

УДК 597.553.2

РОЛЬ МОЛОДИ ЛОСОСЕЙ В ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА КАМЧАТКИ

В. И. Карпенко, В. В. Максименков, Л. В. Пискунова, В. И. Шершнева



Оценена роль молоди лососей как потребителя зоопланктона и как жертвы хищных рыб в прибрежных водах северо-востока Камчатки. Установлено, что молодь лососей (в основном трех видов — горбуши, кеты и нерки) выедается от 0,23 до 46,2% общего запаса планктонных животных. С другой стороны, хищные рыбы способны уничтожить более 70% генерации горбуши и значительную часть других лососей. Таким образом, молодь тихоокеанских лососей является важным компонентом прибрежных экосистем.

Молодь тихоокеанских лососей после ската в море лишь непродолжительный период нагуливается в эстуариях рек и вблизи них, сравнительно быстро откочевывая в открытые части небольших бухт и заливов и прибрежную зону морей. В этой зоне она обитает обычно более месяца, а в некоторых районах и дольше, что связано с необходимостью ее адаптации к морским условиям среды и переходом на питание морскими животными, а также с ходом физиологических перестроек в организме. Если в эстуариях основным лимитирующим фактором является выедание лососей хищными рыбами, то мористее — главную роль играет обеспеченность молоди пищей и, естественно, соответствующие для развития морских ракообразных гидрологические условия. Последнее обстоятельство определяет повышенный интерес к проблеме оценки роли молоди тихоокеанских лососей в прибрежных экосистемах как потребителя различных солоноватоводных и морских животных и возможного конкурента других промысловых рыб.

Ранее одним из авторов настоящего сообщения впервые была предпринята попытка оценки роли молоди лососей в прибрежных экосистемах как потребителя планктона, личинок и молоди рыб, а также как жертвы хищников (Карпенко, 1998). Эта работа проводилась как для эстуариев рек и ближайших прибрежий, так и для небольших бухт и в целом для Карагинского залива. Были выполнены расчеты по потреблению разных животных молодь лососей в течение двух сезонов, различающихся численностью потребителей: наиболее урожайного — в 1988 г. и неурожайного — в 1987 г. Это позволило примерно оценить величину выедания молодь лососей некоторых пищевых организмов в зависимости от обилия потребителей, которое изменялось от 1 до 27,3% общей биомассы и продукции планктонов. Кроме того, выяснены масштабы выедания лососей (горбуши и кеты) некоторыми хищниками в ранний морской период жизни молоди.

В настоящей работе на более обширном материале продолжен анализ роли молоди лососей

в прибрежных экосистемах как потребителя зоопланктона и как жертвы хищных рыб, не затрагивая выедания ею личинок и молоди промысловых рыб в прибрежных водах юго-западной части Берингова моря. Для решения первой задачи выбраны результаты пяти наиболее характерных лет наблюдений, а второй — всех лет, в течение которых ущерб популяциям молоди лососей от хищников был значительным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Из всего ряда наблюдений (20 лет) выбраны лишь несколько лет, отличающихся наиболее характерными изменениями численности потребителей, состояния гидрологического режима и кормовой базы, которые, по нашему мнению, отражали весь спектр происходивших изменений. Такими годами являлись 1985, 1987, 1988, 1992 и 1993 гг. Они включали как смежные, так и более отдаленные годы, но тем не менее все использованные данные относились к периоду подъема численности в этом районе основного вида тихоокеанских лососей — горбуши.

Традиционно сбор материала производили по общепринятой схеме, которая включала лов молоди лососей и других рыб в эстуариях 12–13 контрольных рек района (два–три раза в течение сезона), в открытых водах Карагинского залива, а также сбор океанологических данных и планктона по стандартной схеме станций и в местах лова (рис. 1). Методика сбора и обработки материалов подробно изложена в монографии В.И. Карпенко (1998).

Основными материалами являлись размерные показатели молоди лососей в начале и конце нагула в Карагинском заливе. Численность рыб, как молоди лососей, так и хищников, определена площадным методом (Аксютин, 1968). Для оценки пищевых потребностей молоди лососей были приняты следующие допущения: 1) молодь лососей обитает лишь в верхнем 10-метровом слое, где и производился сбор планктона; 2) использованы биологические показатели молоди в конце июля, который приблизительно характеризует середину пери-

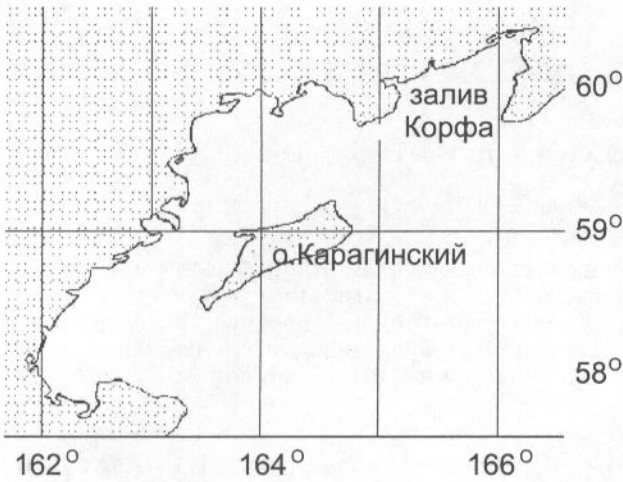


Рис. 1. Схема района работ (линия деления на северную и южную части проходит по 59° с.ш.)

ода нагула в прибрежных водах; 3) продолжительность нагула составляет около 40 суток; 4) смертность молоди горбуши и кеты в течение этого периода составляет 3/4, а молоди нерки, кижуча и чавычи — 1/2 общей смертности в ранний морской период жизни (Карпенко и др., 1994; Karpenko, 1995).

Общая биомасса планктона была рассчитана в объеме воды, равном $47332,68 \times 10^6 \text{ м}^3$ (слой 0–10 м в Карагинском заливе). Для определения продукции мезопланктона за период нагула молоди лососей был принят ПБ-коэффициент, равный 4, так как Карагинский залив относится к высокопродуктивным и достаточно хорошо прогревается в летний период, что способствует более интенсивному продуцированию как фито-, так и зоопланктона (Маркина, Хен, 1990; Моисеев, 1989). Кроме того, нами использованы уже имеющиеся данные для этого района (Дулепова, 1990).

Запас кормовых организмов определен в тоннах и в энергетическом эквиваленте — ккал $\times 10^6$. Калорийность зоопланктона рассчитана с привлечением литературных данных и собственных наблюдений (Кизеветтер, 1977; Шершнева, 1991, 1993; Davis, 1995; Davis et al., 1998; Shershneva, 1991; и др.).

Для этого кормовые организмы объединены в 6 групп:

1. Copepoda (13 видов) — средняя калорийность 1,345 ккал/г сырого вещества;
2. Cladocera (2 вида) — 0,980 ккал/г;
3. Cirripedia (nauplii, cypris) — 1,190 ккал/г;
4. личинки донных животных (3 вида) — 0,921 ккал/г;
5. Insecta (larvae, imago) — 1,099 ккал/г;
6. прочие — 0,964 ккал/г.

При анализе многолетних данных по химическому составу и калорийности тела молоди лососей в этот период нагула обнаружены пробелы в

имеющихся биохимических материалах, собранных в 1985, 1987, 1988, 1992 и 1993 гг. Содержание химических компонентов в теле молоди лососей определено по методикам, подробно описанным ранее (Шершнева, 1991). Химическому анализу подвергнуты 704 экз. молоди лососей, из них: горбуши — 340, кеты — 304 и нерки — 60 экз. Рассчитаны параметры уравнений линейной регрессии относительного содержания жира (%), белков (%) и зольного индекса на массу тела молоди горбуши, кеты и нерки в Карагинском заливе, для чего были использованы результаты химического анализа тела 1132 экз. молоди лососей. В некоторых случаях отсутствовали наблюдаемые данные о калорийности молоди лососей либо в отдельном районе, либо в определенный период. Они были получены расчетным методом на основе полученных зависимостей по фактическим данным для всего периода наблюдений (в основном для молоди нерки).

Пищевые организмы определяли по возможности до вида. Условная пищевая обеспеченность молоди лососей определена, как отношение биомассы пищевых организмов, находящихся в исследуемом водоеме, которое приходится на одну рыбу в граммах (А, г/особь). Кроме того, использован индекс обеспеченности пищей — Кп, представляющий отношение уровня жировых запасов в теле рыбы (в фиксированный момент) к среднеголетнему уровню (Шульман, 1972). При Кп больше 1 — обеспеченность пищей считается высокой, при Кп меньше 1 — низкой. Кп рассчитана отдельно для каждой зоны обитания рыб в прибрежных водах.

Статистическая обработка данных выполнена общепринятыми методами (Лякин, 1980).

