

УДК 597-15:639.311.043

**В.П. Шунтов, О.С. Темных, С.В. Найденко, А.В. Заволокин,  
Н.Т. Долганова, А.Ф. Волков, И.В. Волвенко\***

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

## **К ОБОСНОВАНИЮ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЕМКОСТИ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ И СУБАРКТИЧЕСКОЙ ПАЦИФИКИ ДЛЯ ПАСТБИЩНОГО ВЫРАЩИВАНИЯ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ.**

### **СООБЩЕНИЕ 4. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРА ПЛОТНОСТИ НА ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ ПИЩЕЙ И ИХ РОЛЬ В ПОТРЕБЛЕНИИ КОРМОВОЙ БАЗЫ НЕКТОНА**

Многочисленные данные ежегодных широкомасштабных экспедиций, проводимых ТИНРО-центром в дальневосточных морях и Северной Пацифике в течение последних нескольких десятилетий, не подтверждают широко распространенные взгляды о жестком лимитировании численности, роста и размеров лососей кормовой базой, а также о сильной внутривидовой и межвидовой конкуренции за пищу. На протяженных рядах наблюдений не обнаружено устойчивых зависимостей роста и тем более выживаемости лососей в морской период жизни от их численности, концентраций планктона и окружающего нектона. При заметных межгодовых различиях в численности лососей и их кормовой базе сохраняются на высоком уровне интенсивность и избирательность питания. В целом по дальневосточному бассейну и отдельным морям от 1980-х к 2000-м гг. роль лососей в общем потреблении пищи нектоном в эпипелагиали увеличилась с 1–2 до 8–9 %, тем не менее даже при современном высоком уровне запасов лососей они не играют решающей роли в функционировании сообществ пелагиали. В местах основных концентраций лососей их доля в потреблении пищи выше (в среднем до 25–30 %), но это касается только верхней эпипелагиали, где, очевидно, и могут временами создаваться условия для “работы фактора плотности” в связи с некоторым дефицитом пищи и конкуренцией за нее. Однако и в этом случае о переполнении экологической емкости субарктической эпипелагиали дальневосточных морей и Северной Пацифики говорить не приходится. Временами возникающий

\* Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Темных Ольга Сергеевна, доктор биологических наук, заведующая лабораторией, e-mail: temnykh@tinro.ru; Найденко Светлана Васильевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: naudenko@tinro.ru; Заволокин Александр Владимирович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: zavolokin@tinro.ru; Долганова Наталья Такеновна, кандидат биологических наук, заведующая сектором, e-mail: dolganova@tinro.ru; Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: volkov413@yandex.ru; Волвенко Игорь Валентинович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: volvenko@tinro.ru.

при морском нагуле некоторый дефицит пищи может сказаться на темпе роста лососей и их распределении, но каких-либо достоверных фактов жесткого лимитирования их численности пищевым фактором никем до сих пор не получено.

Таким образом, в нашей серии сообщений, основанных на огромных фактических материалах, собранных в ежегодных экспедициях ТИНРО-центра в течение почти 30 лет, при анализе экологической емкости детально рассмотрено количественное распределение лососей и их молоди, состав нектонных сообществ и место в них лососей, количественное распределение планктона и мелкого нектона, формирующих кормовую базу лососей, питание лососей и нектона в целом, избирательность питания и влияние обеспеченности пищей на рост лососей, оценены масштабы выедания планктона и нектона. Все эти вопросы рассматриваются с учетом межгодовой и многолетней динамики при различных условиях нагула и различной численности потребителей. В настоящее время, когда в северо-тихоокеанском регионе уже функционируют около 700 лососевых рыбопроизводных заводов, нет каких-либо существенных доводов о переполнении экологической емкости субарктической Пацифики и ее морей лососями. Это свидетельствует о возможности существенного расширения сети заводов на российском Дальнем Востоке, перспективы которого неодинаковы в различных районах. Они должны определяться необходимостью, целесообразностью и возможностями территории. При ранжировании районов по этим признакам в первую очередь следует назвать материковое побережье Японского моря, бассейн Амура и материковое побережье Охотского моря.

**Ключевые слова:** тихоокеанские лососи, длина, масса, темп роста, фактор плотности, объем выедания, годовой рацион, экологическая емкость, лососевый рыбопроизводный завод.

**Shuntov V.P., Temnykh O.S., Naydenko S.V., Zvolokin A.V., Dolganova N.T., Volkov A.F., Volvenko I.V.** To substantiation of carrying capacity of the Far-Eastern Seas and Subarctic Pacific for pacific salmon pasturing. Report 4. Effect of density-dependent interactions on pacific salmon food supply and role of the salmon in consumption of nekton's forage base // *Izv. TINRO.* — 2010. — Vol. 161. — P. 25–52.

Quantitative distribution of juvenile and adult pacific salmon, plankton and small-size nekton (as the salmon forage base), composition of nekton, feeding of salmon and other nekton species, and there feeding selectivity are considered on the numerous data obtained in the Far-Eastern Seas and North-West Pacific annually in the last three decades in the surveys conducted by Pacific Fisheries Research Center (TINRO). Food consumption by salmon is estimated, effect of food supply on the salmon growth is analyzed. Interannual dynamics of all these features is studied. The study results don't confirm the widespread mention on strong limitation of the pacific salmon abundance, growth and size by their forage base. Strong inter- and intraspecific food competition is not observed. Significant dependence of the salmon growth and survival on zooplankton abundance, as well as on the salmon and related nekton species abundance, is not revealed. Despite of considerable year-to-year variability of the salmon and its forage base abundance, intensity and selectivity of the salmon feeding are relatively stable. Contribution of pacific salmon to total consumption of food by nekton has increased from 1–2 % in 1980s to 8–9 % in 2000s, but even in recent years, when pacific salmon is the most abundant, it does not play a key role in functioning of pelagic communities. Indeed, it has higher importance (up to 25–30 %) in food consumption in some regions with high concentration of salmon, but it concerns the upper epipelagic layer only where density-dependent interactions could actually occur. However, even for those areas it does not mean an overflow of carrying capacity. The food shortage that takes place sometimes during marine period of the salmon life cycle could affect on its growth rate or distribution, but there are no any authentic facts on its abundance limitation by food supply. Therefore, the carrying capacity overflow doesn't threaten to development of the salmon industrial breeding, and number of the salmon rearing stations can be considerably increased (there are about 700 stations in the North Pacific recently). Russian continental shore of the Japan Sea, the Amur basin, and the northwestern shore of the Okhotsk Sea are the most promising areas for new salmon rearing stations founding.

**Key words:** pacific salmon, size of fish, weight of fish, growth rate, density-dependent factor, food consumption, ration, carrying capacity, salmon rearing station.

## Введение

Выводы большинства исследователей об объеме кормовой базы тихоокеанских лососей, обеспеченности их пищей и трофических отношениях основывались ранее и основываются в настоящее время главным образом на косвенных показателях. Основная причина этого — отсутствие надежных данных и продолжительных рядов наблюдений по конкретной численности, биомассам и продукции как планктона, так и нектона (в том числе лососей), а также по величине и составу рационов основных потребителей планктона и мелкоразмерного нектона. Поэтому в практику работ биоценологических подразделений ТИНРО-центра по экосистемному изучению биологических ресурсов с самого начала (1980-е гг.) был внедрен принцип тотального учета численности и биомасс как планктона, так и нектона. В предыдущих сообщениях (Шунтов и др., 2010а, б, наст. том) многие из таких оценок уже приводились, при этом не только для отдельных районов, но и для всей дальневосточной экономической зоны России. В настоящем сообщении такой подход будет реализован при анализе объемов потребления пищи нектоном при освоении кормовой базы открытых вод в различных районах нагула лососей. Предварительно будет рассмотрено влияние плотностного фактора на условия нагула лососей при разной их численности и различном уровне развития зоопланктона. В огромном количестве публикаций (Ishida et al., 1993; Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996; Kaeriyama, 1998; Helle et al., 2007; и др.) именно эта тема обсуждается чаще всего, а за показатель обеспеченности пищей принимается не количество кормовых объектов, величина и состав рационов, а темп роста и динамика размеров возрастных групп рыб.

## Результаты и их обсуждение

### *Межгодовая и многолетняя динамика размеров и темпа роста тихоокеанских лососей*

Темп роста рыб, несомненно, является важным показателем состояния популяций и условий их обитания. В то же время хорошо известно, что рост может зависеть не только от обеспеченности пищей (запас пищи, количество конкурентов за пищу), но и от физических условий среды (главным образом гидрологических), а также эндогенных (физиологических) и генетических факторов. Аналогичная картина наблюдается и при использовании упитанности, жирности и различных биохимических показателей для суждений об обеспеченности рыб пищей (Шульман, 1960; Швыдкий, Вдовин, 1999; Яржомбек, 2000; Лаженцев, 2006). Применительно к экологической емкости пелагиали главное — является ли уровень развития кормовой базы и связанное с этим снижение темпа роста причиной жесткого регулирования численности рыб, в данном случае лососей.

В результате экосистемных исследований ТИНРО-центра биоресурсов дальневосточных морей в самой общей форме было показано, что кормовые ресурсы не жестко ограничивают численность промысловых объектов старше возраста сеголеток. Иная картина должна наблюдаться на личиночных и мальковых стадиях, так как в верхних продукционных слоях моря совместно обитают на ранних стадиях развития зоопланктон, ихтиопланктон, личинки бентоса, донных рыб и промысловых беспозвоночных (Шунтов и др., 1993, 2007; Чучукало, 2006). Но лососи в этом смысле представляют исключение: личиночные и мальковые стадии они проходят в пресных и эстуарных водах. На открытых морских акваториях уже в сентябре большая часть посткатадромной молодежи лососей имеет длину около 20 см и более (Шунтов, Темных, 2008).

Об изменениях в темпе роста лососей обычно судят по динамике размера рыб (длина и масса) и регистрирующим структурам (чешуя или отолиты). Первый показатель — размер рыб — используется более часто, поскольку данные

по длине и массе рыб сравнительно легко собрать и проанализировать. В настоящее время накоплены большие ряды таких данных. Однако размер рыбы представляет собой суммарную характеристику темпа роста к тому моменту времени, когда эта рыба была поймана. Второй показатель более информативен. Анализ приростов чешуи или отолитов позволяет оценить динамику темпа роста рыб не только на момент ее поимки, но и на протяжении всего жизненного цикла и показывает, в какие именно периоды жизни рыб происходило снижение или увеличение темпа роста.

