Обитая на обширных акваториях, не объединенные в крупные стаи лососи имеют большие возможности для маневра по горизонтали и вертикали при поиске пищи и добычи своего индивидуального рациона. Это, на наш взгляд, во многом должно снимать остроту конкуренции за пищу (как внутри-, так и меж-

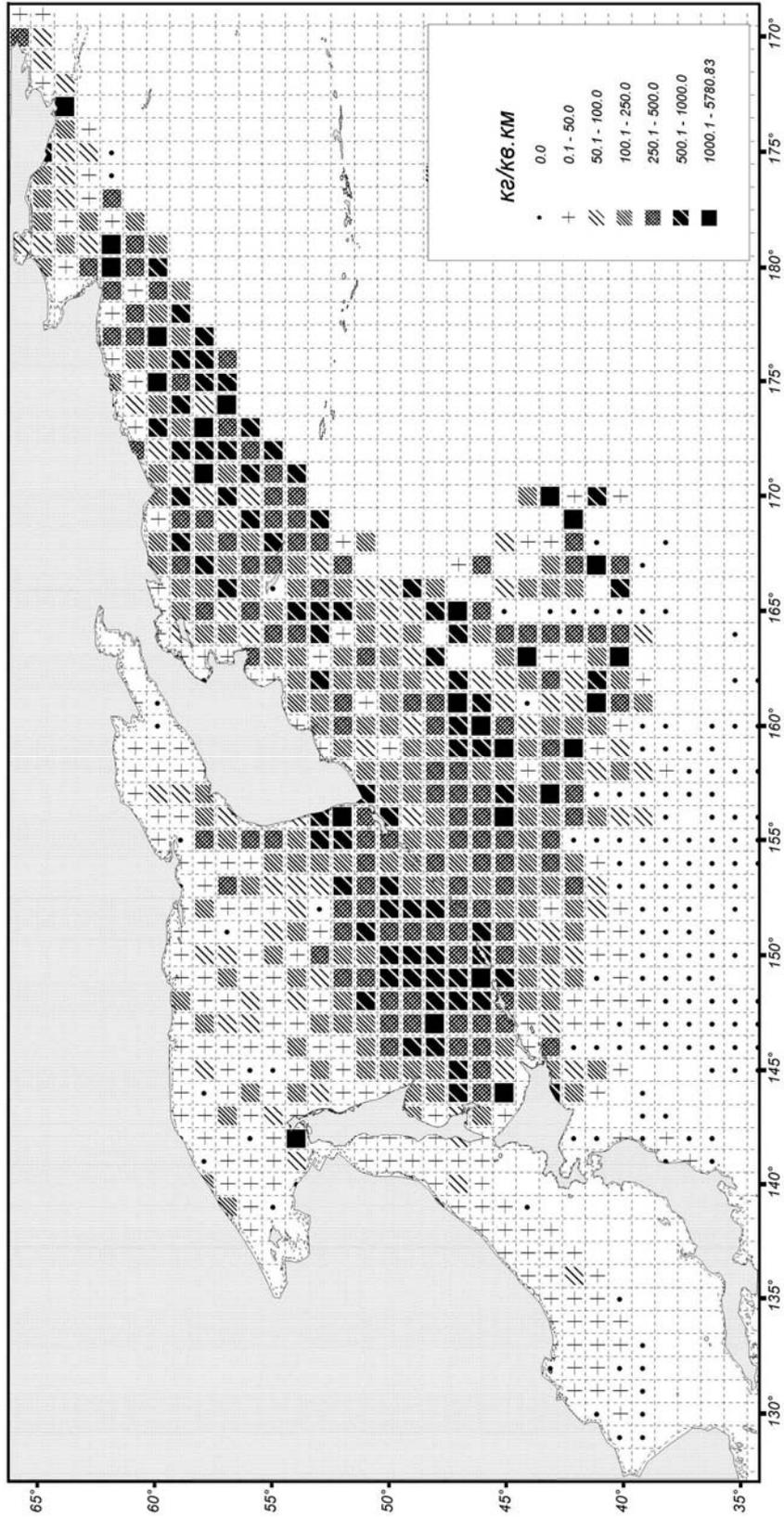


Рис. 3. Генерализованная схема количественного распределения тихоокеанских лососей в российских водах дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана

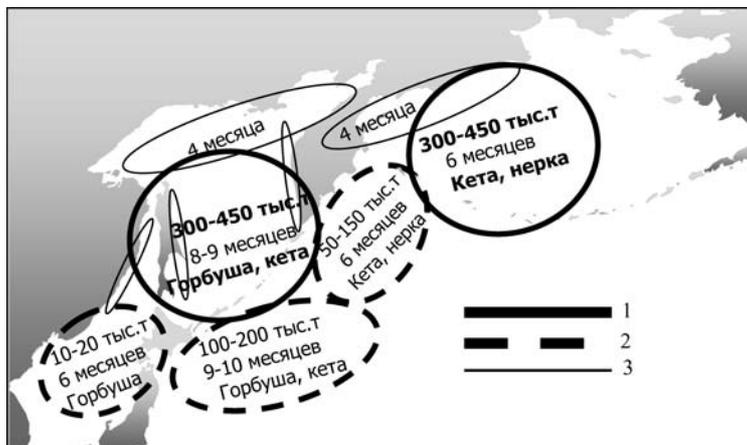


Рис. 4. Схема ранжирования районов морского обитания лососей в российских водах дальневосточных морей и сопредельных тихоокеанских водах по важности для нагула (Темных, 2004). 1 – районы основного нагула, 2 – транзитные районы, 3 – прибрежные районы. Тys. т – среднемноголетняя биомасса всех лососей, месяцы – продолжительность нагула, в каждом районе указаны доминирующие виды