Краткая биологическая характеристика рыб. Из всего многообразия рыб, обитающих в прибрежных водах Карагинского залива, основу составляют около 20 видов, многие из которых являются транзитными и обитают здесь лишь в течение относительно короткого периода. Однако чаще всего именно он по срокам совпадает со временем пребывания здесь молоди лососей. Это позволяет считать такие виды пищевыми конкурентами или хищниками по отношению к молоди лососей. Биологические показатели некоторых из этих видов представлены ниже. В частности, дана краткая характеристика молоди пяти видов тихоокеанских лососей и основных хищных рыб — азиатской корюшки и гольца.

Молодь лососей. Горбуша. Длина скатившейся молоди горбуши изменяется от 2,3 до 3,8 см, а масса — от 0,068 до 0,43 г, причем более крупная молодь скатывается раньше. В конце июля–начале августа в открытых водах небольших бухт и заливов и в открытых водах Карагинского залива горбуша достигает средней

длины (в разные годы) от 7 до 9 см и массы от 4 до 7 г, причем встречаются рыбы как более 10 см, так и 4–5 см. В этот период размах изменений длины обычно составляет 5 см, массы тела — 4 г. Диапазон изменчивости данных показателей у рыб урожайных поколений (четные годы) может достигать в начале августа соответственно 10 см и более 20 г. Из пяти рассматриваемых поколений такой высокой изменчивостью обладала молодь горбуши в 1988 и 1992 гг. Причем в последний год рыба была мельче (табл. 1). В эти же годы линейный рост рыб был ниже по сравнению с весовым, тогда как в нечетные годы, наоборот, первый — выше.

К е т а. Молодь этого вида лососей скатывается в море более крупной: длиной 3–5 см и массой 0,25–1,5 г. Как и горбуша, в конце июля–начале августа основная часть кеты имеет длину 7–9 см и массу 5–8 г. Однако максимальные размерные показатели кеты обычно выше, чем горбуши, и достигают 14 см и 35 г. Различия в размерных показателях молоди в четные и нечетные годы невелики. В отдельных случаях они достоверны даже в одной линии поколений (например, между 1988 и 1992 гг.). Высокая вариабельность размеров отмечается как в четные, так и в нечетные годы, независимо от численности поколения. Диапазон изменчивости увеличивается в конце июля–начале августа, когда молодь мигрирует в открытые воды бухт и заливов. В этот период у кеты он даже выше, чем у горбуши, особенно по массе тела (табл. 1).

Н е р к а. В прибрежные воды скатывается молодь нерки трех возрастных групп: 0+, 1+ и 2+, доля которых в исследуемые годы составляла в среднем 53,6, 45,4 и 1,0%, соответственно. Сеголетки нерки обычно мигрируют в море позднее, чем молодь горбуши и кеты, и по этой причине в период проведения ловов в открытой зоне Карагинского залива они встречаются крайне редко. Их размеры в начале августа составляют: длина 7–9 см, масса тела 5–8 г. Основу же уловов в этой зоне занимают рыбы старшего возраста, преимущественно 1+, средняя длина которых около 12 см, а масса тела — 16 г (табл. 1). Старшие по возрасту рыбы обычно мигрируют в открытые воды Карагинского залива после непродолжительного нагула в эстуариях. Следует отметить, что период прибрежного нагула молоди нерки самый продолжительный среди всех видов лососей. Вблизи берега нерка встречается до середины октября.

К и ж у ч. В Карагинском заливе молодь кижуча представлена четырьмя возрастными группами: 0+, 1+, 2+ и 3+, среди которых в открытых водах доминируют рыбы двух возрастов (1+ и 2+), примерно в равном соотношении. Мигрируя в море в июне–июле при длине 8–12 см и массе 9–20 г, молодь кижуча в первой декаде августа достигает длины 15–17 см и массы 40–70 г (табл. 1). В этот период темп ее роста очень высок и лишь незначительно уступает темпу роста молоди чавычи, которая обычно скатывается позднее и попадает в лучшие кормовые условия.

Таблица 1. Некоторые биологические показатели молоди лососей

Вид	Год	Начальная масса, г	Конечная масса, г	Продолжительность нагула, сутки*	Удельный темп роста, г/сут
Горбуша	1985	0,44	4,0	34	0,065
	1987	0,48	5,2	39	0,061
	1988	0,42	6,0	56	0,047
	1992	0,38	5,3	49	0,054
	1993	0,45	5,8	41	0,054
Кета	1985	1,10	6,4	34	0,051
	1987	1,20	7,2	39	0,045
	1988	1,30	9,6	53	0,036
	1992	1,30	8,9	48	0,039
	1993	1,30	8,1	40	0,045
Нерка	1987	6,30	12,1	39	0,015
	1988	7,60	24,7	50	0,021
	1992	5,90	15,2	42	0,021
	1993	6,20	12,3	36	0,017
Кижуч	Все годы	21,00	149,7	20	0,101
	-/-	21,00	149,7	25	0,080
Самцы	-/-	19,40	154,5	20	0,107
Самки	-/-	22,80	144,6	20	0,095
Чавыча	Все годы	12,20	92,5	20	0,105
	-/-	12,20	92,5	25	0,082
Самцы	-/-	12,90	105,7	20	0,108
Самки	-/-	12,90	72,1	20	0,088

Примечание: * — в данном случае «продолжительность нагула» для кижуча и чавычи представляет собой время между учетами в эстуариях и в прибрежье

Ч а в ы ч а. В прибрежные воды Карагинского залива скатывается молодь чавычи трех возрастных групп — 0+, 1+ и 2+. Сеголетки обычно задерживаются в литоральной зоне на длительный период, а в открытых водах встречаются в конце июля–августе лишь рыбы старших возрастов. Последние, скатываясь при длине около 10 см и массе тела 12 г, к августу достигают длины 15–17 см и массы 40–65 г (табл. 1). Как уже отмечалось выше, темп роста молоди чавычи самый высокий среди всех видов лососей. Как и молодь нерки, чавыча задерживается в прибрежье на длительный период, до начала октября; сеголетки чавычи обитают здесь и дольше.

Х и щ ы е р ы б ы. Основными потребителями молоди лососей в прибрежных водах северо-востока Камчатки являются азиатская корюшка и голец, причем последний наносит значительный урон ее численности еще в реках. В Карагинском заливе корюшка представлена особями длиной до 33 см и массой до 250 г в возрасте до 9+ лет, но основу составляют 3–4-летние рыбы. Голец имеет длину 12–64 см, массу 15–3000 г, возраст от 2+ до 10+ лет, но преобладают рыбы возрастных групп 5+ и 6+. Именно рыбы преобладающих возрастных групп и являются основными потребителями молоди лососей.

К ор м о в а я б а з а и п и т а н и е м о л о д и р ы б. Межгодовая изменчивость мезопланктона. Анализ особенностей структуры и распределения зоопланктона в районах, в различной степени удаленных от берега, в пределах неритической зоны Карагинского залива позволил выделить два биоценоза — прибрежный (прибереговой) и собственно неритический (Сафронов, 1999). Основу первого (воды врезанных в береговую линию бухт и эстуариев) составляют науплии и циприсы усонюгих раков, а также животные бентостока рек — личинки хирономид, ручейников и т. д. На долю последних в отдельные годы приходится 60–80% общей биомассы зоопланктона (Сафронов, 1987). Неритический биоценоз (прибрежные воды над внутренней частью шельфа) образуют мелкие копеподы, личинки полихет и иглокожих, а также представители «океанического» комплекса — молодь гипериид, эвфаузиид, щетинкочелюстных и аппендикулярии, доля которых значительно увеличивается (до 35%) в «теплые» по гидрологическому режиму годы. Обычно четкое разделение биоценозов происходит в июле, с увеличением температуры воды до 11–12 °С и солености до 25‰, хотя эта тенденция может нарушаться в зависимости от хода гидрологических процессов как в реке, так и в прибрежной зоне моря.

Как правило, биомасса зоопланктона в Карагинском заливе увеличивается от июня к июлю,

что связано с повышением температуры воды и массовым развитием копепод, доминирующих как по биомассе, так и по численности. Однако, начиная с 1985 г. эта закономерность была нарушена. Суммарное воздействие двух факторов — относительно низкая температура воды как в литоральной зоне, так и в прибрежье (7,4 °С и 9,8 °С, соответственно), а также высокая численность потребителей, молоди лососей — привело к снижению биомассы копепод, а следовательно, и общей биомассы мезопланктона от июня к июлю. Ее величина оказалась ниже уровня среднесеasonальной и составила 130 и 109 мг/м³, соответственно (рис. 2). Аналогичная картина наблюдалась и в 1992 г., хотя уровень как «июньской», так и «июльской» биомассы был выше.