В свое время толчком к доминированию взглядов о решающем влиянии на рост лососей их численности и обеспеченности пищей послужило заметное снижение размеров лососей, прежде всего кеты, при развитии их индустриального воспроизводства, наблюдавшееся в 1980–1990-е гг. В публикациях как российских, так и зарубежных специалистов (Ishida et al., 1993; Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996; Kaeriyama, 1998, 2003; Волобуев, Волобуев, 2000; Каев, 2003; Свиридов и др., 2004; Заволокин и др., 2008; и др.) неоднократно отмечалось, что в периоды высокой численности лососей наблюдается уменьшение длины, темпа роста, плодовитости и увеличение возраста полового созревания рыб. Так, Ишида с соавторами (Ishida et al., 1993), проанализировав ряды по динамике популяций кеты из рек азиатского и американского побережий в период с 1953 по 1988 г., пришли к выводу об уменьшении средней массы, радиуса чешуи и средней ширины третьей годовой зоны четырехлеток в период высокой численности лососей. Сходная картина была отмечена для хоккайдской кеты (Kaeriyama, 1998). Отмечено снижение размеров тела и уменьшение длины, при которой рыбы достигают половозрелости, а также увеличение среднего возраста половозрелости в последние десятилетия XX века. При анализе размеров и структуры чешуи анадырской кеты с 1962 по 2000 г. было обнаружено, что размеры рыб и темп их роста в рассмотренный период существенно снизились, что совпало с увеличением суммарной численности тихоокеанских лососей в Северной Пацифике (Свиридов и др., 2004). Велч и Моррис (Welch, Morris, 1994), исследовав рост горбуши, также отмечали, что в период ее высокой численности происходило замедление роста рыб.

Таким образом, полученные значимые корреляции размеров тела и приростов чешуи рыб для различных популяций лососей с их численностью свидетельствовали в пользу выводов об отрицательном влиянии увеличения обилия лососей на темп их роста. Вместе с тем нужно отметить, что большая часть указанных выше работ затрагивала только последние несколько десятилетий XX века. В этот период увеличение численности лососей происходило параллельно с климато-океанологическими изменениями в северной части Тихого океана (Beamish, Bouillon, 1993; Радченко, Рассадников, 1997; Кляшторин, 2000), которые также могли отразиться на условиях обитания лососей через перестройки в планктонных и нектонных сообществах этого региона (Beamish, Bouillon, 1993; Шунтов и др., 1997; Helle, Hoffman, 1998; Кляшторин, 2000).

Однако важно напомнить, что исследования, проводимые в более ранние периоды или на более длинных рядах данных, нередко показывают обратные ситуации. Так, например, в 1920–1940-е гг. японская горбуша имела наиболее крупные размеры в нечетные годы, которые характеризовались высоким обилием этих рыб. В четные годы при низкой численности горбуши ее длина и масса тела были существенно меньше (Кагановский, 1949). Позднее это было подтверждено О.С. Темных (1999, 2004). В период низкой численности приморской горбуши в 1970–1980-е гг. прошлого столетия наблюдалось снижение темпа ее роста на втором году жизни.

Во многих работах при обсуждении динамики роста кеты большое значение придается ее конкурентным отношениям с горбушей. Крайним вариантом представлений на этот счет являются утверждения о “подавлении” кеты горбушей

(Бирман, 1985) и соответствии отношений этих видов правилу конкурентного исключения Гаузе (Волобуев, Волобуев, 2000). Но если бы кета и горбуша действительно представляли пример конкурентного взаимоисключения, то они, после продолжительного исторического развития, в настоящее время, по крайней мере, были бы пространственно разобщены. В реальности же они в морской период в большей степени являются сопутствующими видами. Наглядным примером этого являются совместные и весьма значительные концентрации их сеголеток над глубоководной котловиной Охотского моря с августа до начала зимы. Как уже подчеркивалось в первом сообщении настоящей серии (Шунтов и др., 2010а), глубоководная котловина Охотского моря является наиболее значительным районом нагула посткатадромной молодежи горбуши и кеты азиатских стад, включая и высокочисленные стада японской индустриальной кеты. При этом, несмотря на высокую численность каждого вида, увеличение или уменьшение их количества происходит в основном синхронно. Так же синхронно у них изменяется и средняя масса (табл. 1).

В результате сопоставления разных видов и групп nekтона в Охотском море было установлено, что динамика весовых долей горбуши и кеты в nekтоне оказалась инфазной, т.е. имеющей положительную корреляционную связь. Это позволило заключить, что кета и горбуша — виды не альтернативные, а комплементарные (Волвенко, 2004).

Сеголетки горбуши и кеты осенью имеют все возможности для раннего выхода из Охотского моря в продуктивные прикурильские океанические воды, где в это время мало лососей. Тем не менее они этого не делают до конца сезона, и весь осенний нагул оба вида проводят вместе в глубоководной части Охотского моря, в которой сконцентрированы огромные ресурсы зоопланктона, в том числе предпочитаемых ими гипериид.

Значительные ряды наблюдений по размерам горбуши накоплены и по западной части Берингова моря. Ее средние размеры здесь не связаны с численностью (рис. 1). Более того, в 1990–2000-е гг. количество восточнокамчатской горбуши значительно возросло, но размеры ее не уменьшились, как утверждает в некоторых публикациях (Ishida et al., 2004), а даже увеличились (рис. 2). В 1970–1980-е гг. подходы (вылов плюс заполнение нерестилищ) поколений нечетных лет составили в среднем 43,7 млн экз., а в 1991–2006 гг. — 84,5 млн экз. Средняя масса при этом увеличилась с 1,22 кг до 1,31 кг. Подходы четных поколений в эти периоды различались незначительно: 13,1 и 14,5 млн экз., а средняя масса составила соответственно 1,24 и 1,28 кг. Тенденция увеличения размеров восточнокамчатской горбуши одновременно с увеличением численности обозначилась в 2000-е гг. Исключение составил 2008 г., когда осенью в море вышла молодежь очередного поколения, которая вернулась для размножения в 2009 г. Судьба этого поколения подробнее будет рассмотрена позднее. Здесь же приведем еще некоторые литературные и собственные данные по динамике размеров лососей в различные периоды и в разных условиях.

Мартинсон с соавторами (Martinson et al., 2008), исследовав рост аляскинской нерки в 1925–1998 гг., пришли к выводу, что помимо обилия на темп роста рыб влияет климатический режим. В холодные эпохи наблюдалось отчетливое действие фактора плотности, в то время как в теплые эпохи связь между темпом роста и обилием рыб не проявлялась.

Хелле с соавторами (Helle et al., 2007), проанализировав данные по динамике размеров лососей с 1960 по 2006 г., отметили, что у многих североамериканских популяций кеты, горбуши, нерки и кижуча наблюдается рост размеров тела с середины 1990-х гг. Причем это происходит при современном высоком уровне численности лососей в Северной Пацифике.

К изложенному выше о росте горбуши в Беринговом море добавим аналогичные данные по кете этого моря, собранные в том числе во время экспедиций

Таблица 1  
Table 1

Численность и средние размеры молоди горбуши и кеты в южной части Охотского моря в осенние периоды (Темных, 2004; с дополнениями)  
Abundance and average size of juvenile pink and chum salmon in the southern Okhotsk Sea in fall (Темных, 2004; with additions)

Год съемки	Численность, млн экз		L, см	W, г	Кета	Горбуша	Весь зоо- планктон, г/м <sup>2</sup>	Макро- планктон, г/м <sup>2</sup>	Эвфаузииды, гиперииды, г/м <sup>2</sup>	Макро- планктон, гиперииды, т/1000 сеголеток	Эвфаузииды, гиперииды, т/1000 сеголеток	
	Кета	Горбуша и кета										
<i>Нечетные поколения (четные годы учета)</i>												
1998	742,0	1130,0	26,4	196,0	24,5	168,5	111,0	89,0	28,4	31,7	10,1	
2000	1032,0	1505,0	23,9	146,3	23,6	130,1	119,0	107,0	50,2	29,1	13,6	
2002*	1575,0	2423,0	24,7	161,0	23,9	159,0	125,0	89,0	27,5	18,8	5,6	
2004	1556,0	2295,0	24,9	155,0	24,2	156,0	112,0	84,0	22,2	17,8	4,7	
2006	1834,0	2710,0	25,0	160,0	24,2	155,3	111,0	79,0	36,7	13,0	6,0	
2008	950,0	302,0	25,9	195,0	23,8	146,9	89,9	69,8	19,4	36,8	3,3	
<b>Средние</b>	<b>1281,5</b>	<b>1885,8</b>	<b>25,1</b>	<b>168,9</b>	<b>24,0</b>	<b>152,6</b>	<b>111,3</b>	<b>86,3</b>	<b>30,7</b>	<b>24,5</b>	<b>7,2</b>	
<i>Четные поколения (нечетные годы учета)</i>												
1999	1118,0	1800,0	23,3	132,0	23,3	140,4	270,0	248,0	94,4	70,8	27,0	
2001	1506,0	2167,0	23,7	135,0	22,6	129,5	123,0	110,0	41,4	24,2	9,1	
2003*	1500,0	2751,0	23,9	153,2	23,4	148,1	134,0	122,0	58,9	23,6	11,4	
2005	962,0	1436,0	25,1	168,0	23,0	138,0	108,0	81,0	21,6	26,9	7,2	
2007	1004,0	1488,0	23,9	146,0	22,2	122,3	103,0	83,0	20,3	31,6	7,7	
<b>Средние</b>	<b>1218,0</b>	<b>1928,4</b>	<b>24,0</b>	<b>147,1</b>	<b>22,9</b>	<b>139,0</b>	<b>147,6</b>	<b>128,8</b>	<b>47,3</b>	<b>35,4</b>	<b>12,5</b>	

\* Численность молоди рассчитана по данным съемок ТИПРО-центра и КамчатНИРО.

по программе "BASIS". При анализе приростов чешуи кеты было выявлено, что темп ее "недавнего" роста, оцененный по последним склеритам, значимо не менялся в два смежных года со значительно различающимся обилием рыб (рис. 3). В летне-осенний период 2003 г. при рекордно высоком заходе нагульных неполовозрелых лососей в российские воды Берингова моря темп роста кеты не только не уменьшился, но для трехлетних рыб даже увеличился.