видовую) и расширять пределы экологической емкости пелагиали для лососей. С учетом этого нельзя при объяснении количественного распределения лососей переносить на них подходы и принципы, наработанные при изучении закономерностей формирования скоплений массовых косячных промысловых рыб – сельдей, сардин, анчоусов, скумбрий, ставриды и др. В абсолютном большинстве работ по лососям это не учитывается.

Относительно равномерное распределение лососей на обширных пространствах во время нагула ими сезонных перемещений, когда фронт миграций может простирается на сотни и даже тысячи километров, позволяет по-иному говорить и о факторах, в том чис-

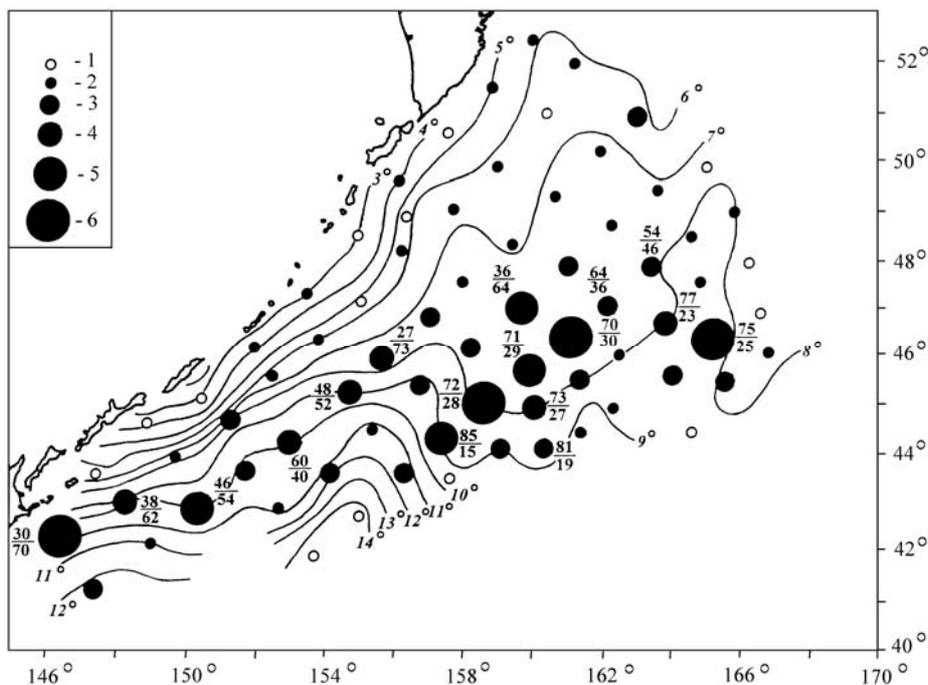


Рис. 5. Распределение уловов горбуши в северо-западной части Тихого океана в июне–июле 2004 г. Уловы: 1 – 0, 2 – до 10, 3 – 11–50, 4 – 51–100, 5 – 101–250, 6 – более 250 экз./ч. Изолинии – поверхностные изотермы. Над чертой – доля (%) самок, под чертой – самцов