Копеподы составляют основу мезопланктона прибрежных вод, и их доля изменяется от 25% (июнь 1987 г.) до 83% (июнь 1985 г.) (рис. 2). Отмечена тенденция снижения доли копепод к 1993 г. и соответствующее увеличение доли «прочих» животных (до 50%). Это, в основном, *Oikopleura* sp., молодь щетинкочелюстных (*Parasagitta* sp.), эвфаузиид и гипериид, появление которых в районе исследований является показателем интенсивности подтока тихоокеанских вод. Эти животные, как правило, крупнее остальных представителей мезопланктона и недоступны для мелкой, только что скатившейся молоди лососей, что снижает обеспеченность ее пищей.

В южной части района биомасса мезопланктона обычно ниже, чем в северной, иногда в 4–6 раз. Это связано с более поздними сроками наступления биологической весны и большим количеством потребителей. За весь период исследований в этом районе лишь трижды отмечена более высокая биомасса в южной части, да и то за счет вноса крупных зоопланктеров. Так, в

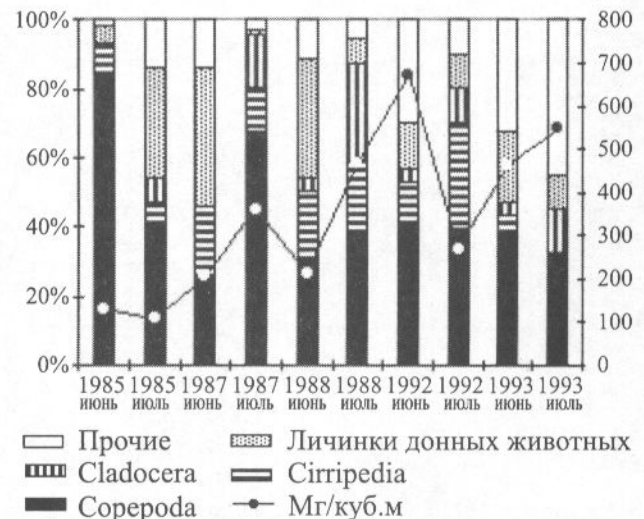


Рис. 2. Межгодовая изменчивость и структура биомассы мезопланктона в Карагинском заливе в 1985–1993 г.

июне 1985 г. это был *Eucalanus bungii* (40% общей биомассы), а в 1980 и 1991 гг. — *Eu. bungii* и личинки *Decapoda*.

Анализ связей между величиной биомассы мезопланктона в июле, «июньской» биомассой, температурой и соленостью воды в июне, а также суммарной численностью потребителей — молоди горбуши и кеты, показал, что биомасса в июле в большей степени зависит от биомассы в июне ($r = 0,7$) и от численности молоди ($r = -0,5$). Коэффициент множественной корреляции составил 0,73 и достоверен (0,95).

Для оценки условий нагула молоди лососей в Карагинском заливе в летний период был рассчитан запас кормовых ресурсов (емкость кормовой базы) в слое 0–10 м (табл. 2). Для этого были использованы материалы пяти разных по характеристикам лет: 1985 и 1993 гг. — нагул малочисленных поколений; 1988 и 1992 гг. — нагул высокочисленных поколений и 1987 г. — нагул неурожайного поколения и неблагоприятные гидрологические условия (низкая температура воды в литоральной зоне в июне). В 1985 г. низкая температура воды была отмечена и в июне, и в июле, как в литоральной зоне, так и в 15-мильной прибрежной зоне.

Максимальный объем кормовых ресурсов отмечен в 1992 и 1993 гг. как в единицах массы, так и в энергетическом эквиваленте — 34229,07 т и 39601,8 ккал $\times 10^6$; 34642,55 т и 38412,6 ккал $\times 10^6$, соответственно; минимальный — в 1985 г. — 7763,83 т и 9447,4 ккал $\times 10^6$. Причем минимальные показатели отмечены для всех групп животных, что является вполне закономерным, так как 1985 г. относится к «холодному» типу лет и характеризуется неблагоприятными для развития массовых видов зоопланктона гидрологическими условиями (табл. 2).

Питание молоди лососей. В литоральной зоне Карагинского залива состав пищи молоди горбуши, кеты и сеголеток нерки, отно-

сящихся к одной трофической группе, не отличается значительным разнообразием. Он включает обычно небольшое число видов, из которых 2–4 являются основными.

Горбуша в первые дни после ската питается животными бентостока рек (личинки насекомых) и мелкими солоноватоводными и морскими организмами. В июне пищевой спектр уже и накормленность ниже (21,1–100,3 ‰), чем в июле, что, вероятно, связано с адаптацией к морским условиям. Доля рыб с пустыми желудками значительна и составляет в отдельные годы до 80%. В июле в пище молоди горбуши преобладают мелкие копеподы родов *Eurytemora*, *Tortanus*, *Paracalanus*, а также до 22% возрастает доля рыбной пищи (личинки сельди, мойвы и др.). Накормленность увеличивается до 186 ‰, соответствующим образом снижается количество рыб с пустыми желудками. В северной части залива пищевой спектр обычно шире, чем в южной (10–13 против 4–6 компонентов), а накормленность выше почти в четыре раза — 3,78 и 107,7 ‰, соответственно.

Пищевой спектр молоди кеты включает, обычно, не более 10 видов. В июне основной пищей являются личинки хирономид, которые ежегодно составляют от 40 до 90% массы пищи. Средняя накормленность варьирует по годам от 69 до 335 ‰. В июле увеличивается доля гаммарид, мелких копепод, а также молоди рыб (сельдь, корюшка, мойва).

В южной части Карагинского залива молодь кеты питается преимущественно насекомыми, тогда как в северной большее значение имеют гаммариды, кумовые раки и мизиды. Различия в накормленности наиболее существенны в северной части, где средние индексы наполнения желудков в июле в четыре раза выше, чем в июне.

У молоди нерки после ската в море относительно широкий пищевой спектр (22 вида) и значительные колебания накормленности. Наиболее

Таблица 2. Емкость кормовой базы молоди лососей в период летнего нагула в Карагинском заливе

Компоненты		1985		1987		1988		1992		1993	
		В+Р, т	В+Р, %	В+Р, т	В+Р, %	В+Р, т	В+Р, %	В+Р, т	В+Р, %	В+Р, т	В+Р, %
Copepoda	1	5006,83	64,5	10166,09	53,1	9200,03	35,4	14426,06	42,2	12226,08	35,3
	2	6721,4	71,2	13698,3	60,7	12345,7	41,8	19440,9	49,1	16452,0	42,8
Cladocera	1	282,96	3,6	1599,90	8,4	5313,83	20,4	2051,59	6,0	4734,72	13,7
	2	276,8	2,9	1570,7	7,0	5195,6	17,6	2014,5	5,1	4642,3	12,1
Cirripedia	1	560,36	7,2	1702,60	8,9	5054,84	19,4	5275,07	15,4	1674,52	4,8
	2	665,6	7,0	2029,8	9,0	6001,4	20,3	6289,6	15,9	1993,6	5,2
Личинки донных животных	1	1343,84	17,3	4312,53	22,6	3831,1	14,8	4499,65	13,1	2641,42	7,6
	2	1235,3	13,1	3979,1	17,6	3526,8	11,9	4152,2	10,5	2433,9	6,3
Varia	1	569,84	7,4	1339,12	7,0	2607,80	10,0	7976,70	23,3	13365,81	38,6
	2	548,3	5,8	1293,3	5,7	2501,4	8,4	7704,6	19,4	12890,8	33,6
Всего	1	7763,83	100,0	19120,24	100,0	26007,60	100,0	34229,07	100,0	34642,55	100,0
	2	9447,4		22571,2		29570,9		39601,8		38412,6	
Период нагула, сут		34		39		56		49		41	

Примечание: 1—в тоннах, 2— в ккал $\times 10^6$

широкий спектр и высокая накормленность отмечены у сеголеток нерки. В пище преобладают личинки *Decapoda*, личинки и взрослые насекомые, кумовые раки и личинки рыб. Значительное влияние на состав пищи и накормленность нерки оказывает интенсивность выноса из рек животных бентостока. В период паводков накормленность сеголеток нерки достигает 500 ‰. Сеголетки и годовики нерки питаются практически сходной пищей, однако средний индекс наполнения желудков обычно выше у сеголеток — 267 против 162 ‰, соответственно.

В Карагинском заливе в пище молоди горбуши отмечено более 40 видов пресноводных, солоноватоводных и морских животных. В 70-е — начале 80-х годов доминирующей группой являлись представители неритического комплекса — мелкие копеподы, личинки полихет, а также личинки хирономид. Во второй половине 80-х и начале 90-х годов структура пищевого спектра изменилась — возросла доля крупных зоопланктеров (*Oikopleura* sp., *Calanus plumchrus*, молодь гиперид и эвфаузиид), а преобладающей группой стали личинки и молодь рыб (рис. 3). Средняя накормленность горбуши была 147,1 ‰; средний индекс наполнения желудков варьировал от 94,4 (1988 г.) до 260 ‰ (1993 г.).