Исследования межгодовых изменений размеров тела и годовых приростов чешуи у анадырской кеты с 1962 по 2007 г. подтвердили существенное снижение темпа роста рыб в 1980–1990-е гг. (рис. 4). Однако отчетливо видно, что в последнее десятилетие, несмотря на высокий уровень обилия тихоокеанских лососей, в целом темп роста кеты существенно возрос по сравнению с 1990-ми гг. Более того, для первого года жизни рыб наблюдается тенденция увеличения роста на протяжении всего рассмотренного периода с 1962 по 2007 г. (рис. 5, а).

Как видно на рис. 5, наиболее сильное снижение темпа роста анадырской кеты происходит на третьем

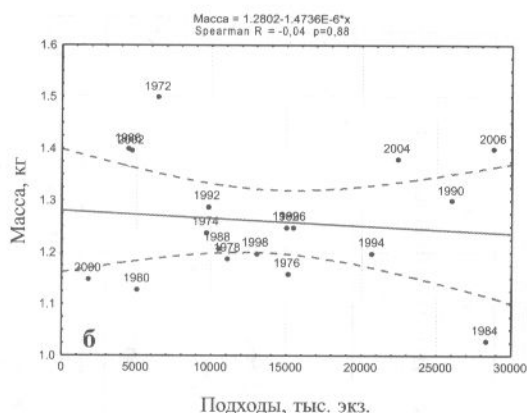
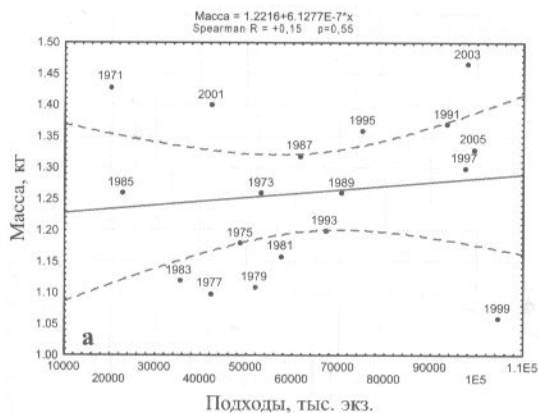


Рис. 1. Масса производителей горбуши и численность ее подходов в нечетные (а) и четные (б) годы в восточнокамчатском районе в период 1971–2006 гг.

Fig. 1. Pink salmon body weight and its abundance in East Kamchatka region in odd (a) and even (б) years (1971–2006)

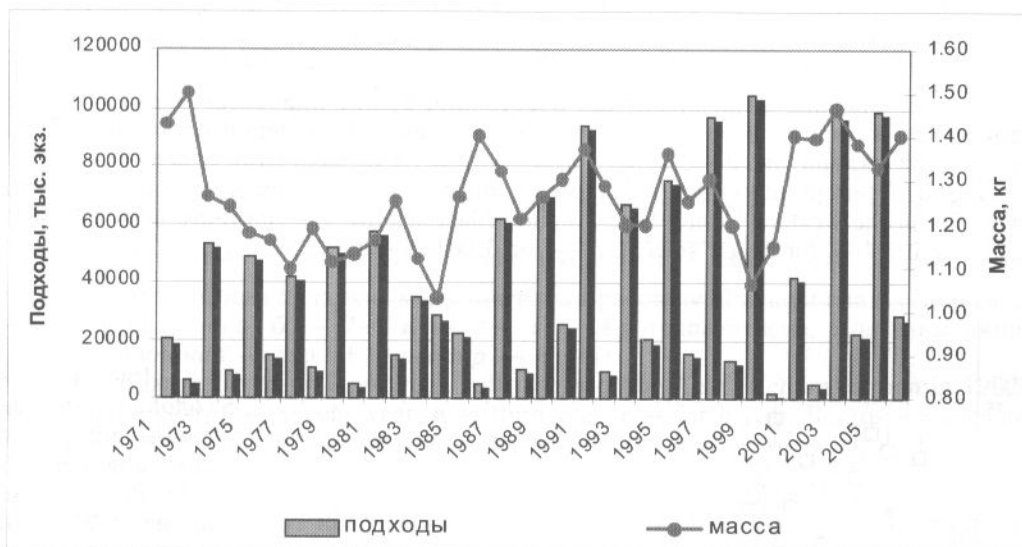


Рис. 2. Динамика общих подходов и средних размеров горбуши в восточнокамчатском регионе в 1971–2006 гг.

Fig. 2. Dynamics of total abundance and average size of pink salmon in East Kamchatka region in 1971–2006

году жизни. Угловые коэффициенты кеты в возрасте 3+ и 4+ имеют наименьшие значения (–0,19). Для второго и четвертого годов жизни также отмечено значимое уменьшение приростов. Нужно отметить, что максимальное снижение темпа роста на всех годах жизни, кроме первого, произошло в середине 1990-х гг. Что касается первого года жизни, то в 1990-е гг., наоборот, отмечено резкое возрастание приростов.

При анализе динамики размеров лососей основное внимание, по понятным причинам, уделяется самым массовым видам — горбуше и кете. Сопоставление размеров этих рыб и динамики данного показателя в различные периоды и при различной численности обнаруживает неоднозначную картину. С одной стороны, в ряде случаев подтверждаются получившие широкое распространение еще в первой половине XX века выводы об обратной зависимости размеров от численности стад. В этом смысле более показательны охотоморские группировки горбуши, особенно южные (сахалинские и южнокурильские). Но даже, казалось

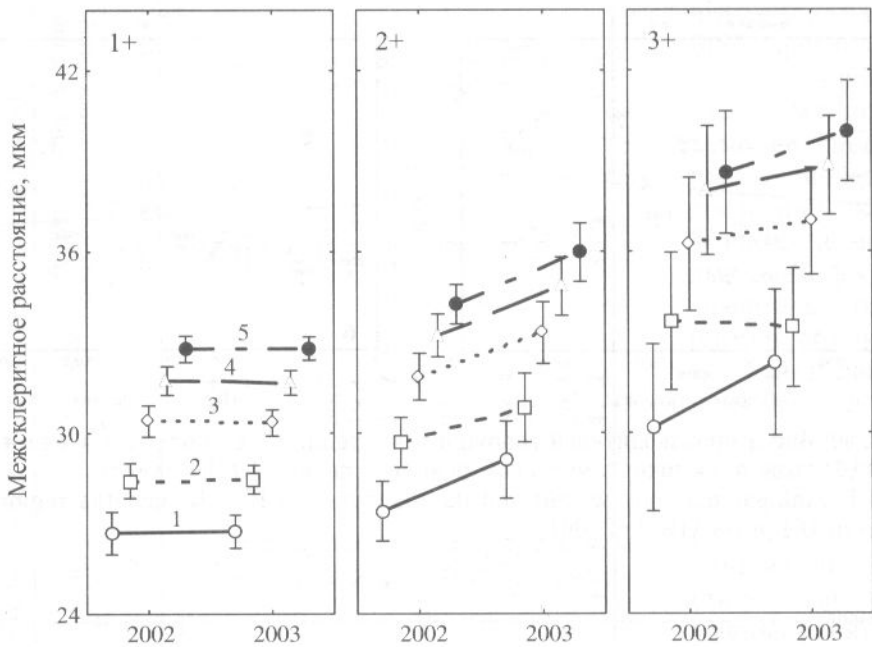


Рис. 3. Средние межсклеритные расстояния в зоне прироста чешуи неполовозрелой кеты различных возрастных групп из западной части Берингова моря: 1 — для 2 последних склеритов, 2 — 3, 3 — 4, 4 — 5, 5 — 6 последних склеритов

Fig. 3. Average intercirculus distance of immature chum salmon scale during the last year of life in the western Bering Sea: 1 — for 2 last scleriti, 2 — for 3 last scleriti, 3 — for 4 last scleriti, 4 — for 5 last scleriti, 5 — for 6 last scleriti

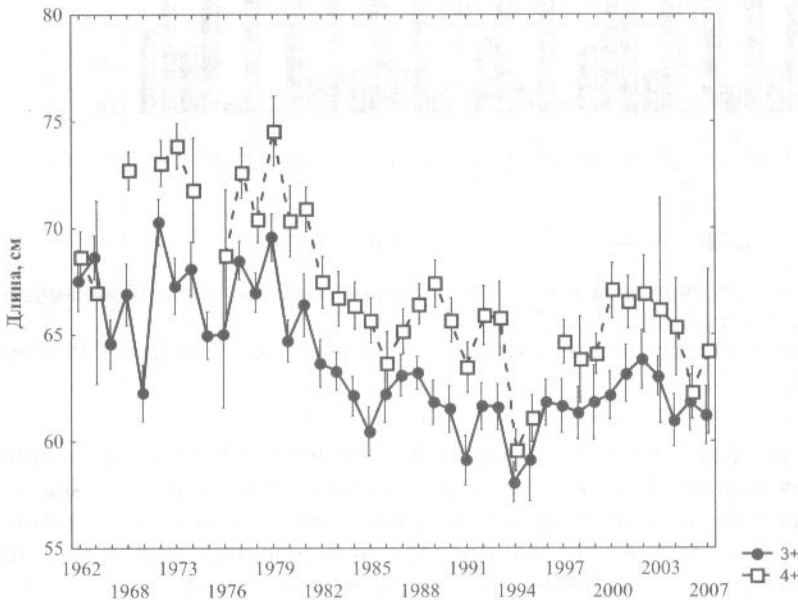


Рис. 4. Межгодовая динамика длины анадырской кеты в возрасте 3+ и 4+. Вертикальные линии — 95 %-ный доверительный интервал

Fig. 4. Changes in mean fork length of the Anadyr chum salmon (ages 3+ and 4+) in 1962–2007. Line — 95 % confidence interval

бы, в беспорных случаях наличия отрицательных корреляционных связей между средними размерами и численностью стад нельзя не заметить, что, во-первых, при сходной численности в конкретные годы размеры горбуши могут значительно различаться, равным образом сходные размеры могут наблюдаться при разной численности. Во-вторых, совершенно иная картина обнаруживается в Беринговом и Японском морях. В Беринговом море, исходя из известных данных о планктоне и обилии в этом море лососей, фактор плотности должен работать более определенно. Все это действительно свидетельствует о том, что размеры