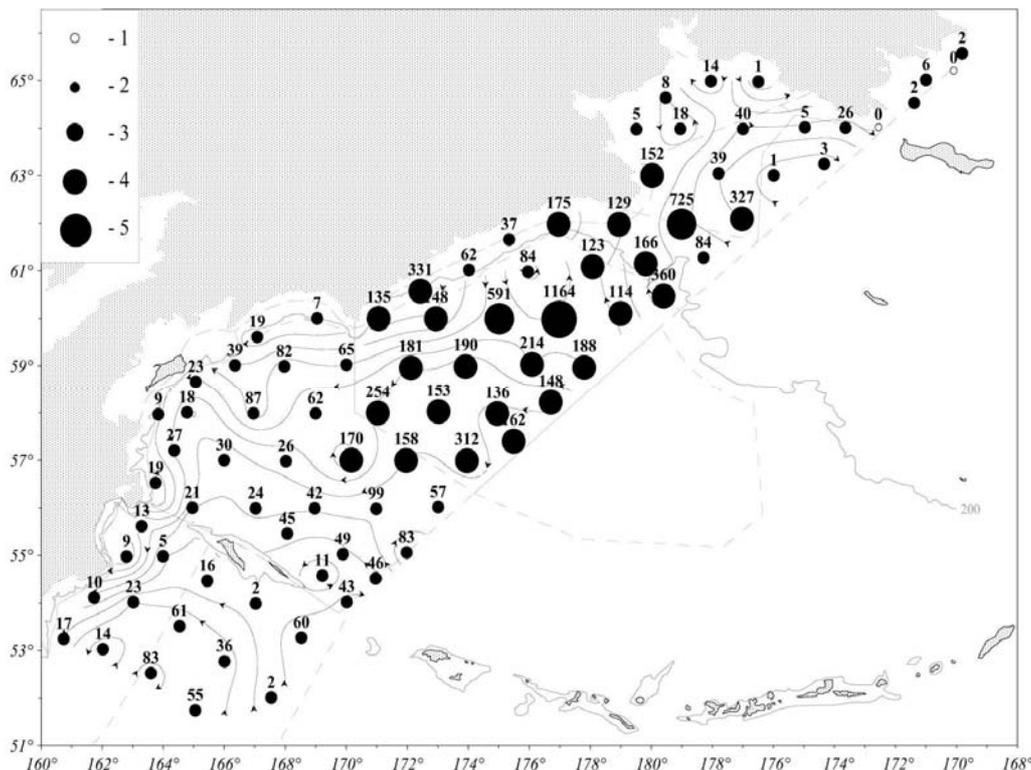


Рис. 6. Пространственное распределение численности (экз./ч) кеты в западной части Берингова моря и океанских водах 15.07–24.08.2003 г. Цифры – улов (экз./ч). Нанесена динамика поверхностных водных масс. 1 – улова нет; 2 – < 100; 3 – 101–500; 4 – 501–1000; 5 – 1001–2000 экз./ч

ле лимитирующих, определяющих количественное распределение и пути миграций. Вопреки сложившимся представлениям лососи свободно пересекают высокоградиентные зоны, холодные апвеллинги, идут вдоль течений, против или поперек их (Шунтов, 1994; Шунтов, Темных, 1996; Темных, 2004). Не наблюдается строгой обособленности и в виде волн миграций лососей во время нагула и сезонных перемещений, образуемых их различными региональными и темпоральными группировками (сезонные расы, экотипы и т. д.). Серия новых работ на эту тему появилась в результате анализа дрейферных уловов в ограниченных квадратах в прикурильских водах (Шубин, Коваленко, 2000; Шубин и др., 2004; Каев, Ромасенко, 2001) и речных уловов горбуши на материковом побережье Охотского моря (Марченко, Голованов, 2001; Марченко, 2004). Широкомасштабные исследования по дифференциации нагульных концентраций и миграционных потоков лососей обнаружили значительное наложение морских областей распространения различных внутривидовых группировок лососей и их миграционных потоков (Рослый, 2002; Бугаев, 2003а–в; Темных, 2004). Попутно заметим, что отсутствие разобщенности в распределении внутривидовых группировок во время нагула, по-видимому, также может рассматриваться против довода о наличии жесткого лимитирования кормового фактора для лососей в открытых водах морей и океана.

3. Тема обеспеченности пищей в морской период жизни лососей как ранее, так и в настоящее время является одной из широко обсуждаемых специалистами по лососям. При этом всегда придавалось большое значение внутривидовым и межвидовым конкурентным пищевым отношениям, особенно со стороны горбуши на другие виды лососей (Андривская, 1975; Бирман, 1985). В последнее время эти взгляды получили дальнейшее развитие в связи с высокой численностью лососей и выпуском большого количества кеты с японских заводов. При этом выводы о дефиците пищи и давлении со стороны

горбуши стали более категоричными, и, по существу, во многих работах разговор идет о жестко лимитирующем влиянии пищи, переполнении экологической емкости пелагиали для лососей, деградации лососевых стад и коренной перестройке трофической структуры пелагиали (Волобуев, Волобуев, 2000; Гриценко и др., 2000; Кловач, 2003; Azumaya, Ishida, 2000; Klovatch, 2000; Kaeriyama, 2003).