Пищевой спектр молоди кеты значительно уже, чем молоди горбуши, и включает не более 10 видов. До середины 80-х годов молодь потребляла, в основном, насекомых, а в последние годы в пищу обоих видов возросла доля молодь рыб и оболочников (рис. 3). Накормленность кеты изменялась от 78,4 (1988 г.) до 242 ‰ (1987 г.).

Молодь нерки (1+) также питалась «рыбной» пищей — личинки песчанки, мойвы и корюшки, а кроме того, крупными копеподами и молодью эвфаузиид (рис. 3). В отдельные годы увеличивалась доля личинок донных животных и взрослых насекомых. Накормленность изменялась от 86,2 (1992 г.) до 306 ‰ (1993 г.).

Пищевые отношения молоди лососей в прибрежных водах Карагинского залива складывались следующим образом. В 1985 г. накормленность молоди горбуши и кеты была достаточно высокой (276,2 и 228,07 ‰, соответственно) при значительной степени пищевого сходства — 71,5%. Биомасса планктона оказалась ниже уровня среднемноголетней — 109 мг/м³ — вследствие неблагоприятных гидрологических условий. Поэтому доля планктона в пище была минимальной (4,5 и 7,7%), и молодь вынуждена была потреблять «рыбную» пищу (табл. 3).

В 1987 г. в Карагинском заливе нагуливалась молодь неурожайных поколений горбуши и кеты. Биомасса мезопланктона в июне оказалась низкой (183,6 мг/м³), сроки массового развития зоопланктона несколько сдвинулись (температура

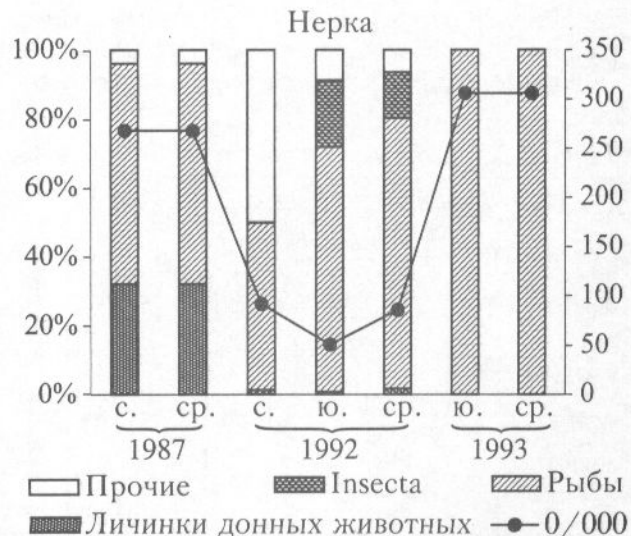
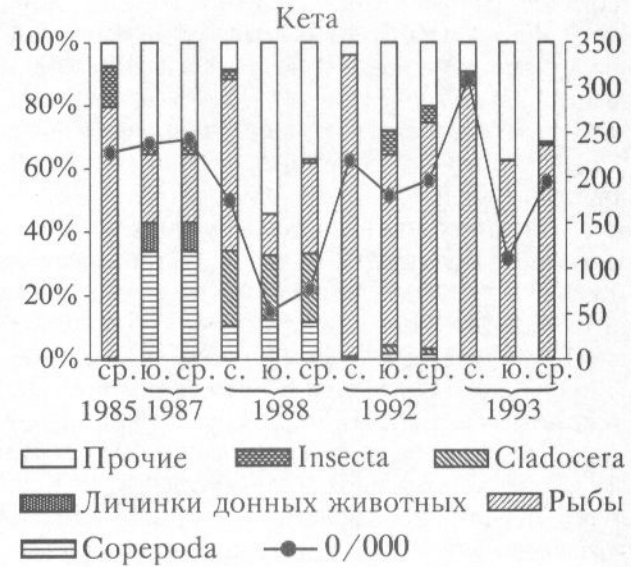
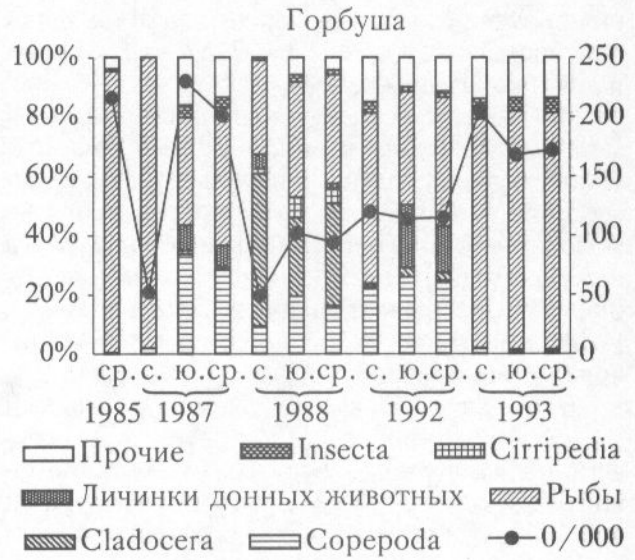


Рис. 3. Состав пищи молоди лососей в Карагинском заливе в июле – августе.

Примечание: с. — север, ю. — юг, ср. — среднее

воды 6,5 °С), и накормленность горбуши в северной части была минимальной — 61,2 ‰. Однако к июлю ситуация изменилась — биомасса планктона увеличилась до 360 мг/м³ (выше уровня среднемноголетней), и соответственно возросли обеспеченность пищей, особенно в южной части (А=26,5 г/особь), и накормленность рыб. Несмотря на то, что молодь горбуши и кеты питалась сходной пищей (СП = 73%), их накормленность была довольно высокой — 200,9 и 242,5 ‰, соответственно. О благоприятной «кормовой» ситуации можно судить и по коэффициенту смертности. Так, в 1987 г. смертность молоди горбуши в прибрежье была низкой и составила лишь 63,2% (Кагпенко, 1998).

В 1988 г., когда нагуливалось урожайное поколение горбуши, степень пищевого сходства между молодью горбуши и кеты снизилась до 43%, а в южной части залива — даже до 38,5%. Доля планктона в пище возросла до 61,8–70,3%. Низкие величины накормленности и условной обеспеченности пищей, особенно в северной части, позволяют считать пищевые отношения между молодью горбуши и кеты конкурентными. Это подтверждается высоким показателем смертности молоди горбуши — 94,4%.

1992 год по гидрологическим условиям был близок к 1987 г.; при этом биомасса мезопланктона в северной части в 1992 г. была значительно выше и составила 572 мг/м³ против 183,6 мг/м³ в 1987 г. Однако если исключить долю (30%) крупных копепод, которых молодь не может использовать в пищу, можно считать, что общая биомасса мезопланктона составляла лишь около 400 мг/м³.

В 1992 г. в прибрежье Карагинского залива так же, как и в 1988 г., нагуливалась молодь урожайного поколения горбуши, что привело к интенсивному выеданию кормовых объектов, снижению их биомассы к июлю и, как следствие, к расширению пищевого спектра (Н=3,48 бит у горбуши; 3,0 бит у кеты; 2,2 бит у нерки). Условная обеспеченность молоди пищей была минимальной — 0,07 г/особь, хотя в северной части условия нагула были более благоприятными. Молодь кеты вынуждена была питаться «рыбной» пищей, и накормленность осталась на уровне 200 ‰, а накормленность молоди нерки снизилась до 86,2 ‰.

В 1993 г. молодь всех трех видов питалась «рыбной» пищей. На юге наибольшее пищевое сходство было между молодью нерки и кеты — 96%, меньшее — между неркой и горбушей, — 42%. Общей пищей для всех трех видов являлась молодь песчанки. Накормленность молоди как в северной, так и в южной частях района была достаточно высокой, особенно кеты и нерки — 195,3 и 306 ‰, соответственно.

Таким образом, наиболее неблагоприятные условия для выживания молоди лососей складывались в годы нагула многочисленных поколений молоди горбуши — 1988 и 1992 гг. Эти годы характеризуются низкой обеспеченностью пищей, расширением пищевого спектра, снижением степени пищевого сходства и накормленности. В годы нагула малочисленных поколений горбуши (1985, 1987, 1993 гг.) эти показатели возрастают, однако в каждом конкретном случае зависят от складывающейся в начале нагула гидробиологической ситуации.