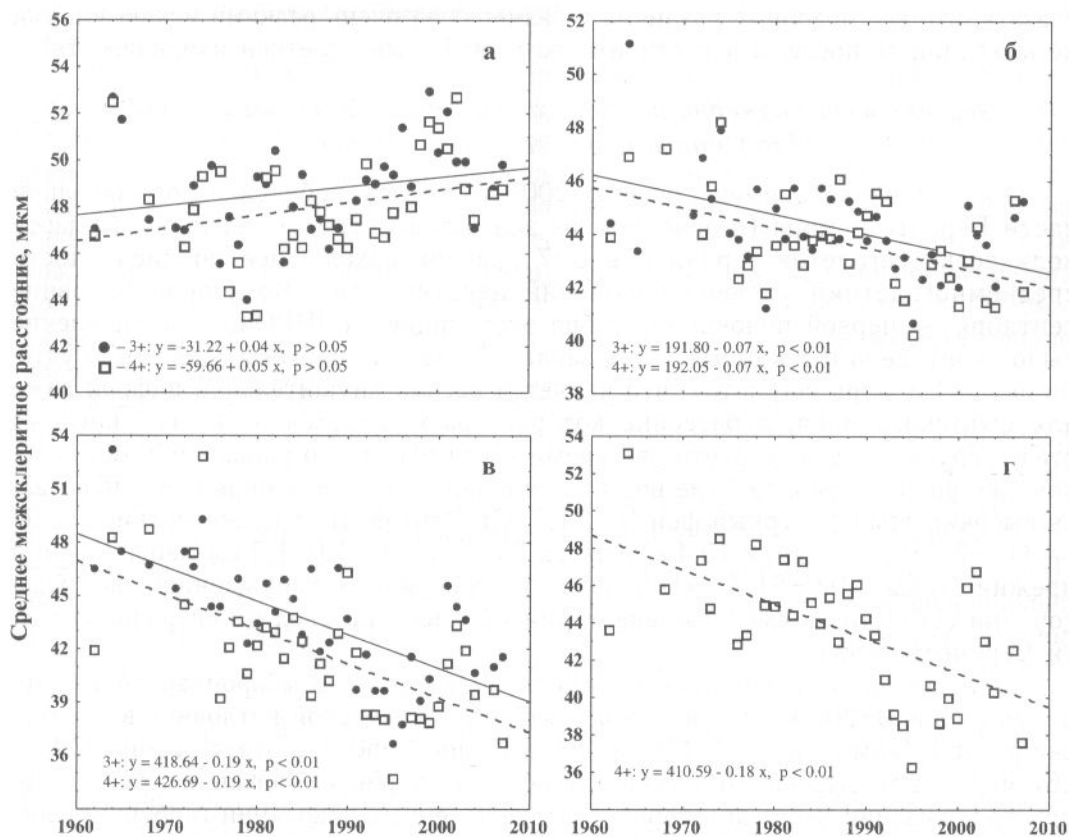


Рис. 5. Межгодовая динамика межсклеритных расстояний чешуи анадырской кеты: а — 1-я годовая зона, б — 2-я, в — 3-я, г — 4-я годовая зона. Показаны линии регрессии: *сплошная* — для 3+, *пунктир* — для 4+

Fig. 5. Changes in mean intercirculus distances of the Anadyr chum salmon in 1962–2007: а — first year, б — second year, в — third year, г — fourth year. Regression lines are shown: *solid line* — for 3+, *dotted line* — for 4+

рыб зависят не только от конкретных условий роста, например от обеспеченности пищей и гидрологических условий. Здесь, несомненно, важен вклад наследственных факторов, что должно иметь большее значение для сложноорганизованных стад, в частности наличия в них сезонных форм и, возможно, экотипов, различающихся размерами. По горбуше в этом смысле явно отличается от других районов сахалино-курильский регион. Сезонные расы и экотипы получают преимущество развития в разные годы (наглядный пример — южные Курильские острова). Поэтому соотношение в стадах тех или иных форм также должно накладывать отпечаток на средние размеры и их динамику, особенно при сборе данных в местах морского нагула. Все подобные вопросы требуют специального внимания при дальнейших исследованиях.

Краткий обзор представлений и конкретных данных о динамике размерно-возрастных показателей лососей в морской период их жизни свидетельствует о сложных (многофакторных) зависимостях, и по крайней мере можно утверждать, что в основном не подтверждаются элементарные корреляции при сравнении численности и размеров рыб, размеров рыб и биомасс зоопланктона, в том числе макропланктона.

Эта тема фигурирует в литературе уже несколько десятков лет, в течение которых численность лососей по понятным причинам заметно изменялась. Это всегда было хорошо заметно при сравнении четных и нечетных лет, а кроме того, с середины 1970-х гг. наблюдался поступательный рост обилия этих рыб. Можно

сказать, что все подобные различия в размерах за очень редкими исключениями не выходили за пределы известной межгодовой и многолетней изменчивости.

*Особенности размерно-ростовых показателей горбуши в 2009 г.  
(год максимального обилия лососей)*

Как отмечалось выше, осенью 2008 г. из рек побережья юго-западной части Берингова моря (в основном из зал. Карагинского) скатилось большое количество сеголеток горбуши, в 5–7 раз превосходившее по численности среднемноголетний уровень поколений нечетных лет. Во второй половине сентября — первой половине октября экспедицией ТИНРО-центра скопление было оконтурено в открытых водах западной части Берингова моря. Было учтено около 1,3 млрд сеголеток, что является весьма внушительной цифрой даже для Охотского моря, в бассейне которого размножается несколько крупных стад горбуши. Часть сеголеток во время учета несколько раньше обычных сроков уже ушла в приалеутские воды, хотя в западной части моря еще наблюдался высокий температурный фон (до 11,5 °С). Этот факт, а также мелкие размеры (13–26 см, в среднем 19,4 см, масса 75 г), что на 1,0–1,5 см меньше, чем в прежние годы (20,0–21,7 см), однозначно говорили о вынужденном рассредоточении сеголеток в смежные акватории приалеутских вод и центральной части Берингова моря.

В то же время в Командорской котловине биомасса макропланктона в это время в слое 0–200 м составляла 638 мг/м<sup>3</sup>, в Алеутской котловине в олюторско-наваринском районе — 426 мг/м<sup>3</sup>, а в слое 0–50 м соответственно 1175 и 667 мг/м<sup>3</sup>. Это высокие биомассы для осеннего периода. Раньше считалось, что при прохождении через акваторию высокочисленных поколений горбуши происходит значительное выедание запаса планктона, что якобы должно сказываться на условиях нагула других поколений лососей (Бирман, 1985). Осенью 2008 г. основу биомасс макропланктона слагали сагитты, но довольно высокими оставались и биомассы предпочитаемых лососями эвфаузиид (0–50 м — 81–88 мг/м<sup>3</sup>; 0–200 м — 31–67 мг/м<sup>3</sup>) и амфипод (0–50 м — 21–33 мг/м<sup>3</sup>; 0–200 м — 7–17 мг/м<sup>3</sup>). Горбуша, как и в прежние годы, имела возможность питаться избирательно. В Алеутской котловине основу рациона составляли амфиподы и эвфаузииды, а сагитты были на третьем месте. В Командорской котловине, где концентрировалась основная масса сеголеток горбуши, амфиподы также были в рационе на первом месте, затем шли сагитты и птероподы. В этих, хотя и не очень значительных, отличиях логично видеть влияние высокой численности. В пользу такого вывода свидетельствуют и величины ИНЖ горбуши: в Алеутской котловине — 356 (10–20 см) и 140 ‰ (20–30 см), в Командорской котловине — 158 (10–20 см) и 101 ‰ (20–30 см). Заметим, однако, что показатели ИНЖ и в Командорской котловине не являются очень низкими. Они были лишь немногим меньше среднемноголетних показателей (Шунтов, Темных, 2008).

Характерным в контексте обсуждаемой ситуации было распределение во время учета горбуши сеголеток кеты. Последние встречались по всей Командорской котловине (в Алеутской котловине их было мало), при этом большая часть их еще концентрировалась в западной половине котловины. Следовательно, сеголетки кеты осваивали открытые воды в стандартные сроки, т.е. они двигались за горбушей. Их средняя длина составила 18,7 см, что укладывается в диапазон этого показателя в прежние годы — 18,3–19,8 см (Шунтов, Темных, 2008). Хотя их интенсивность питания в Командорской котловине была ниже, чем в Алеутской: 111 (10–20 см) — 114 ‰ (20–30 см) и 248 (10–20 см) — 160 ‰ (20–30 см).

Выявленные осенью 2008 г. признаки некоторой перенаселенности эпипелагиали сеголетками горбуши в юго-западной части Берингова моря создавали определенный интерес относительно успешности предстоящей зимовки, тем более

что по поводу состояния кормовых условий в океане зимой до сих пор высказывается много негативных суждений.

В приалеутских водах, т.е. в районах предполагаемого зимнего обитания горбуши этого стада, специальная экспедиция ТИНРО-центра выполнила съемку 10.02–09.03.2009 г. Горбуша встречалась на обширных акваториях центральной части Северной Пацифики, однако в количествах, не сопоставимых с осенней численностью (немного больше десятой части). Это было связано, по-видимому, в основном с невыходом ее значительной части из приалеутских вод. Мощный выход горбуши в западную часть Берингова моря из американской экономической зоны в июне 2009 г. подтвердил такое объяснение. Несмотря на то что рыбаки не справились с рунным подходом, все же был получен рекордный вылов — 139 тыс. т.

К марту средние размеры рассматриваемой совокупности стад горбуши в приалеутских водах с 19,40 см и 75 г увеличились до 29,04 см и 243 г. Биомассы макропланктона здесь в это время находились на среднем уровне — 267 мг/м<sup>3</sup> в слое 0–50 м и 292 мг/м<sup>3</sup> в слое 0–200 м — и состояли в основном из копепод, кишечнополостных и щетинкочелюстных. Однако горбуша в этой ситуации выборочно питалась эвфаузидами. Заметную роль в рационе играли также рыбы и амфиподы. У кеты важное значение, кроме того, также имели кишечнополостные, а у нерки — рыбы и кальмары. Довольно высокой для зимнего периода была и средняя интенсивность питания горбуши — 82 ‰ (Шунтов и др., наст. том).