Любопытно, что все эти работы основаны только на анализе биологических показателей лососей и пробах по питанию рыб из сетных дрейферных уловов. При обсуждении же концентраций планктона и кормовой базы в целом использовались хотя и конкретные данные, но далеко не отражающие реальную картину. Например, в связи с принятой практикой облова планктона в основном в светлое время суток и только в слое 0–150 м происходит его значительный недолов. Но ведь хорошо известно, что составляющий основу пищевых рационов лососей макропланктон днем опускается ниже этого слоя. Кроме того, при расчетах биомасс подвижного макропланктона принимается абсолютно нереальный коэффициент уловистости планктонными сетями, равный 1. В итоге получают совершенно искаженные представления о запасах планктона – в несколько раз, а зачастую на порядок ниже в действительности возможного уровня (Волков, 1996; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). На неадекватных базовых предпосылках о кормовой базе лососей и их биологических характеристиках, помимо изложенного выше, можно привести некоторые недавние выводы о зимних условиях питания и роста лососей, в частности горбуши. Утверждается, например, что зимой в Северной Пацифике биомассы планктона в среднем составляют всего первые десятки миллиграмма на кубический метр. При большом дефиците пищи лососи (имеются в виду в первую очередь горбуша и кета) могут погибать с голоду, а рост прекращается или имеет даже отрицательные показатели (Яржомбек, 2000; Nagasawa, 2000). В действительности, как показывают исследования ТИНРО (Волков, 1996; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002), биомассы планктона даже в зимние месяцы в эпипелагиали умеренной зоны в среднем составляют первые сотни тысяч миллиграмма на кубический метр, а интенсивность питания лососей (в том числе горбуши) сохраняется на уровне осеннего сезона, рост же только замедляется, но не прекращается. Замедление же роста со второй половины осени и зимой является проявлением эндогенных ритмов в развитии и смене биологического состояния в связи со сменой физиологических циклов (Швыдкий, Вдовин, 1999; Темных, 2004).

Что касается уже упомянутых распространенных мнений на тему острых конкурентных отношений и отрицательном влиянии на других лососей горбуши, а также переполнении лососями экологической емкости Северной Пацифики, то благодаря комплексным работам ТИНРО-Центра в последнее время появилось много данных в пользу иных и даже альтернативных взглядов на этот счет (Дулепова, 1998а, б; Найденко, 2002; Найденко, Кузнецова, 2002; Кузнецова, 2004; Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2004; Темных и др., 2004; Дулепова, Дулепов, 2005). Главное здесь состоит в том, что чаще всего при общем сходстве рационов разных видов (в том числе кеты и горбуши) наблюдаются и очевидные видовые различия в основных трофических связях. Обращается также внимание на явную избирательность в питании массовых видов лососей в отношении гипериид и птеропод, которые имеют относительно второстепенное значение в биомассах планктона. Все это может быть возможным только при значительных запасах макропланктона, что и подтверждают комплексные исследования ТИНРО. Кроме того, в питании всех лососей важное значение имеет нектон – мелкие рыбы и кальмары. Поедая их, лососи тем самым увеличивают общие биомассы планктонных ресурсов за счет не съеденной мелким нектоном их части.

Важным показателем обеспеченности лососей пищей может быть величина рационов при разном уровне их численности. Например, в последние годы во время работы международной экспедиции «BASIS» было учтено рекордное количество лососей (в 2003 г. только в российской части Берингова моря почти 1 млн т). В то же время величина суточных рационов у двух наиболее массовых лососей кеты и нерки существенно не изменилась (см. таблицу).

Суточные рационы кеты и нерки в западной части Берингова моря в 1980–2000-е годы (Ефимкин и др., 2004) с дополнениями за 2004 г., % от массы тела

Размеры, см	1986 г.	1987 г.	1992 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.
Кета						
10–20	7,0	Н.д.	Н.д.	7,5	7,0	7,9
30–40	3,2	3,8	Н.д.	4,6	3,9	2,1
40–50	Н.д.	Н.д.	Н.д.	3,8	3,9	2,4
50–60	Н.д.	Н.д.	Н.д.	4,5	3,8	3,2
Нерка						
20–30	Н.д.	Н.д.	4,1	4,7	6,0	6,0
30–40	Н.д.	Н.д.	3,2	2,8	4,8	3,2
40–50	Н.д.	Н.д.	5,4	1,8	3,6	2,8
50–60	Н.д.	Н.д.	4,0	1,8	3,8	1,0

Примечание. Н.д. – нет данных.

мышечных тканей кеты в середине 1990-х годов. Внешне простой, но в реальности многоплановый вопрос о межгодовой динамике размерных и ростовых показателей лососей, конечно, требует дальнейшего изучения, но для этого необходимо отойти от упрощенного однофакторного подхода в его решении. По крайней мере, по азиатской горбуше на огромном фактическом материале недавно показано, что зависимость размеров от численности наблюдается далеко не всегда. А на межгодовые различия размерных показателей и темпа роста, кроме того, существенное влияние оказывают генетические и океанологические факторы (Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2004).

4. Как уже отмечено, при объяснении экологических особенностей лососей в морской период жизни преобладает однофакторный подход, а анализ межвидовых отношений обычно ограничивается лососевой частью пелагических биоценозов. В последнее время в этих вопросах обозначился системный подход, что очень важно при изучении масштабов естественной смертности лососей и особенностей их отношений с остальной частью окружающей биоты.