Таблица 3. Условия питания молоди лососей в Карагинском заливе в июле–августе

Год	Горбуша				
	1985	1987	1988	1992	1993
Накормленность, ‰	276,2	200,9	94,4	115,0	171,9
Индекс разнообразия пищи, Н бит	1,34	1,80	2,10	3,48	2,60
Численность, млн. экз.	46,90	25,56	2651,2	3664,0	48,20
Биомасса планктона в июле, мг/м ³	109,0	360,0	468,0	268,0	547,0
Доля планктона в пище, %	4,5	49,9	61,8	54,5	15,2
Условная обеспеченность пищей, А, г/особь	1,90	10,10	0,18	0,07	8,40
Год	Кета				
	1985	1987	1988	1992	1993
Накормленность, ‰	228,07	242,50	78,40	197,0	195,3
Индекс разнообразия пищи, Н бит	1,76	1,50	2,10	3,00	1,90
Численность, млн. экз.	11,20	9,25	24,10	21,60	16,40
Биомасса планктона в июле, мг/м ³	—	—	—	—	—
Доля планктона в пище, %	7,7	74,7	70,3	23,6	31,5
Условная обеспеченность пищей, А, г/особь	1,90	10,10	0,18	0,07	8,40
Год	Нерка				
	1985	1987	1988	1992	1993
Накормленность, ‰	—	268,1	—	86,2	306,0
Индекс разнообразия пищи, Н бит	—	1,8	—	2,2	0
Численность, млн. экз.	—	0,84	—	4,65	0,89
Биомасса планктона в июле, мг/м ³	—	—	—	—	—
Доля планктона в пище, %	—	4,0	—	6,5	—
Условная обеспеченность пищей, А, г/особь	—	10,10	—	0,07	8,40

Молодь кижуча и чавычи относится к другой трофической группе; сразу же после ската в море эти виды являются хищниками. Лишь наиболее мелкая молодь, скатывающаяся сеголетками и имеющая низкую численность, некоторое время после ската потребляет животных мезопланктона. Однако эти рыбы долго обитают в непосредственной близости от устьев рек и в литоральной зоне, а мористее откочевывают только к концу августа.

Пищевой спектр молоди кижуча в открытых водах Карагинского залива сужается, по сравнению с литоральной зоной, и включает не более 15 видов. Основу пищи составляет молодь рыб, доля которой изменяется от 70 до 100%. Основными потребляемыми видами являются молодь песчанки и минтая; кроме того, поедаются сельдь, бычки, корюшки и горбуша. Доля ракообразных не превышает 20%. Накормленность рыб изменяется от 67 до 140‰.

В некоторых случаях доля ракообразных в пище чавычи достигает 50%. Накормленность рыб не превышает 150‰.

П и т а н и е х и щ н ы х р ы б. Наиболее активно голец питается сразу после ската из рек. Чаще в его пище встречаются мизиды, гаммариды и молодь рыб. Последняя составляет обычно основную часть пищи, причем преобладают молодь горбуши, кеты и бычков. Молодь других рыб — корюшки, сельдь, песчанка, камбалы и т. д. — встречается реже. Количество мальков горбуши в одном желудке гольца в среднем составляло в разные годы от 3 до 104 экз., а максимальное — 210 экз. Средние и максимальные величины потребления горбуши гольцом в р. Хайлюля выше и составляют от 9 до 411 и 941 экз., соответственно (Тиллер, 1999). Причем в годы ската урожайных поколений они больше.

Пищевой спектр азиатской зубастой корюшки зависит от места и времени нагула. Она начинает питаться вскоре после нереста в литоральной зоне. Здесь ее пищей являются полихеты, мизиды, гаммариды, эвфаузииды, креветки, насекомые и молодь рыб. Молодь лососей является основным компонентом пищи более крупных особей, причем часто она занимает большую часть пищевого комка. В открытых водах Карагинского залива корюшка преимущественно потребляет только молодь рыб; наибольшее значение имеют песчанка, минтай, мойва и камбалы. Другие рыбы встречаются реже. Максимальное количество молоди лососей в желудке одной корюшки составляло: горбуши — 12, кеты — 14 и сеголеток нерки — 5 экз.; среднее количество изменялось от 1 до 6 экз. Следует отметить, что корюшки в течение длительного периода потребляют молодь лососей, начиная питаться ею в устьях рек в июне и заканчивая в открытых во-

дах залива в августе. В июне поедаемая молодь имеет длину около 3 см, а в августе в открытых водах залива — 6–8 см.

Биохимические показатели молоди лососей. Комплекс абиотических и биотических факторов в том или ином районе обуславливает ход и интенсивность метаболических процессов в теле молоди лососей, которые отражаются на уровне накопления жира и белков, а в конечном итоге, на ее калорийности.

Ранее было установлено, что межгодовая изменчивость содержания химических компонентов в теле горбуши четче проявляется у многочисленных поколений: содержание жира и минеральных веществ ниже, а воды и белков — выше, чем у малочисленных (Shershneva, 1991). Темп роста молоди обусловлен интенсификацией метаболических процессов в ее организме, связанной со сменой среды обитания. Процессы повышения скорости синтеза белков и жиров протекают параллельно. Однако у урожайных поколений выше уровень белкового роста, а у неурожайных преобладает жиронакопление. Результат этих процессов отражается на величине общей калорийности тела молоди, так как энергоемкость жира превосходит в 1,85 раз таковую белков (Клейменов, 1971).

Г о р б у ш а. В июле в начале нагула в открытых водах Карагинского залива общая калорийность молоди горбуши изменялась от 907 кал/г сырого вещества в 1985 г. до 982 кал/г в 1993 г., а в августе она увеличилась и варьировала от 1016 кал/г в 1987 г. до 1196 кал/г в 1988 г. (табл. 4). Между калорийностью молоди горбуши и ее численностью выявлена достоверная обратная связь ($r = -0,54$, $P > 0,99$). В июле наиболее высокая доля калорийности жира в общей калорийности молоди горбуши была отмечена в 1987–1988 гг. — 39%, а минимальная в 1993 г. — 31%. В августе она снизилась до 29% в 1992 г. и до 34% в 1985 г., а в 1987 г. осталась на уровне июльской — 39%, и лишь в 1993 г. увеличилась до 39%.

За период нагула (июль–август) суточный прирост калорийности молоди горбуши изменялся от 1,82 кал в 1987 г. до 5,14 кал в 1988 г. Между суточным приростом калорийности и численностью молоди горбуши установлена обратная связь ($r = -0,49$, $P > 0,99$). Темп суточного прироста калорийности горбуши в разные годы обусловлен степенью пищевой обеспеченности. Обычно низкому суточному приросту калорийности 1,82 кал соответствовал низкий индекс $K_p = 0,88$ (среднемноголетний 1,04), а высокому — 5,14 кал — высокий $K_p = 1,09$. Однако эта зависимость может нарушаться из-за особенностей условий нагула в отдельные годы. Так, в 1993 г. при высокой пищевой обеспеченности

($K_p = 1,13$) суточный прирост калорийности составил лишь 3,07 кал, а в 1985 и 1992 гг. при $K_p = 0,93$, наоборот, прирост калорийности был выше — 4,53 и 4,23 кал, соответственно. В целом в течение всего периода нагула в прибрежных водах зависимость между индексом K_p и численностью горбуши обратная ($r = -0,64$, $P > 0,99$) и усиливается ($r = -0,71$, $P > 0,99$) в период нагула молоди в открытых водах Берингова моря (Карпенко и др., 1994).

Особенности формирования общей калорийности молоди горбуши разноурожайных поколений проявляются уже в начальный период нагула в открытых водах Карагинского залива. Так, в июле 1988 и 1992 гг. на севере залива общая калорийность молоди урожайных поколений составила 941 и 929 кал/г и увеличилась до 1292 и 1248 кал/г в августе, соответственно. Доля калорийности жира в общей калорийности горбуши в июле 1988 г. составила 41% и снизилась до 28% в августе. Индекс K_p также уменьшился от 1,10 до 1,04, а доля калорийности белков возросла от 59 до 72%, соответственно. Аналогичные изменения доли калорийности жира отмечены у молоди цикличного поколения в 1992 г.: доля жира снизилась с 32% в июле до 26% в августе, а доля белков увеличилась с 68 до 74%, соответственно. За период нагула суточный прирост калорийности горбуши этих поколений был примерно равным — 6,27 и 6,51 кал.

На юге залива общая калорийность горбуши, как в июле, так и в августе, была ниже, чем на севере, и составляла в 1988 г. 908 и 1099 кал/г, а в 1992 г. — 872 и 922 кал/г, соответственно. Однако доля калорийности жира изменялась в меньших пределах. В августе она была выше, чем на севере, и составляла 36%, против 26–28%, а доля белков — ниже 64% в августе. Суточный прирост калорийности молоди здесь также был

невелик — 0,98 кал, при $K_p = 0,86$ в 1992 г. В 1988 г. он был выше — 3,41 кал, т.к. более высоким был индекс $K_p = 1,13$.

Формирование общей калорийности молоди горбуши малочисленных поколений происходит иначе. Так, на севере залива общая калорийность молоди в июле 1987 и 1993 гг. составила 1010 и 935 кал/г и увеличилась в августе 1993 г. до 1053 кал/г, тогда как в 1987 г. она снизилась до 909 кал/г (табл. 4). Доля калорийности жира возросла в 1987 г. от 35% в июле до 43% в августе, а в 1993 г. — от 28 до 35%, соответственно. Суточный прирост калорийности горбуши в 1993 г. был невелик (2,88 кал), низким был и $K_p = 0,96$. Интересно, что в 1987 г. суточный прирост оказался отрицательным — 2,59 кал, при $K_p = 0,87$.