Как приспособление к некоторому обеднению верхней эпипелагиали планктоном зимой следует рассматривать и рассредоточение в этот сезон лососей в более приглубые горизонты. В приалеутских водах зимой 2009 г. облавливалось только два горизонта — 0–30 м и 30–60 м. На втором горизонте уловы были даже несколько выше. Несомненно, горбуша встречалась и глубже. В пользу этого утверждения говорят результаты тралений по горизонтам в смежном районе — в западной части Субарктического фронта, где тралениями по горизонтам было выявлено ее сравнительно равномерное распределение в верхних 100 м (Шунтов и др., наст. том).

В середине июня 2009 г. средние размеры горбуши карагинско-олюторских стад, которая достигла российских вод, с 29,04 см и 243 г увеличились до 44,50 см и 1070 г. Если этот прирост отнести на период с марта по июнь включительно, то получим 6,8 г/сут. Но для марта характерен еще слабый “зимний” рост. Если же рассматривать только период апрель-июнь, то суточный прирост составит 9,1 г, т.е. примерно столько же, сколько в СЗТО (рис. 6).

Несмотря на значительное увеличение темпа роста весной и в начале лета, к азиатским берегам берингоморская горбуша в 2009 г. подошла в среднем мелкой — немногим больше 1 кг. Как и на предыдущих этапах, т.е. осенью и зимой, в этом можно видеть работу фактора плотности. Имея в виду изложенное, тем не менее заметим, что и эта небольшая масса горбуши при рекордной численности (в несколько раз превышающей среднемноголетний уровень по нечетным годам) не очень сильно отличалась от массы рыб некоторых из прежних лет (табл. 2).

Таким образом, при отслеживании судьбы чрезвычайно урожайного поколения западноберингоморской горбуши на всех основных этапах морского и океанического нагула отмечено некоторое снижение ее размерных показателей, что не противоречит имеющимся представлениям о влиянии фактора плотности. Однако видеть в этом факте какие-либо негативные последствия для формирования численности не представляется возможным. Главное состоит в том, что возврат через 8–9 мес (с октября по июнь) составил 34–35 % — показатель, несколько превышающий уровень последних лет. Следовательно,

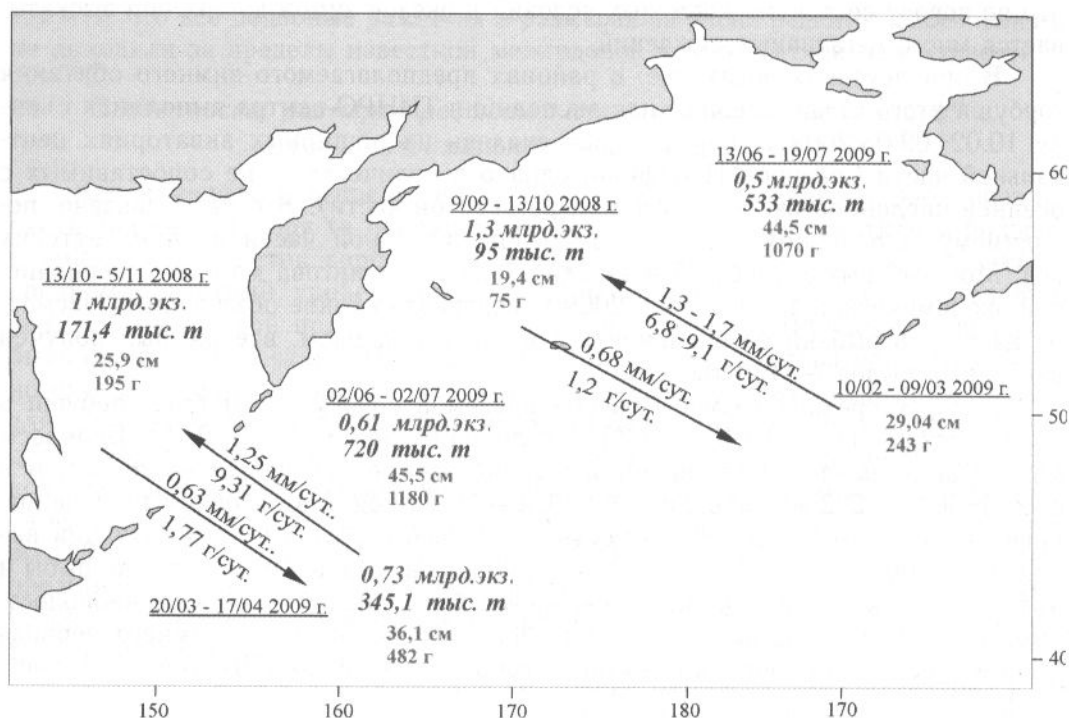


Рис. 6. Результаты оценок численности, биомасс, размерных и ростовых показателей горбуши охотоморских и западноберингоморских стад поколений 2007 г. экспедициями ТИНРО-центра осенью 2008 г., зимой и летом 2009 г.

Fig. 6. Estimates of abundance, biomass, size, and growth rate of pink salmon for the stocks of Okhotsk and Bering Seas in fall 2008, winter 2009, and summer 2009

Таблица 2

Средняя масса горбуши в июне — начале июля в нечетные годы в западной части Берингова моря и прикомандорских океанических водах, кг

Table 2

Average weight of pink salmon in the western Bering Sea and the North Pacific area at Commander Islands in June — early July of odd years, kg

Год	Берингово море	Тихоокеанские воды Командорских островов
1991	1,11	1,20
1993	1,12	1,15
1995	1,18	1,20
2005	1,22	1,20
2007	1,39	1,24
2009	1,07	1,06

даже при исключительно высокой численности плотностной фактор не отразился на формировании обилия производителей. Существенно и то, что и путина, и рунный ход горбуши в Карагинском районе начались даже немного раньше стандартных сроков.

Об условиях же донагула горбуши в июне-июле в собственно российских водах Берингова моря свидетельствуют следующие данные. Биомасса макропланктона в Алеутской и Командорской котловинах имела высокие значения — около 500–700 мг/м<sup>3</sup> (0–200 м). Интенсивность питания находилась на характерном для этого времени среднем уровне — 53–83 ‰.

О хорошей выживаемости лососей в Северной Пацифике в период с конца осени 2008 г. до начала лета 2009 г. свидетельствуют и результаты отслеживания экспедициями ТИНРО-центра судьбы поколений охотоморских стад (рис. 6). От 1 млрд. сеголеток горбуши, учтенных осенью 2008 г. в Охотском море (возмож-

но, эта численность при учете была несколько заниженной), в конце марта — первой половине апреля 2009 г. в прикурильских водах за пределами 200-мильной экономической зоны России было учтено 0,73 млрд особей, а в июне 2009 г. уже перед Курильскими проливами — 0,60 млрд особей. Таким образом, в Охотское море летом 2009 г. зашло беспрецедентно обильное поколение горбуши (обеспечивавшее рекордный вылов — 281 тыс. т) со значительным преобладанием осенней формы, характерной для Сахалинской области. Столь высокого выживания не отмечалось за весь период морских российских исследований лососей. И это происходило в районах западной части Субарктического фронта, где по сложившимся представлениям (Бирман, 1985) мало пригодных для зимнего обитания лососей акваторий. Довольно высокий уровень численности после зимовок в этих районах горбуша имела и в 2004–2008 гг., особенно в 2007 г. (поколение, потомки которого в 2009 г. превысили численность родителей во время подхода к берегам). В табл. 3 приведены средние размеры, биомасса и численность горбуши в эти годы. Видно, что в рекордном по численности 2009 г. ее размеры уступали более малочисленному поколению только раз (2004 г.). Средние концентрации макропланктона по биостатистическим районам при летнем нагуле в прикурильских водах находились на высоком уровне — 1494–2064 мг/м<sup>3</sup> в слое 0–50 м и 670–1368 мг/м<sup>3</sup> в слое 0–200 м. Почти повсеместно преобладали копеподы, затем шли щетинкочелюстные. Но заметной также была доля эвфаузиид (22,5–169,0 мг/м<sup>3</sup>) и кишечноротовых (25,6–122,0 мг/м<sup>3</sup>). Основу рациона горбуши составляли копеподы, эвфаузииды, птероподы и амфиподы, т.е. по крайней мере в отношении этих компонентов горбуша имела возможность питаться избирательно. Средние суточные рационы по биостатистическим районам, через которые проходили основные потоки мигрирующей рыбы, находились в пределах 3,6–5,9 %, а интенсивность питания — 59–117 ‰.

Таблица 3

Средняя масса, биомасса и численность горбуши в июне — начале июля 2004–2009 гг. в прикурильских водах, кг

Table 3

Average weight of pink salmon, its biomass and abundance in the ocean waters off Kuril Islands in June — early July 2004–2009, kg

Сроки учетов	Биомасса, тыс. т	Численность, млн экз.	Средняя масса, кг
09.06–17.07.2004 г.	385	295	1,30
15.06–17.07.2006 г.	343	327	1,16
07.06–01.07.2007 г.	491	452	1,09
09.06–08.07.2008 г.	314	264	1,19
02.06–02.07.2009 г.	720	608	1,18

*Масштабы и объемы потребления кормовых организмов тихоокеанскими лососьями и nekтоном в целом*

Наиболее весомым аргументом при оценке места и роли тихоокеанских лососей в пелагических сообществах являются количественные данные об объемах потребления ими кормовых организмов и степени выедания кормовой базы при обязательном сопоставлении этих показателей для всего окружающего nekтона. Эта задача может решаться в нескольких вариантах. Для самой общей ориентировки полезную информацию дают расчеты потребления пищи в пелагиали (как эпи-, так и мезопелагиали) всего бассейна, например, любого из дальневосточных морей или Западного субарктического круговорота (СЗТО). Однако в пределах таких обширных бассейнов различные участки, биотопы и зоны сильно различаются плотностью концентраций и биомассами гидробионтов в целом, а также масштабами функционирования сообществ и биоценозов. В каждом из дальневосточных бассейнов имеются районы (на шельфе и в зоне свала глубин), где

суммарная учтенная во время съемок биомасса зоопланктона равна всего нескольким и даже 1–2 двухмесячным рационам обитающего здесь нектона. Это районы значительных скоплений минтая, сельди и мойвы. Нередкую устойчивость таких скоплений невозможно объяснить без учета привноса и накопления планктона со смежных акваторий. В большинстве же обширных открытых районов объем планктонных ресурсов обычно равен нескольким десяткам и даже сотням двухмесячных рационов нектона (Шунтов и др., 1993; Шунтов, 2001). Но именно такие обширные открытые районы и используются в первую очередь тихоокеанскими лососями для основного нагула.