Уже имеющиеся данные говорят о том, что морская и океаническая смертность лососей после покидания ими прибрежной зоны гораздо выше, чем это предполагалось ранее. Например, у горбуши она, по-видимому, может достигать 75 % и выше (Радченко, 2001). В первую очередь потери лосося несут от различных хищников (гибель от болезней, паразитов и потери навигации пока совсем не поддаются учету). Не останавливаясь на данном вопросе подробно, отметим только, что к списку давно известных потребителей лососей (китообразные, ластоногие, акулы, палтусы, керчаки, миноги) добавились и мезопелагические рыбы. Обширные материалы в экспедициях ГИНРО-Центра, в частности, собраны по травмированию лососей кинжалозубом *Anotopterus niparini* и алепизавром *Alepisaurus ferox* (Шунтов и др., 1993б, в; Radchenko, Semenchenko, 1996; Мельников, 1997; Баланов, Радченко, 1998; Савиных, Глебов, 2003; Свиридов и др., 2004). Гораздо чаще встречаются лососи с ранами от кинжалозуба. Обычно доля таких рыб при тотальных учетах лососей находится в пределах 1–5 % от общей их численности. Но это выжившие рыбы. А общий счет смертности, по-видимому, идет на многие десятки тысяч тонн. На рис. 7 приводятся схемы количественного распределения двух упомянутых мезопелагических хищников. Можно сказать, что лососи, идущие летом из Тихого океана в Охотское море и к восточной Камчатке, должны проходить через зону их повышенных концентраций. А рассматриваемые экзотические хищники берут с них порядочную дань. Напомним, что в данном случае разговор идет только о двух хищниках.

Вообще же тема места и роли лососей в экосистемах пелагиали морей и океанов с учетом количественных связей разработана недостаточно. Хотя работы в последние 20 лет

Важнейшим доводом в пользу обострения фактора плотности в связи с недостатком пищи чаще всего рассматривают снижение темпа роста и ухудшение других биологических показателей при высокой численности рыб. Вообще изменение ростовых показателей в связи с динамикой численности – довольно широко распространенное явление, хотя достоверных данных о фатальных и разрушительных следствиях в стадах лососей из-за недостатка пищи в морях и океане до сих пор не получено. К такой категории фактов мы не относим и заключения Н.В. Кловач (2003) о массовом размягчении