На юге залива в июле калорийность молоди была ниже, чем на севере, и изменялась от 880 кал/г в 1987 г. до 912 кал/г в 1993 г. В августе она стала выше, составив 1061 кал/г в 1985 г. и 1200 кал/г в 1993 г. В июле 1993 г. доля калорийности жира была 33% и возросла до 50% в августе, тогда как в 1987 г. снизилась с 43 до 35%, соответственно. Наибольший суточный прирост калорийности 7,02 кал отмечен в 1993 г., когда $K_p = 1,54$ был максимальным, а в 1985 г. составил лишь 4,53 кал, при $K_p = 0,93$.

Таким образом, общая калорийность молоди горбуши в период нагула в открытых водах Карагинского залива увеличивается от июля к августу. В августе у урожайных поколений она выше на севере, а неурожайных — на юге. Связь между общей калорийностью и численностью молоди обратная и достоверная ($r = -0,54$, $P > 0,99$). В формировании общей «июльской» калорийности горбуши урожайных поколений большее значение принадлежит жиру (34–39%), а в августе — белкам (68–71%).

Таблица 4. Биохимические показатели молоди лососей в прибрежных водах Карагинского залива в июле–августе

Показатели	Месяц	Горбуша					Кета					Нерка			
		1985	1987	1988	1992	1993	1985	1987	1988	1992	1993	1987	1988	1992	1993
Масса тела, г	YII	0,44	0,48	0,42	0,38	4,02	1,10	1,20	1,30	1,30	1,23	6,30	7,60	5,90	6,20
	YIII	4,00	5,20	6,00	5,30	8,74	6,40	7,20	9,60	8,90	7,55	12,10	24,70	15,20	12,30
Содержание жира, % сырого вещества	YII	3,38	3,86	3,73	3,28	3,21	3,41	3,29	3,29	3,46	3,46	2,12	2,14	2,12	2,13
	YIII	3,84	4,14	4,01	3,45	4,54	4,29	3,78	4,57	4,51	4,23	2,99	3,96	3,26	2,98
Содержание белков, % сырого вещества	YII	15,06	11,25	11,23	10,81	14,00	13,84	14,48	14,71	15,90	15,96	13,90	14,06	13,85	13,89
	YIII	13,69	12,34	16,02	15,79	13,31	16,96	10,55	15,98	15,75	16,18	14,63	16,22	14,93	14,66
Калорийность, кал/г сырого вещества	YII	907	945	908	908	982	1028	1048	1061	896	1146	909	919	907	910
	YIII	1061	1016	1196	1115	1108	1271	896	1247	1229	1318	1029	1201	1070	1029
Индекс K_p	YII	0,70	0,98	1,01	0,89	0,91	0,73	1,18	1,05	1,04	1,04	—	—	—	—
	YIII	0,93	0,88	1,09	0,93	1,13	1,00	0,88	1,46	1,44	0,99	—	—	—	—
Прирост калорийности, кал/сут	YIII	4,53	1,82	5,14	4,23	3,07	7,15	-3,80	3,51	6,94	4,30	3,08	5,64	3,88	3,31

Примечание: выделенные жирным шрифтом цифры рассчитаны по уравнениям регрессии, K_p — индекс, показывающий отношение содержания жира в мышцах в текущем году к среднемноголетнему показателю.

К е т а. В июле калорийность молоди кеты в открытых водах Карагинского залива изменялась от 896 кал/г в 1992 г. до 1146 кал/г в 1993 г., а в августе она значительно увеличилась: от 1229 кал/г в 1992 г. до 1318 кал/г в 1993 г. Лишь в 1987 г. отмечено ее снижение от июля к августу с 1048 до 896 кал/г. Между численностью кеты и ее калорийностью выявлена достоверная обратная связь ($r = -0,80$, $P > 0,99$) (табл. 4).

Доля калорийности жира в общей калорийности кеты увеличилась от 29–37% в июле до 30–40% в августе, а белков, наоборот, снизилась от 71 до 60%, соответственно. Наибольший суточный прирост калорийности кеты, 7,15 кал, был отмечен в 1985 г., при $K_p = 1,00$ (среднемолодотный 1,09), а низкий в 1988 г. — 3,51 кал ($K_p = 1,46$). Суточный прирост калорийности молоди в 1987 г., в среднем по району, оказался отрицательным — 3,89 кал ($K_p = 0,88$).

На севере залива в июле общая калорийность кеты изменялась от 836 кал/г в 1992 г. до 1283 кал/г в 1993 г., а в августе — от 1196 кал/г в 1992 г. до 1375 кал/г в 1993 г. Доля калорийности жира у кеты в июле была низкой (23%) и увеличилась до 35% в августе (1988 г.). Также значительно повысилась ее доля в 1993 г., от 29 до 41%, лишь в 1992 г. она снизилась от 42 до 35%, соответственно. Суточный прирост калорийности молоди был наиболее высок в 1992 г. — 7,50 кал (при $K_p = 1,42$), а в 1988 и 1993 гг. был примерно равным 3,00 и 2,55 кал (при сходных K_p — 1,43 и 1,41), соответственно.

На юге залива общая калорийность кеты изменялась в меньших пределах: в июле от 950 кал/г (1992 и 1993 гг.) до 1067 кал/г (1988 г.), а в августе — в основном, более 1250 кал/г. Лишь в 1987 г. отмечено снижение калорийности от июля (1066 кал/г) к августу (896 кал/г). Доля калорийности жира у молоди увеличивалась от июля (31–32%) к августу (35–40%), лишь в 1993 г. она, наоборот, снижалась от 31 до 22%. Доля калорийности белков возрастала с 69 до 78%. Суточный прирост калорийности кеты изменялся от 4,0 кал ($K_p = 1,49$) в 1988 г. до 7,5 кал ($K_p = 0,68$) в 1993 г. В 1987 г. он был отрицательным и составил –4,36 кал (при $K_p = 0,88$).

Н е р к а. Общая калорийность молоди нерки в период нагула в открытых водах Карагинского залива была определена по уравнениям линейной регрессии (табл. 4). В начальный период она изменялась от 907 кал/г в 1992 г. до 919 кал/г в 1988 г., а в августе от 1029 кал/г в 1987 и 1993 гг. до 1201 кал/г в 1988 г. Доля калорийности жира увеличилась от 22 до 31%, а белков — снизилась с 78 до 69%. Высокий суточный прирост калорийности нерки отмечен в 1988 г. — 5,64 кал, а низкий в 1987 г. — 3,08 кал.

Оценка пищевых потребностей и величины потребления молодь лососей кормовых ресурсов прибрежных вод. В разные годы биомасса кормовых ресурсов открытых вод Карагинского залива (1985–1993 гг.) различалась в 4,5 раза (табл. 3). Их структура изменялась в межгодовом аспекте, и аналогичные изменения происходили в составе пищевого спектра и накормленности молоди лососей. В настоящее время невозможно оценить общее выедание кормовых ресурсов этого района всеми (или большинством) представителями ихтиофауны прибрежных вод. Поэтому предпринята попытка расчета величины выедания кормовых ресурсов только молодь лососей в течение ее нагула. С этой целью были определены: 1) величина общего запаса каждой из основных кормовых групп организмов, потребляемых молодь лососей; 2) пищевые потребности молоди всех видов лососей в начальный и конечный периоды нагула в Карагинском заливе, исходя из численности каждого вида, их суточных пищевых рационов и продолжительности нагула, а также с учетом степени элиминации каждого поколения (Карпенко, 1998); 3) величина выедания каждого из кормовых компонентов в абсолютных (т и ккал) и относительных (% общего запаса) единицах.

Установлено, что в 1985–1993 гг. пищевые потребности молоди трех основных видов лососей, питающихся преимущественно планктоном, — горбуши, кеты и нерки, составляли от 335,6 (1985 г.) до 20756,3 т (1992 г.) кормовых животных (табл. 5). Выедание планктона изменялось от 18,2 до 12032,5 т, что составляло от 0,23% (1985 г.) до 46,2% (1988 г.) общего его запаса (табл. 6). Наиболее высокой доля планктона была в пище молоди кеты в 1987 г. — 74,7% и в 1988 г. — 71,2%, а у молоди горбуши лишь в 1988 и 1992 гг. она превышала 50%. Молодь нерки преимущественно потребляла мальков различных рыб. Почти ежегодно значительную долю в планктоне занимали личинки донных животных, но из-за своей малой доступности или вследствие оседания на дно, они редко потреблялись в значительном количестве (табл. 6), за исключением их потребления горбушей в 1992 г. (70,9%). Наоборот, в годы нагула урожайных поколений горбуша весьма эффективно поедала копепод и клядоцер, изъятие последних составляло от 13,7 до 123,3%. Это свидетельствует о том, что из-за агрегированности и по некоторым другим причинам, клядоцеры не полностью облавливались имеющимися орудиями лова.