В каждом бассейне или районе моря комплексы биоты верхней эпипелагиали, всей эпипелагиали и мезопелагиали в функциональном смысле объединяются ступенчатыми суточными и сезонными вертикальными миграциями и планктона, и нектона (особенно массовых интерзональных видов). Расчеты же рационов, объемов и степени выедания кормовой базы и анализ трофических отношений могут выполняться как для всей пелагиали, так и для различных ее слоев. Оба варианта расчетов должны дополнять друг друга. Особый смысл такой подход имеет для тихоокеанских лососей, тяготеющих к верхней половине эпипелагиали.

При любом подходе адекватные тотальные оценки, учитывая обширность (в горизонтальной плоскости) и большую вертикальную объемность пелагиали, требуют значительных усилий и огромного количества исходных данных. Это тем более очевидно, что информация такого рода должна отражать межгодовую и многолетнюю динамику.

Благодаря многолетним экосистемным исследованиям биологических ресурсов дальневосточной экономической зоны России в ТИНРО-центре накоплены солидные ряды наблюдений по данной проблеме, хотя уже наработанные подходы требуют углубления и совершенствования.

Первая глобальная оценка масштабов потребления кормовой базы нектоном дальневосточной экономической зоны была сделана по материалам 1980-х гг. — периода максимального обилия нектона (за счет исключительного обилия минтая и сардины иваси) по крайней мере за последние 70 лет (Шунтов и др., 1990, 1993, 1997; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). Летние запасы зоопланктона в тот период только в эпипелагиали оценивались немногим менее 1 млрд т. Годовое потребление пищи всем нектоном ориентировочно было оценено около 50 % общей биомассы планктона. С использованием обобщенных Р/В-коэффициентов продукция всего зоопланктона оценивалась до 10 млрд т. Получалось, что даже при очень высокой численности нектона он потреблял только примерно до десятой части продукции зоопланктона. Следовательно, основное потребление продукции происходило внутри планктонного сообщества. Это естественно, если иметь в виду, что самые массовые планктонные хищники — щетинкочелюстные (их биомасса на порядок превышает биомассу самых массовых видов нектона), — почти всегда входят в число доминирующих групп в планктоне (вообще же группа хищного планктона включает также гребневиков, кишечнополостных, аппендикулярий, сальп, гиперид и некоторых копепод — довольно заметных компонентов пелагических сообществ).

В настоящее время общие ресурсы нектона, несмотря на их рост в последние годы, все еще не достигли уровня 1980-х гг. Запасы же зоопланктона изменялись меньше (Шунтов и др., 2010а, б). Следовательно, только по этому соотношению нет оснований ожидать усиления конкуренции за пищу в пределах нектонных сообществ, если иметь в виду всю акваторию российских вод. Но этот генерализованный вывод вряд ли можно автоматически переносить на все районы и конкретные нагульные акватории и вертикальные слои моря. Данные обстоятельства учитывались в ТИНРО-центре при организации исследований в различных бассейнах, в том числе при изучении места и роли в пелагических сообществах тихоокеанских лососей. Эта группа рыб в данном контексте экологичес-

ки заметно отличается от косячных пелагических рыб рассеянным обитанием в наименее заселенных nekтоном открытых водах и тяготением к верхней эпипелагиали. Накопленные материалы уже позволяют делать обоснованные заключения, и при анализе данной проблемы особое внимание будет уделено многолетней динамике (1980-е, 1990-е, 2000-е гг.) показателей, характеризующих масштабы потребления nekтоном кормовой базы.

Ниже приводятся некоторые варианты расчетов потребления пищи лососями и nekтоном в целом, которые уже частично публиковались авторами настоящей работы в различных изданиях (Шунтов и др., 1993, 2007; Темных и др., 2004; Найденко, 2007; и др.). Эти оценки в большинстве случаев касаются выедания пищи в верхней эпипелагиали (0–50 м), где концентрируется большая часть лососей.

**Западная часть Берингова моря.** В западной части Берингова моря максимальный пресс nekтона на кормовые ресурсы отмечался в период очень высокой численности минтая. Так, временами в 1980-е, 1990-е и начале 2000-х гг. потребление им кормовых ресурсов в верхней эпипелагиали за осень достигало 5,5–6,7 млн т (рис. 7) (Темных и др., 2004; Найденко, 2007; Naydenko, 2009). Аналогичные оценки были получены и другими исследователями (Шунтов и др., 1993, 2007).

Но пространственная структура скоплений минтая в Беринговом море в нагульный период очень динамична и тесно связана с его общей численностью и биомассой, а также изменчивостью фоновых условий. Начиная с 2004 г. количество сеголеток минтая в северо-западной части моря значительно уменьшилось (именно сеголетки тяготеют к верхней эпипелагиали), в том числе в связи с сокращением их выноса из американских вод. В результате этого потребление пищи этим видом за осенний сезон сократилось до 0,02–0,15 млн т (рис. 7). Соответственно и объемы общего потребления кормовых ресурсов массовыми видами nekтона (рыбами и головоногими моллюсками) уменьшились в 2004–2008 гг. до 1,44–3,31 млн т (Найденко, 2007).

Вообще же в разные годы выедание пищи nekтоном и вклад в объемы ее потребления в Беринговом море существенно зависят не только от обилия минтая. Это, впрочем, видно и на рис. 7. Например, в осенние периоды 1980-х гг. потребление лососей оценивалось в 234–302 тыс. т, а в 2000-е гг. — в несколько раз выше: 567–1344 тыс. т. В отдельные годы в связи с увеличением численности значительно может возрастать потребление пищи мойвой, сельдью, мезопелагическими рыбами и кальмарами. Изредка в теплые (в поверхностных слоях) сезоны локально заметными в трофических сетях могут оказаться даже субтропические рыбы — сайра и японский лещ (табл. 4).

Хотя минтай в эпипелагическом ихтиоценозе Берингова моря весь рассматриваемый период (с начала 1980-х гг.) был и остается доминирующим видом, его доля в потреблении планктона формируется главным образом за счет особей, концентрирующихся в водах шельфа и материкового склона. Из данных табл. 4 видно, что и в год его повышенной численности (2003 г.) доля потребления планктона лососями в открытых районах (8 и 12) Алеутской и Командорской котловин в несколько раз выше, чем в целом по западной части моря (около 40 %). Но в контексте настоящей статьи принципиальное значение имеют соотношения, показанные на рис. 8. При различном уровне биомасс лососей и nekтона в целом выедаемые ими объемы зоопланктона в верхней эпипелагиали совершенно незначительны по сравнению с планктонными ресурсами. Эта пропорция станет еще больше контрастной, если учесть продукцию планктона и nekтонный компонент кормовой базы.

Во время пика волны численности минтая (1980-е гг.) и в последующие годы, когда биомасса минтая значительно снизилась, были выполнены расчеты потребления пищи nekтоном для всей толщи эпипелагиали западной части моря.

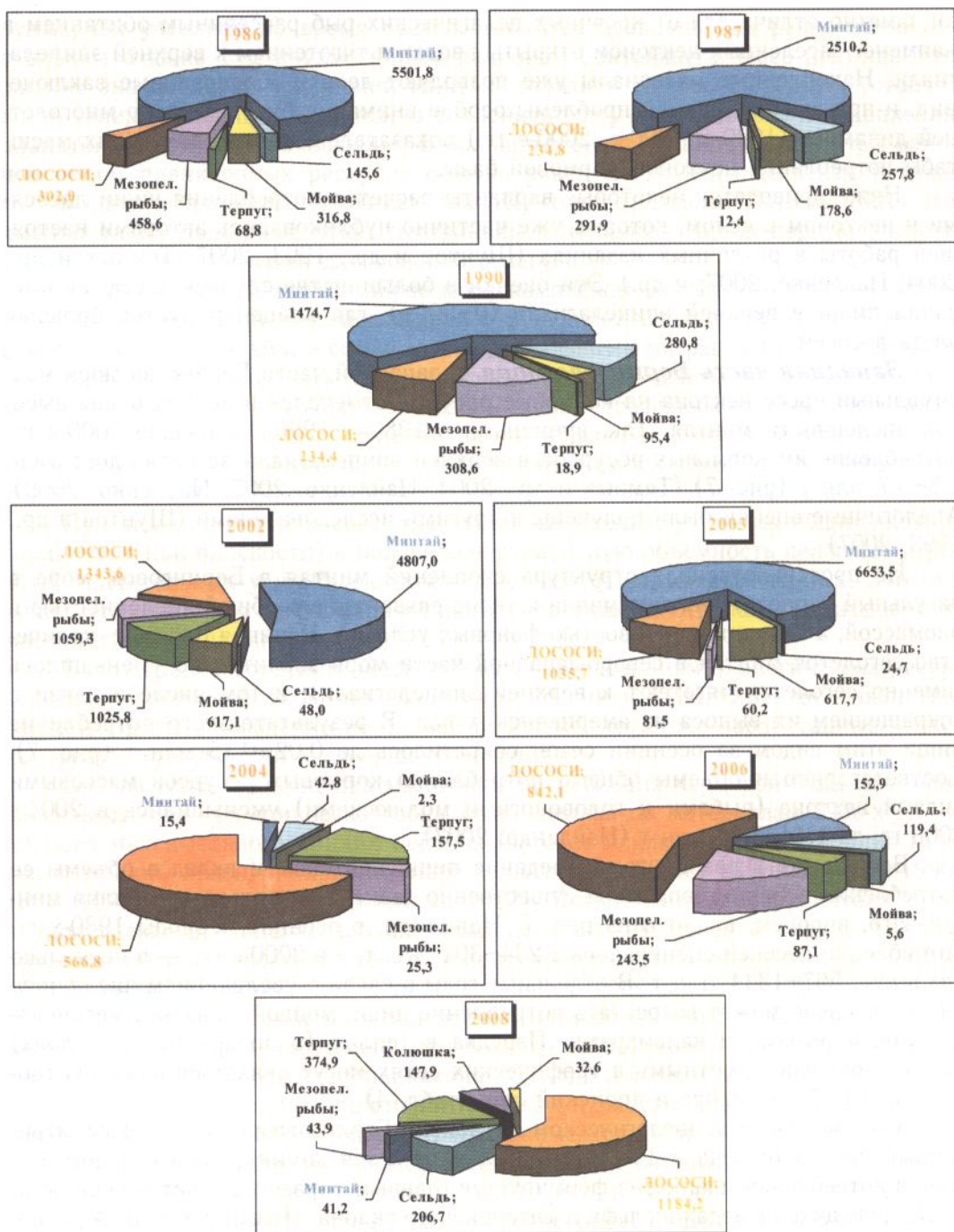


Рис. 7. Потребление (тыс. т) кормовых ресурсов наиболее массовыми видами рыб в верхнем слое эпипелагиали западной части Берингова моря в осенние периоды 1986–2008 гг. (Найденко, 2007; с дополнениями за 2008 г.)