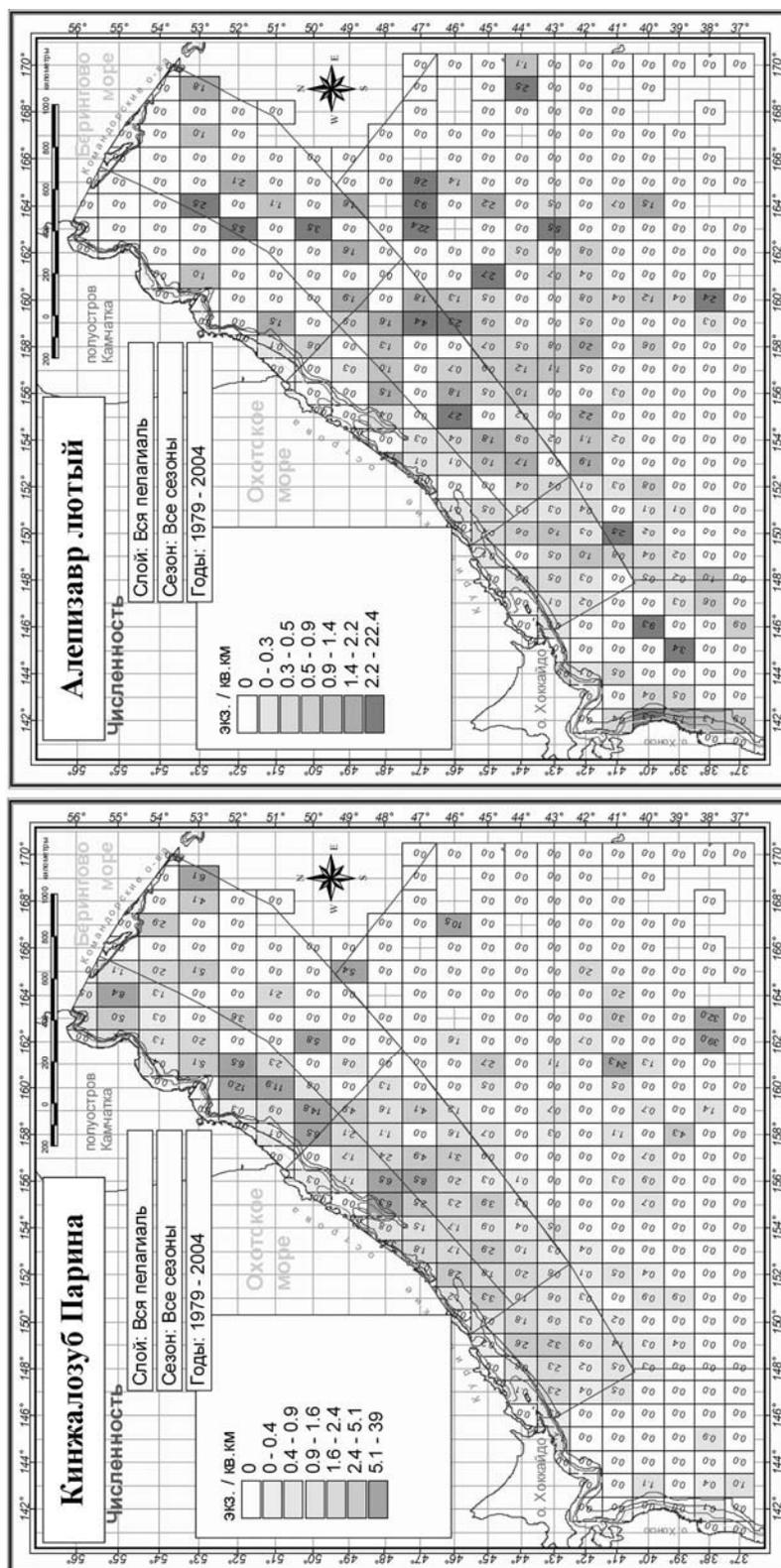


Рис. 7. Количественное распределение кинжалзуба и алеизавра в пелагильи северо-западной части Тихого океана (Атлас количественного распределения нектона в северо-западной части Тихого океана, 2005)

дали много новой исходной информации, анализ которой позволил ориентироваться в выборе путей дальнейших исследований. Это касается не только кратко затронутой выше темы «контроля сверху», т. е. влияния хищников с их весьма внушительным прессом на лососевые стада. Но определенное значение может иметь и проблема «контроля снизу», т. е. кормовой емкости среды, объем которой зависит от обилия кормовых организмов и пищевых конкурентов. В данном направлении морские комплексные исследования ТИНРО-Центра также уже дали солидную базу для соответствующих сравнений и сопоставлений (Шунтов и др., 1993а; Темных, 2004; Темных и др., 2004; Шунтов, Темных, 2004).

Доля лососей в нектоне верхней эпипелагиали в несколько раз (2–5 и более) выше, чем во всей эпипелагиали. В большинстве биостатистических районов дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана на долю лососей в верхней эпипелагиали приходится 5–40 % и более, а в эпипелагиали в целом – 1–10 % от общей биомассы нектона. Это позволяет уверенно предполагать, что при историческом освоении морской среды лососи занимали наименее заселенную вертикальную зону моря – верхнюю эпипелагиаль.

В то же время основу питания лососей составляет интерзональный макропланктон, совершающий масштабные вертикальные миграции. В конечном итоге пищевые связи и лососей, и большинства массовых видов нектона замыкаются на одни и те же группы планктона – эвфаузиид, копепод, амфипод и птеропод. Как отмечалось выше, за длительное совместное существование виды в сообществах в определенной степени адаптировались друг к другу. У многих видов при общем сходстве рационов наблюдаются заметные различия в соотношении компонентов пищи, не совпадают биотопы или участки нагула и т. д. Но надежность любых адаптаций относительна, и при отклонениях ситуации от некой средней картины, по-видимому, и возникают такие соотношения между компонентами биоценозов, когда «контроль сверху и снизу» становится более жестким. В этом контексте представляют интерес некоторые общие расчеты и сопоставления планктонных ресурсов и объемов потребления их разными видами и группами нектона. Они опять же стали возможными благодаря крупномасштабным комплексным исследованиям ТИНРО-Центра на всей акватории дальневосточной экономической зоны в последние 20 лет (Шунтов и др., 1993а; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002; Темных, 2004; Темных и др., 2004; Шунтов, Темных, 2004). Суммарная биомасса зоопланктона в дальневосточных морях в летний период определена в 1,5 млрд т, а годовая продукция – в 6–7 млрд т. К примеру, абсолютно доминировавший в нектоне северо-бореальных районов в 1980-е годы минтай потреблял в течение года около 0,5 млрд т планктона. Это весьма масштабная цифра, но преобладающим потребителем продукции мирного зоопланктона все же является хищный планктон, в первую очередь щетинкочелюстные.

Доля лососей в 1980-е годы в общем потреблении планктона нектоном в целом не превышала 1–2 %. В последние десятилетия в связи с сильным снижением количества минтая в северо-бореальных районах, а иваси – в южнобореальных и, напротив, возросшей численностью лососей доля последних в общем потреблении планктона увеличилась в разных районах в 3–4 раза. Наиболее значительной она оказалась в западной части Берингова моря – 9 %, а в Охотском – всего 1,5 %. Таким образом, лососи в целом и тем более отдельные виды их были и остаются только заметным, но не основным звеном в трофических цепях морской эпипелагиали. Поэтому вряд ли значительные изменения их численности, что, например, имело место в 1990-е годы, могут принципиально изменять трофическую структуру морских нектонных сообществ. Более реально при определенных ситуациях существенное влияние на них других компонентов нектона, как суммарное, так и отдельных массовых видов. Однако достоверных конкретных данных на этот счет пока нет. Противоположный же ход численности, о котором чаще всего судят по промысловой статистике, в этом отношении мало что объясняет и доказывает.