Наибольший интерес представляет вопрос об эффективности использования имеющейся пищи на рост, а следовательно, и на обеспечение выживания молоди лососей отдельных поколе-

Таблица 5а. Выделение кормовых ресурсов молодь лососей в Карагинском заливе в течение нагула (июнь-начало августа)

Показатель	Горбуша					Кета					Нерка		
	1985	1987	1988	1992	1993	1985	1987	1988	1992	1993	1987	1992	1993
Общая икhtiомасса, т/ккал • 10 ⁶	58,35	53,80	4456,7	4480,60	108,4	27,9	30,3	76,55	72,60	52,88	7,27	14,1	6,99
Суточный рацион, %	61,91	54,66	5330,21	6090,99	120,11	35,46	27,15	95,46	89,23	69,70	7,48	15,09	7,19
Доля планктона в рационе, %	11,7	10,3	7,6	8,5	11,5	10,9	13,1	10,3	10,4	9,8	10,9	11,2	10,7
Период нагула, сут	4,4	49,9	61,8	54,4	30,6	7,7	74,7	71,2	23,6	28,0	36,1	8,2	—
Общее выделение кормовых ресурсов, т/ккал • 10 ⁶	34	39	56	49	41	34	39	53	48	40	39	42	36
Общее выделение планктона, т/ккал • 10 ⁶	232,24	216,12	18967,72	20327,70	511,11	103,40	154,80	417,89	362,42	207,29	30,91	66,33	26,93
Общее выделение планктона, т/ккал • 10 ⁶	241,60	239,50	20391,70	22108,30	531,47	107,49	172,05	433,61	373,90	210,77	30,92	69,15	28,11
Общее выделение планктона, т/ккал • 10 ⁶	10,22	107,84	11722,06	11058,27	156,40	7,96	115,64	297,54	85,53	58,04	11,16	5,44	—
Общее выделение планктона, т/ккал • 10 ⁶	10,55	126,36	13967,77	12429,53	155,13	7,78	130,99	306,95	84,74	55,93	10,34	5,21	—

Таблица 5б. Общее выделение всеми видами лососей

Показатель	1985		1987		1988		1992		1993	
Общее выделение кормовых ресурсов, т/ккал • 10 ⁶	335,64	401,83	19385,61	20756,45	745,33	—	—	—	—	—
Общее выделение планктона, т/ккал • 10 ⁶	349,09	442,47	20825,31	22551,35	770,35	—	—	—	—	—
Общее выделение планктона, т/ккал • 10 ⁶	18,18	234,64	12019,60	11149,24	214,44	—	—	—	—	—
Общее выделение планктона, т/ккал • 10 ⁶	13,33	267,69	14271,72	12519,48	211,06	—	—	—	—	—

Таблица 6. Потребление планктона молодь лососей (%)

Год	Показатель	Soropoda	Cladocera	Cirripedia	Личинки донных животных	Вагия	Всего, тонн	Потребление, % от (B+P)
1985	B+P, %	64,60	3,60	7,20	17,30	7,30	7763,83	—
	Горбуша	0,023	—	—	—	1,59	10,22	0,13
	Кета	0,006	—	—	—	1,34	7,96	0,10
	Всего	0,029	—	—	—	2,93	18,18	0,23
1987	B+P, %	53,10	8,40	8,90	22,60	7,00	19120,24	—
	Горбуша	0,60	—	0,13	0,36	2,16	107,91	0,56
	Кета	0,52	—	—	0,32	3,70	115,61	0,60
	Нерка	—	—	—	0,23	0,09	11,17	0,06
	Всего	1,12	—	0,13	0,91	5,95	234,69	1,22
1988	B+P, %	35,40	20,40	19,40	14,80	10,00	26007,60	—
	Горбуша	33,40	123,30	19,50	7,90	31,30	11735,05	45,12
	Кета	0,60	1,70	—	—	5,90	297,43	1,14
	Всего	34,00	125,00	19,50	7,90	37,20	12023,48	46,26
1992	B+P, %	42,20	6,00	15,40	13,10	23,30	34229,07	—
	Горбуша	35,00	24,80	0,40	70,90	28,80	11058,27	32,30
	Кета	0,04	0,30	—	0,02	0,90	85,51	0,26
	Нерка	—	—	—	0,03	0,05	5,44	0,02
1993	B+P, %	35,04	25,10	0,40	70,95	29,75	11149,22	—
	Горбуша	35,30	13,70	4,80	7,60	38,60	34642,55	0,45
	Кета	0,02	—	0,09	0,15	1,11	156,38	0,17
	Всего	—	—	—	—	0,17	58,02	0,62
Всего	—	—	0,09	0,15	1,28	214,40	—	—

ний. Для этой цели была создана соответствующая сводная таблица, суммирующая результаты оценки условий нагула молоди разных видов лососей (табл. 7). Анализируя ее данные, необходимо отметить, что условия нагула молоди лососей во все рассматриваемые годы можно считать относительно благоприятными, так как основные биологические показатели молоди — ее накормленность, калорийность пищи и рыб и другие параметры — были высокими. Однако в отдельные годы проявляется некоторое несоответствие между показателями условий нагула и эффективностью использования рыбами кормовой базы. Так, в 1985 г. молодь лососей практически не использовала в пищу планктонных ракообразных, несмотря на их обилие. Вследствие этого у молоди кеты самыми низкими были: относительный суточный прирост (0,6), траты на обмен (3,7), коэффициент K_2 (13,9%). По этой же причине для того, чтобы иметь высокую энергетическую ценность мышц — 1271 кал, кета должна была потребить большое количество пищи, т. е. использовать ее с высоким кормовым коэффициентом — 5,2. Сходные обстоятельства отмечены для молоди нерки в 1987, 1992 и 1993 гг., когда она имела очень низкие ростовые характеристики.

Горбуша, как доминирующий вид, ежегодно имела преимущество перед другими видами, о чем свидетельствуют высокие биологические

показатели и самые низкие кормовые коэффициенты потребляемой пищи (табл. 7). Это подтверждает высокую пищевую активность этого вида, который способен подавлять конкурирующие виды, что неоднократно отмечалось многими исследователями (Андриевская, 1966; Бирман, 1985; Heard, 1991).

Таким образом, данные, приведенные выше, подтверждают сложившуюся иерархию среди видов тихоокеанских лососей, как пищевых конкурентов, в которой первую ступень занимает горбуша, а следующие — нерка и кета. Весьма интересно было бы провести исследования аналогичного направления, посвященные оценке пищевых отношений среди всех видов тихоокеанских лососей в разные периоды жизненного цикла. Эти исследования крайне необходимы именно в настоящий период, когда сузился ареал лососей в океане и одновременно повышается уровень их воспроизводства, как в естественных, так и заводских условиях.

Величина выедания молоди лососей хищными рыбами. В течение периода наблюдений значительное выедание молоди лососей хищными рыбами было не ежегодным и отмечалось не повсеместно. Вследствие короткого периода ската неурожайных поколений горбуши в нечетные годы в прибрежье отмечается более высокая плотность скатившейся

Таблица 7. Эффективность использования кормовых ресурсов молодью лососей

Показатель	1985		1987			1988	
	Горбуша	Кета	Горбуша	Кета	Нерка	Горбуша	Кета
Накормленность, ‰	261,16	228,07	200,90	242,50	268,10	94,40	78,40
Доля планктона в пище, %	4,4	7,7	49,9	74,7	36,1	61,8	71,2
Калорийность пищи, ккал/г	1,041	1,043	1,107	1,111	0,999	1,074	1,038
Калорийность планктона, ккал/г	1,032	0,978	1,171	1,133	0,926	1,190	1,038
Коэффициент разнообразия пищи, - Н, бит	1,34	1,76	1,70	1,50	1,86	2,10	2,10
Калорийность молоди, ккал/г (в августе)	1,061	1,271	1,016	0,896	1,029	1,196	1,247
Индекс K_p	0,93	1,00	0,88	0,88	—	1,09	1,16
Относительный суточный прирост, %	3,8	0,6	4,3	3,7	1,7	4,1	3,9
Относительные траты, %	6,3	3,7	3,9	6,8	7,0	6,2	6,3
K_2 , %	36,9	13,9	52,0	35,2	19,5	39,0	38,2
Кормовой коэффициент, КК	4,4	5,2	2,9	4,9	5,3	3,5	7,4

Окончание таблицы 7

Показатель	1992			1993		
	Горбуша	Кета	Нерка	Горбуша	Кета	Нерка*
Накормленность, ‰	115,00	197,00	86,20	171,90	195,30	306,00
Доля планктона в пище, %	54,4	23,6	8,2	30,6	28,0	—
Калорийность пищи, ккал/г	1,088	1,032	1,042	1,037	1,017	1,041
Калорийность планктона, ккал/г	1,124	0,991	0,957	0,992	0,964	—
Коэффициент разнообразия пищи, - Н, бит	3,48	2,96	2,20	2,60	1,90	0
Калорийность молоди, ккал/г (в августе)	1,248	1,229	1,070	1,108	1,318	1,029
Индекс K_p	0,93	1,44	—	1,13	0,99	—
Относительный суточный прирост, %	3,7	3,6	2,2	5,3	4,8	1,8
Относительные траты, %	7,5	5,1	6,8	8,0	5,3	6,8
K_2 , %	33,0	41,3	24,4	39,8	47,5	20,9
Кормовой коэффициент, КК	3,9	5,8	12,0	3,3	4,6	1,7

Примечание: * — мало данных.