Fig. 7. Food consumption ( $10^3$  t) by the most abundant fish species in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea in the falls of 1986–2008 (Найденко, 2007; with addition of 2008)

В частности, в осенние периоды 1986, 1990 и 2002 гг. потребление рыбами зоопланктона в слое 0–200 м составило соответственно 10,5 млн т, 2,4 и 10,2 млн т. На долю лососей в эти годы пришлось 2 %, 9 и 8 % (Темных и др., 2004). Для 1980-х и начала 1990-х гг. были выполнены также расчеты потребления зооплан-



Таблица 4

Потребление пищи nekтоном в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря в осенние периоды 2003 и 2006 гг., тыс. т (Найденко, 2007)

Table 4

Food consumption by nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea in the fall of 2003 and 2006,  $10^3$  t (Найденко, 2007)

Вид и группа	2003			2006		
	Всего	В том числе в районах		Всего	В том числе в районах	
		8	12		8	12
Кета	688,4	360,6	316,7	488,9	242,1	151,9
Нерка	220,9	51,9	162,8	155,5	81,5	70,1
Горбуша	54,0	2,1	33,6	156,4	3,2	152,3
Чавыча	62,8	37,8	12,3	35,9	16,6	12,4
Кижуч	9,6	2,9	6,4	5,4	0,2	4,7
Минтай	6653,4	0	0	152,9	47,1	63,8
Мойва	617,4	0,4	125,5	5,6	0	0
Сельдь	24,7	0	0	119,4	0	0
Северный терпуг	60,2	21,5	37,9	87,1	33,2	53,2
Мезопелагические рыбы	81,5	9,5	72,0	243,5	177,3	55,0
Японский лещ	0	0	0	11,1	0	11,1
Сайра	0	0	0	246,2	24,9	221,3
Прочие рыбы	18,9	1,5	8,7	64,5	0,3	63,4
Кальмары	1193,3	609,9	568,3	438,3	225,3	190,1
Всего nekтон	9685,1	1098,1	1344,2	2210,7	851,7	1049,3
В том числе рыбы	8491,8	488,2	775,9	1772,4	626,4	859,2
В том числе лососи	1035,7	455,3	531,8	842,1	343,6	391,4

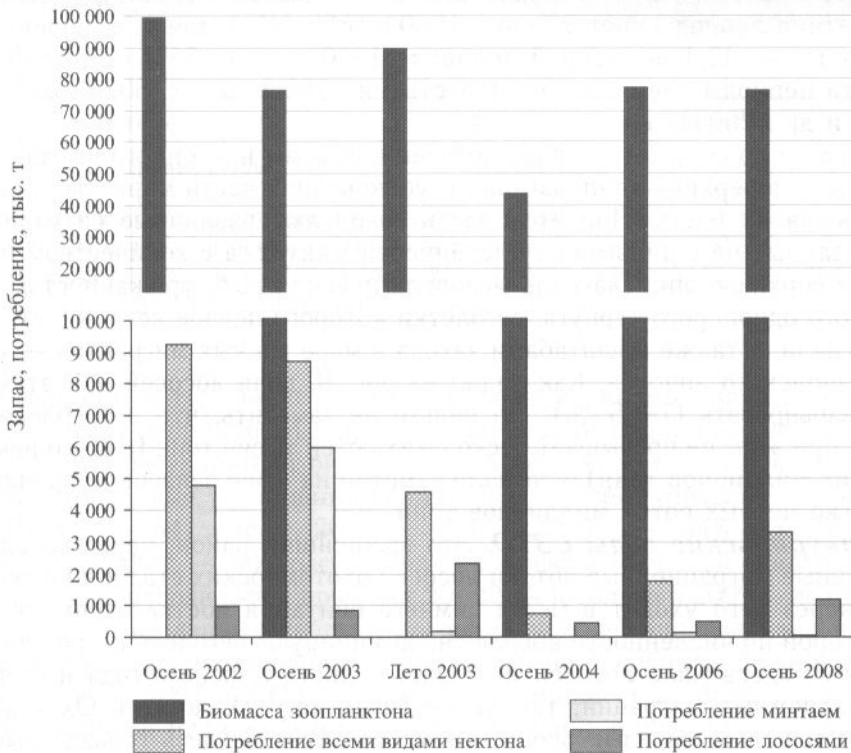


Рис. 8. Соотношение запаса макропланктона в слое 0–200 м и его потребления различными группами nekтона (в том числе кальмарами) в верхней эпипелагиали западной части Берингова моря (Naydenko, 2009; с дополнениями за 2008 г.)

Fig. 8. Ratio of macroplankton biomass in the 0–200 layer and consumption of macroplankton by nekton in the upper epipelagic layer of the western Bering Sea (Naydenko, 2009; with addition of 2008)

ктон в течение года для эпипелагиали (0–200 м) и слоя 0–500 м на всей акватории моря (Шунтов и др., 1993). Годовое потребление зоопланктона в эпипелагиали в 1980-е гг. оценивалось в 189–252 млн т. На долю минтая приходилось 75–97 %. В слое 0–500 м доля минтая в общем потреблении в связи с высокой биомассой мелких мезопелагических рыб уменьшалась до 40–50 %. Если учесть, что биомасса минтая, живущего в Беринговом море весь год, в те годы составляла 20–25 млн т, а лососей — на порядок меньше (при этом лососи в большом количестве бывают здесь только полгода), то в трофической структуре пелагиали моря в целом они, по существу, были мало заметны. В указанный выше диапазон доли лососей в общем выедании — 2–9 %, — судя по всему, войдет большинство возможных ситуаций.

**Охотское море.** Как и в Беринговом, в Охотском море лососи многочисленны в течение 6 мес: летом в основном анадромные особи горбуши, кеты и нерки, а осенью — сеголетки горбуши и кеты. В объемах годового выедания пищи nekтоном во всем слое эпипелагиали моря в целом их доля никогда не превышала 1 % (Шунтов и др., 1993; Темных и др., 2004). Как и в Беринговом море, основным потребителем планктона в Охотском море был и остается минтай, биомасса которого в периоды подъема в последние 30 лет достигала 15 млн т (возможно, и больше), а при снижении не опускалась ниже 5–7 млн т. Годовой рацион минтая оценивался здесь в 1980-е гг. в 126–189 млн т, что составляло 65–82 % годового потребления пищи всем nekтоном. На миллионы тонн в этом море идет также “счет биомассы” поднимающейся в верхние слои мезопелагической серебрянки, а временами и сельди. На этом фоне потребление пищи несколькими первыми сотнями тысяч тонн лососей мало заметно. Так, потребление зоопланктона всеми рыбами в эпипелагиали всего моря в летние периоды составляло в 1980-е гг. — 49,4 млн т, в первой половине 1990-х гг. — 43,4, во второй половине 1990-х гг. — 38,3 млн т. Лососевая доля в эти периоды равнялась соответственно 352,2 тыс. т, 502,9, 572,2 тыс. т (Темных и др., 2004).

Но, как и должно быть, вклад лососей в объемы nekтоного выедания пищи гораздо выше в верхней эпипелагиали глубоководной части моря, где и нагуливается большая их часть. При этом здесь возникают различные ситуации, чаще всего связанные не с динамикой численности минтая, а с количеством поднимающихся в верхнюю эпипелагиаль мезопелагических рыб, урожайностью поколений южного одноперого терпуга, сеголетки которого первое лето живут в открытой пелагиали, а также масштабами захода в море южных мигрантов — сардины иваси и японского анчоуса. Как видно на рис. 9, доля лососей при этом может широко варьировать (7–95 %). Но нельзя не заметить, что потребление пищи лососями при этом не превышает нескольких сотен тысяч тонн (а всего nekтона — нескольких миллионов тонн), что мало заметно на фоне запасов макропланктона в несколько первых сотен миллионов тонн.

**Прикурильские воды СЗТО.** Это важнейший район, через который проходят мощные миграционные потоки лососей охотоморских стад и японской кеты. Осенью через него уходит в места зимнего обитания посткатадромная молодежь, среди которой по численности абсолютно доминируют сеголетки горбуши и кеты. В это время здесь мало лососей в возрасте одного морского года и старше. Во время анадромных миграций, т.е. летом (июнь–август), когда в Охотское море направляются половозрелые особи, биомасса лососей здесь гораздо выше, чем осенью. Важно и то, что в это время все виды активно нагуливаются. Можно также добавить, что летом за счет южных мигрантов общая биомасса nekтона в прикурильских водах бывает максимальной. Следовательно, в первую очередь именно в этот период года определение объемов потребления пищи и nekтоном в целом, и его группами может дать наиболее ценную информацию об условиях нагула (в том числе обеспеченности пищей и конкуренции за нее).