Мы коснулись только нескольких важных вопросов морской экологии тихоокеанских лососей. По ним в последние 20 лет было накоплено значительное количество кон-

кретной информации, собранной на новой методической основе, главным в которой является комплексность исследований и избавление от «дрифтерной селективности и некачественности» исходных данных. Уже первые обобщения показывают перспективность такого направления исследований. Однозначно можно сказать, что бытующие до сих пор многие построения и объяснения экологических закономерностей морской жизни лососей сформировались на базе не доказанных постулатов, выдвинутых на ранних этапах изучения морского периода жизни лососей. Они требуют если не пересмотра, то более глубокого изучения с учетом современных достижений популяционной и продукционной биологии, а также трофологии. Но конечно, все основные работы еще впереди. При этом нужно иметь в виду, что лососи, после покидания ими вод внутреннего шельфа, большую часть жизни связаны с макроэкосистемами открытых вод морей и Северной Пацифики. Из этого следует, что прогресс в познании морской экологии лососей во многом будет зависеть от изученности статуса, структуры и динамики последних.

Литература

- Андреевская Л.Д. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1975. 28 с.
- Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море. М.: ФГУП «Национ. рыб. ресурсы», 2003. 1040 с.
- Атлас количественного распределения nekтона в северной части Японского моря. М.: ФГУП «Национ. рыб. ресурсы», 2004.
- Атлас количественного распределения nekтона в северо-западной части Тихого океана. М.: ФГУП «Национ. рыб. ресурсы», 2005.
- Багинский Д.В. О зимнем нагуле симы в районе южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 792–799.
- Баланов А.А., Радченко В.И. Новые данные о питании и пищевом поведении кинжалозуба *Anopterus rhago* // Вопр. ихтиологии. 1998. Т. 38, № 4. С. 492–498.
- Баранникова И.А. Функциональные основы миграций рыб. Л.: Наука, 1975. 210 с.
- Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 1985. 208 с.
- Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей. М.: ФГУП «Национ. рыб. ресурсы», 2004. 172 с.
- Бугаев А.В. Биология нерки *Oncorhynchus nerka* в период преднерестовых миграций в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2003а. 24 с.
- Бугаев А.В. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана по материалам траловых съемок НИС «ТИНРО» в сентябре–октябре 2002 г. // Изв. ТИНРО. 2003б. Т. 135. С. 30–45.
- Бугаев А.В. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций. Сообщ. 2 (пространственное и темпоральное распределение) // Изв. ТИНРО. 2003в. Т. 132. С. 178–203.
- Варнавский В.С. Смолтификация лососевых. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. 180 с.
- Волков А.Ф. Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона: дис. в виде науч. докл. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 1996. 70 с.
- Волобуев В.В., Волобуев М.В. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, № 4. С. 516–529.
- Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путивкин С.В. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Промысл.-биол. исслед. рыб в тихоок. водах Курильских островов и прилеж. р-нах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С. 241–246.
- Дулепова Е.П. Сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* в трофической структуре эпипелагиали южной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1998а. Т. 38, № 5. С. 633–640.

- Дулепова Е.П. Трофические связи массовых видов лососей в Беринговом море в летний период // Изв. ТИНРО. 1998б. Т. 124. С. 614–623.
- Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2002. 274 с.
- Дулепова Е.П., Дулепов В.И. Трофический статус лососей в дальневосточных морях. Межгодовой и межрегиональный анализ особенностей питания кеты *Oncorhynchus keta* в Беринговом море и прилегающих районах Тихого океана // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 44, № 2. С. 218–224.
- Ефимкин А.Я., Волков А.Ф., Кузнецова Н.А. Питание тихоокеанских лососей в Беринговом море в осенний период 2003 г. // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 139. С. 150–160.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. Дифференциация пространственно-временных группировок горбуши сахалино-курильского региона на основании изучения склеритограмм // Вопр. рыболовства. 2001. Т. 2, № 4 (8). С. 638–652.
- Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. М.: Изд-во ВНИРО, 2003. 164 с.
- Кузнецова Н.А. Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2004. 24 с.
- Леванидов В.Я. Питание молоди осенней кеты во время миграций по Амуру // Изв. ТИНРО. 1964. Т. 55. С. 55–64.
- Леванидов В.Я. Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО. 1969. Т. 67. С. 3–243.
- Марченко С.Л., Голованов И.С. Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Сб. науч. тр. МагаданНИРО. 2001. Вып. 1. С. 144–151.
- Марченко С.Л. Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2004. 24 с.
- Мельников И.И. Пелагические хищные рыбы – потребители тихоокеанских лососей: распределение в экономической зоне России и прилегающих водах, численность и некоторые черты биологии // Изв. ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 213–228.
- Найденко С.В. Трофическая структура нектона эпипелагиали Южно-Курильского района в летний период в первой половине 1990-х годов // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 618–652.
- Найденко С.В., Кузнецова Н.А. Трофические связи тихоокеанских лососей в эпипелагиали южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 570–594.
- Нектон Охотского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2003. 643 с.
- Нектон северо-западной части Японского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2004. 225 с.
- Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005.
- Радченко В.И. Динамика численности горбуши в бассейне Охотского моря в 1990-е гг. // Биол. моря. 2001. Т. 27, № 2. С. 91–101.
- Рослый Ю.С. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура. Хабаровск: Хабаров. кн. изд-во., 2002. 212 с.
- Савиных В.Ф., Глебов И.И. Влияние хищничества кинжалозуба *Anotopterus nikparini* (Anotopteriidae) на тихоокеанских лососях // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43, № 5. С. 650–659.
- Свиридов В.В., Глебов И.И., Очертяный М.А., Кулик В.В. Травмированность и зараженность тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря и прилегающих тихоокеанских водах в летне-осенний период 2003 г. // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 84–96.
- Темных О.С. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 2004. 47 с.
- Темных О.С., Глебов И.И., Найденко С.В., Старовойтов А.Н., Ефимкин А.Я., Свиридов В.В., Рассадников О.А., Кузнецова Н.А. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 137. С. 28–44.
- Темных О.С., Лобода С.В., Ильинский Е.Н. Новые данные о распределении и миграциях горбуши в Японском море // Биол. моря. 2005. Т. 31, № 1. С. 66–68.
- Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39, № 2. С. 269–272.