молоди. Причем в сильно стратифицированных эстуариях (Белая-Кичига, Вироваям) концентрации мальков обычно были выше, чем в перемешанных (Анапка, Макаровка-Каюм), что приводит к повышению уровня изъятия молоди в два-три раза (Karpenko, 1998). Вероятно, в таких условиях молодь лососей испытывает стресс из-за высоких градиентов температуры и солености. В эти годы выедание молоди горбуши гольцом обычно выше — 17,4% (1985 г.) и 21,3% (1987 г.). Хотя сходные величины бывают и в четные годы, например, 1980 г. — 17,9% (гольцом) и 10,9% генерации (корюшкой).

В течение покатной миграции по реке выедание горбуши в нечетные годы также выше. Так, по данным И.В. Тиллера (1999) в р. Хайлюля оно достигало 53 – 61% генерации, тогда как в четные годы не превышало 3%.

Массовое выедание горбуши происходит лишь в период нагула гольцов и корюшек вблизи устьев рек, когда этому способствуют складывающиеся в эстуарии условия. Суммарное выедание мальков горбуши хищниками в реке и эстуарии может превышать 70% генерации. Кроме того, в некоторые годы уничтожается значительное количество кеты (до 16,8%) и сеголеток нерки (Karpenko, 1998).

ВЫВОДЫ

1. В период нагула в открытых водах Карагинского залива темп роста молоди тихоокеанских лососей наиболее высок, что определяется переходом на питание морскими ракообразными и молодь рыб, составляющих основу кормовых ресурсов этой зоны моря.

2. Основными факторами, влияющими на межгодовую изменчивость структуры и биомассы мезопланктона, являются температура и соленость воды в июне, а также численность потребителей — молоди лососей. Биомасса мезопланктона обычно повышается от июня к июлю, однако в годы нагула многочисленных поколений молоди горбуши эта тенденция может нарушаться.

3. Молодь горбуши, кеты и нерки, как планктофаги, являются основным потребителем мезопланктона. Горбуша, как наиболее многочисленный вид, поедает копепод, вынуждая кету и нерку питаться «рыбной» пищей или использовать другие (второстепенные) кормовые объекты. Межгодовая изменчивость спектра питания связана также с межгодовой изменчивостью структуры мезопланктона. Кижуч и чавыча, как хищники, оказывают воздействие на структуру и численность рыбного населения.

4. Наиболее благоприятные условия для выживания молоди лососей складываются в те годы, когда биомасса зоопланктона увеличивается от июня к июлю, и ее величина превышает

уровень среднемноголетних значений — 274 мг/м³ в июне и 322 мг/м³ в июле. В противном случае, особенно в годы нагула многочисленных поколений, межвидовые пищевые отношения могут стать конкурентными, что приводит к повышению степени элиминации молоди.

5. У молоди основных видов тихоокеанских лососей — горбуши и кеты — в период нагула в открытых водах Карагинского залива значительно повышается общая калорийность тела, обусловленная хорошим состоянием кормовой базы. Обычно от июля к августу отмечается высокий суточный прирост калорийности, который может нарушаться лишь при низкой биомассе планктона в отдельные годы в некоторых районах нагула. Основную роль в этом процессе играют либо жиры либо белки, в зависимости от структуры потребляемой пищи.

6. Оценка потребления кормовых ресурсов открытых вод Карагинского залива позволила установить, что молодь лососей изымает от 0,23 до 46,2% планктонных животных, причем основными их потребителями являются горбуша и кета. В большей степени выедаются копеподы и клядоцеры, а в меньшей — личинки донных животных. Наиболее эффективно использует кормовые ресурсы молодь горбуши, что подтверждает ее лидирующее положение среди всех тихоокеанских лососей, как пищевого конкурента.

7. Значительную роль в выживании тихоокеанских лососей играют отношения «хищник-жертва». С одной стороны, хищники уничтожают до 70% генерации горбуши отдельных поколений, а с другой — обеспечивают оставшейся молоди благоприятные кормовые условия для нагула и выживания. Оба фактора — трофический и хищники — для тихоокеанских лососей являются важными, регулирующими формирование численности и продукции поколений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин* З.М. 1968. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М.: Пищевая пром-сть. 289 с.
- Андреевская* Л.Д. 1966. Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море // *Вопр. ихтиологии*. Т. 6. Вып. 1. С. 84–90.
- Бирман* И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат. 208 с.
- Дулелова* Е.П. 1990. Кормовые ресурсы и степень их использования бентофагами в шельфовых районах Камчатки // *В кн.: Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей*. М.: Наука. С. 163–176.

- Карпенко В.И.* 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО. 166 с.
- Карпенко В.И., Пискунова Л.В., Шершнева В.И.* 1994. Оценка условий нагула молоди лососей в прибрежных водах Берингова моря и опыт ее использования при корректировке промысловых прогнозов // Тез. докл. V Всесоюз. совещ. СПб: ГОСНИОРХ. С. 93–95.
- Кизеветтер И.В.* 1977. Технологическая и химическая характеристика промысловых рыб Тихоокеанского бассейна. Владивосток: Дальиздат. 297 с.
- Клейменов И.Я.* 1971. Пищевая ценность рыбы. М.: Пищевая пром-сть. 151 с.
- Лакин Г.Ф.* 1980. Биометрия. М.: Высшая школа. 292 с.
- Маркина Н.П., Хен Г.В.* 1990. Основные элементы функционирования сообществ Берингова моря // Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Т. 111. С. 79–93.
- Моисеев П.А.* 1989. Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Пищевая пром-сть. 339 с.
- Сафронов С.Г.* 1987. О межгодовой и многолетней изменчивости планктонного сообщества в северной части Карагинского залива // Тез докл. науч. - практ. конф. «Биол. ресурсы Камчатского шельфа, их рацион. использование и охрана». Петропавловск-Камчатский. С. 113–115.
- Сафронов С.Г.* 1999. О горизонтальной зональности и кормовой базе тихоокеанских лососей // Российско-американская конференция по сохранению лососевых. Петропавловск-Камчатский. С. 62.
- Тиллер И.В.* 1999. Выедание гольцом *Salvelinus malma* молоди горбуши *Oncorhynchus gorbusha* в реке Хайлюля (Камчатка) и его влияние на возврат производителей // Вопр. ихтиологии. Т. 39. Вып. 1. С. 64–68.
- Шершнева В.И.* 1991. К вопросу о калорийности планктона Охотского моря // Исслед. биологии и динамики численности пром. рыб Камчатского шельфа. Вып. 1. Ч. 2. С. 177–178.
- Шершнева В.И.* 1993. О калорийности гиперид и эвфаузиид из прикамчатских вод Охотского моря // Исслед. биологии и динамики численности пром. рыб Камчатского шельфа. Вып. II. С. 159–165.
- Шульман Г.Е.* 1972. Физико-биохимические особенности годовых циклов рыб. М.: Пищевая пром-сть. 368 с.
- Davis, N.D.* 1995. Caloric content of oceanic zooplankton and fishes for studies of salmonids food habits and their ecological related species // NPAFC. Doc. 15. 10 pp.
- Davis, N.D., K.W. Myers, and Y. Ishida.* 1998. Caloric value of high-seas salmon prey organisms and simulated salmon ocean growth and prey consumption // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bulletin No. 1. P. 146–166.
- Heard, W.R.* 1991. Life history of pink salmon // In: Pacific Salmon Life Histories. Ed. C. Groot @ L. Margolis. Vancouver / Canada. P. 119–230.
- Karpenko, V.I.* 1995. Estimates of ocean mortality of Northeast Kamchatka pink salmon // Document NPAFC. No. 168. 6 pp.
- Karpenko, V.I.* 1998. Ocean mortality of northeast Kamchatka pink salmon and influencing factors // N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bulletin No. 1. P. 251–261.
- Shershneva, V. I.* 1991. Interannual variability in biochemical parameters of pink (*Oncorhynchus gorbusha*) and chum (*O. keta*) fry in coastal waters of Kamchatka // Internat. Symp. on Biol. interactions of enhanced and wild salmonids. B. C. P. 70.