- Шубин А.О., Коваленко С.А. О временной структуре охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в океане и путях ее преднерестовой миграции // Вопр. ихтиологии. 2000. Т. 40, вып. 5. С. 648–654.
- Шубин А.О., Коваленко С.А., Руднев В.А., Антонов А.А., Иванова Л.В. Временная структура преднерестового потока кеты *Oncorhynchus keta* в северной части прикурильских вод Тихого океана // Вопр. ихтиологии. 2004. Т. 44, № 5. С. 674–682.
- Шунтов В.П. Распределение молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Беринговом море и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. ихтиологии. 1989а. Т. 29, вып. 6. С. 883–891.
- Шунтов В.П. Распределение молоди тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана // Вопр. ихтиологии. 1989б. Т. 29, вып. 2. С. 239–248.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1993а. 426 с.
- Шунтов В.П., Радченко В.И., Чучукало В.И. и др. Состав планктонных и нектонных сообществ верхней эпипелагиали западной части Берингова моря и тихоокеанских вод Камчатки в период анадромных миграций лососей // Биол. моря. 1993б. № 4. С. 19–31.
- Шунтов В.П., Радченко В.И., Чучукало В.И. и др. Состав планктонных и нектонных сообществ верхней эпипелагиали сахалино-курильского региона в период анадромных миграций лососей // Биол. моря. 1993в. № 4. С. 32–43.
- Шунтов В.П. Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. 1994. Т. 116. С. 3–41.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Пространственная дифференциация азиатской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* во время анадромных миграций в 1995 г. Сообщение 1. Численность, распределение в море и миграции // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36, вып. 6. С. 808–816.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: Изд-во ТИНРО-Центра, 2001. 580 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 19–36.
- Яржомбек А.А. Справочные материалы по росту рыб. Лососевые рыбы. М.: ВНИРО, 2000. 110 с.
- Azuma T., Ishida Y. Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effects on distribution and growth in the north Pacific ocean and Bering sea // Bull. NPAFC. 2000. N 2. P. 165–174.
- Kaeriyama M. Evaluation of Carrying Capacity of Pacific Salmon in the North Pacific Ocean for Ecosystem – Based Sustainable Conservation Management // NPAFC Techn. Rep. 2003. N 5. P. 1–4.
- Klovatch N. Tissue Degeneration in Chum Salmon and Carrying Capacity of the North Pacific Ocean // Bull. NPAFC. 2000. N 2. P. 83–88.
- Manzer J.I., Ishida T., Peterson A.E., Hanavan M.G. Salmon of the North Pacific Ocean. Part 5: Offshore distribution of salmon // Bull. NPAFC. 1965. N 15. 452 p.
- Nagasawa K. Winter zooplankton biomass in the Subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*) // Bull. NPAFC. 2000. N 2. P. 21–32.
- Ogura M. Migratory behavior of Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*) in the open sea // Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish. 1994. N 31. P. 1–141.
- Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot, L. Margolis. Vancouver, Canada, 1991. 564 p.
- Radchenko V.I., Semenchenko A.Yu. Predation of dagger tooth on immature Pacific salmon // J. Fish. Biol. 1996. V. 49. P. 1323–1325.
- Radchenko V.I., Glebov I.I. Incidental By-catch of Pacific salmon during Russian bottom trawl surveys in the Bering sea and some remarks on its ecology // Bull. NPAFC. 1998. N 1. P. 367–374.
- Takagi K., Aro K.V., Hartt A.C., Dell M.B. Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in offshore waters of the North Pacific ocean // 1981. 195 p. (Bull. INPFC; N 40).
- Walker R.V., Myers K.W., Davis N.D., Aydin K.Y. et al. Diurnal variation in thermal environment experienced by salmonids in the North Pacific as indicated by data storage tags // Fish. Ocean. 2000. V. 2, N 2. P. 171–186.
- Walker R., Davis N., Myers K., Helle J. New information from Archival Tags from Bering Sea Tagging, 1998–2004 // NPAFC Techn. Rep. 2004. N 6.