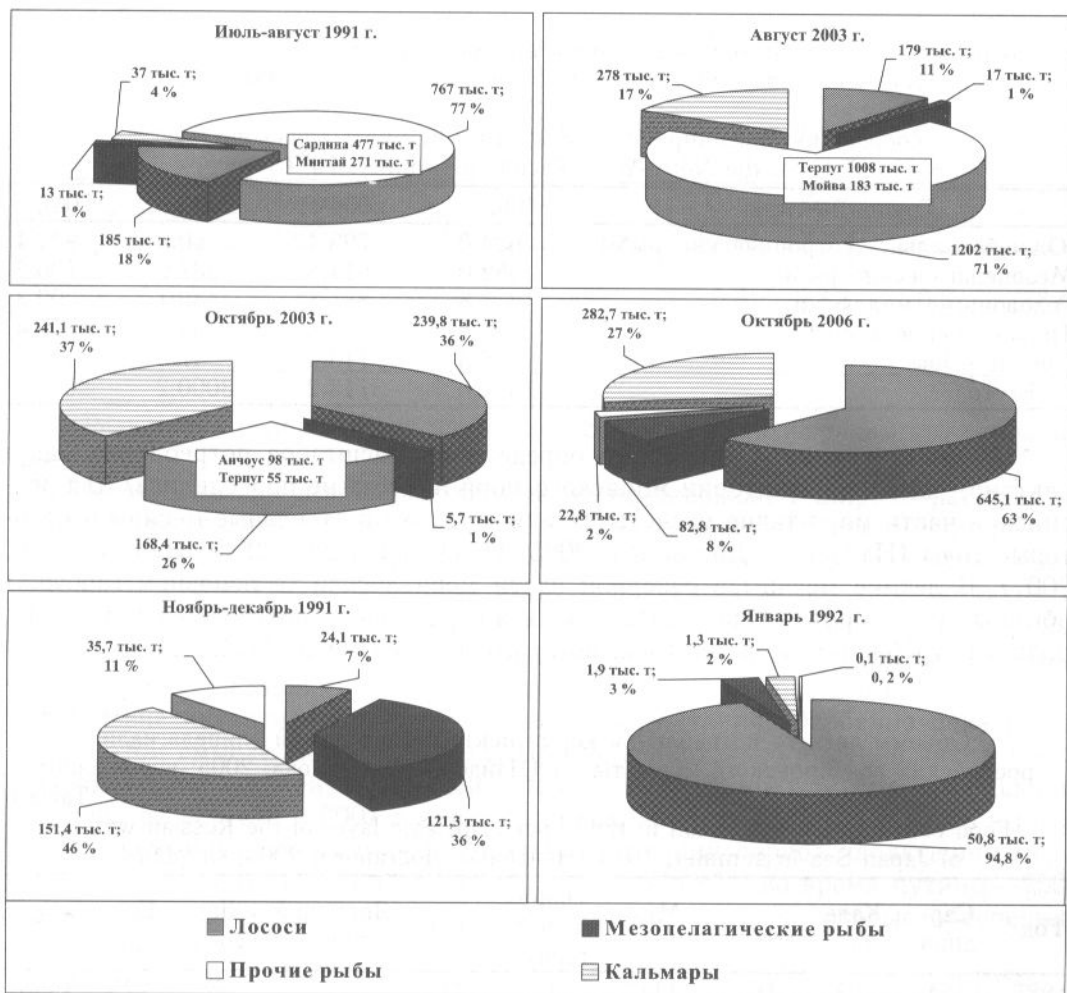


Рис. 9. Потребление пищи nekтоном в эпипелагиали южной части Охотского моря в разные месяцы летнего и осенне-зимнего периодов (Найденко, 2009)

Fig. 9. Food consumption ( $10^3$  t) by nekton in the epipelagic layer of the southern Okhotsk Sea in summer, fall, and winter (Найденко, 2009)

Наблюдения, в том числе учетные работы во время анадромных миграций, были начаты в прикурильских водах во второй половине 1980-х — начале 1990-х гг., но регулярными они стали только в 2000-е гг. Весь этот период сохранялась тенденция увеличения количества лососей, учитываемых во время съемок: 1995 г. — 341 тыс. т, 2004 г. — 495, 2006 г. — 418, 2007 г. — 574, 2008 г. — 408, 2009 г. — 992 тыс. т. Доля их в nekтоне верхней эпипелагиали по этому показателю находилась в пределах 20–29 % и только в 2009 г. поднялась до 55 %. Как видно из данных табл. 5, лососи в верхней эпипелагиали являются заметным потребителем зоопланктона, но далеко не основным. Даже в наиболее лососевые годы — 2007 и 2009 — на их долю пришлось не более трети общего nekтонного рациона. Если же иметь в виду миллионы тонн nekтона в рассматриваемом районе ниже верхней эпипелагиали (в открытых водах главным образом мезопелагические рыбы, а у Курильских островов также минтай и кальмары), питающегося все тем же интерзональным зоопланктоном, то и в данном случае доля лососей не превысит нескольких процентов. Показательно при этом и соотношение запаса макропланктона (Шунтов, 2001, 2009) и сезонного рациона лососей в рассматриваемом районе — не более 1 %.

Таблица 5

Потребление зоопланктона различными видами nekтона в верхней эпипелагиали прикурильских вод СЗТО в летние периоды в 1990-е и 2000-е гг., тыс. т

Table 5

Zooplankton consumption by nekton in the upper epipelagic layer of the North-West Pacific in summer,  $10^3$  t

Группа nekтона	1995 г.	2004 г.	2006 г.	2007 г.
Южнобореально-субтропические рыбы	634,0	793,4	1060,8	922,4
Мезопелагические рыбы	482,0	1514,8	987,9	700,2
Головоногие моллюски	277,8	881,5	440,1	309,3
Тихоокеанские лососи	181,5	410,3	464,1	706,4
Прочие рыбы	56,3	113,2	47,3	178,6
Всего	1631,6	3713,2	3000,2	2816,9

**Японское море.** Синхронные определения масштабов потребления пищи nekтоном для всей акватории Японского моря никогда не проводились. Для российской части моря такие расчеты делались только в отдельные месяцы и некоторые годы (Найденко, Долганова, 2005; Найденко и др., 2005; Шунтов и др., 2007). В летние месяцы в северной части моря лососи (в основном горбуша) обычны лишь короткое время. Поэтому и в сардиновые эпохи, и между ними их роль в потреблении зоопланктона, по существу, незаметна (табл. 6).

Таблица 6

Объемы летнего потребления корма nekтоном в верхней эпипелагиали российских вод Японского моря, тыс. т (Найденко, Долганова, 2005; упрощенно)

Table 6

Food consumption by nekton in the upper epipelagic layer of the Russian waters of Japan Sea in summer,  $10^3$  t (Найденко, Долганова, 2005; simplified)

Год	Сардина	Кальмары	Сельдь	Минтай	Одноперый терпуг	Сайра	Японский анчоус	Лососи	Прочие	Всего
1985	14541	2233	1643	1115	1	41	1	2	275	19852
1988	12374	1471	508	5	295	28	9	2	47	14739
1989	29081	2995	316	+	405	109	45	8	5	32964
1990	4	8617	1321	28	327	117	152	5	21	10592
1997	+	7986	?	+	?	219	10	2	?	8217

Во второй половине осени, когда субтропические виды рыб и кальмаров в основном покидают северную часть Японского моря, количество лососей и их доля в nekтонной ихтиомассе открытых вод значительно увеличиваются. Соответственно увеличивается и их доля в потреблении пищи. Такие данные были получены при съемках верхней эпипелагиали в октябре 1995 г. и ноябре 2003 г. (табл. 7). В первом случае ситуация несколько напоминала летнюю (еще были обычны южные пелагические кальмары). На долю лососей приходилось немного меньше 1 % суточного потребления пищи nekтоном. В ноябре 2003 г. верхняя эпипелагиаль была уже пустынной. Доля потребления пищи абсолютно преобладающей среди лососей горбуши поднялась почти до пятой части общего рациона. Но из приведенных в табл. 7 данных виден более чем скромный объем суточного потребления. Последнее тем более очевидно, если иметь в виду запас зоопланктона в северной части моря в несколько десятков миллионов тонн. Судя по всему, не сильно в этом смысле должен отличаться от осени и зимне-весенний период, когда лососи занимают всю глубоководную часть моря от зоны фронта и южнее. Таким образом, роль лососей в трофической структуре пелагиали Японского моря наименее заметна по сравнению с другими районами российских вод.

Суточное потребление пищи nekтоном в северной части Японского моря  
в октябре 1995 г. и ноябре 2003 г., тыс. т (Найденко и др., 2005)

Table 7

Daily food consumption by nekton in the northern Japan Sea  
in October, 1995 and November, 2003, 10<sup>3</sup> t (Найденко и др., 2005)

Период	Сайра	Японский анчоус	Скумбрия	Одноперый терпуг	Горбуша	Кальмары	Прочие	Всего
Октябрь 1995 г.	1,3	2,7	1,6	0,2	0,3	32,3	0,2	38,6
Ноябрь 2003 г.	+	0,5	–	0,3	0,9	2,9	0,1	4,7

Резюмируя изложенное в настоящем сообщении, подчеркнем два основных вывода.

1. Многочисленные новые данные не подтверждают широко распространенные взгляды о жестком лимитировании численности, роста и размеров лососей кормовой базой, а также о сильной внутривидовой и межвидовой конкуренции за пищу. На протяженных рядах наблюдений не обнаружено устойчивых зависимостей роста и тем более выживаемости лососей в морской период жизни от их численности, концентраций планктона и окружающего nekтона. При заметных различиях в численности и кормовой базе сохраняются на высоком уровне интенсивность и избирательность питания. Особенно показательным в этом смысле оказался 2009 г. При исключительно высокой численности тихоокеанских лососей, вызванной в первую очередь урожайностью поколений горбуши от нереста в 2007 г., не только сохранилась избирательность в питании, но и наблюдалась самая высокая за последний период наблюдений морская выживаемость (с осени до лета). Благодаря этому во время путины—2009 наблюдались рекордные по масштабам подходы лососей, которые обеспечили рекордный вылов.

2. В целом по дальневосточному бассейну и отдельным морям от 1980-х к 2000-м гг. роль лососей в общем потреблении пищи nekтоном в эпипелагиали увеличилась с 1–2 до 8–9 %, т.е. даже при современном высоком уровне запасов лососей они не играют решающей роли в функционировании сообществ пелагиали. Выше доля (в среднем до 25–30 %) потребления пищи лососями в местах основных районов их концентраций, при этом только в верхней эпипелагиали, где, очевидно, и могут временами создаваться условия для “работы фактора плотности” в связи с некоторым дефицитом пищи и конкуренцией за нее. Но и в этом случае о переполнении экологической емкости субарктической эпипелагиали дальневосточных морей и Северной Пацифики говорить не приходится.

Временами возникающий при морском нагуле некоторый дефицит пищи может сказаться на темпе роста лососей и их распределении, но каких-либо достоверных фактов жесткого лимитирования их численности пищевым фактором никем до сих пор не получено. И вряд ли такие факты появятся, если не иметь в виду некие крупные аномалии в состоянии экосистем, которые не отмечались за весь период изучения этих рыб.

### Заключение

Настоящее заключение резюмирует результаты обсуждения проблемы экологической емкости дальневосточных морей и Северной Пацифики для пастбищного выращивания лососей в четырех последовательных сообщениях (кроме настоящего — Шунтов и др., 2010а, б, наст. том).

Важнейшей характеристикой биотопов и экосистем любого ранга является экологическая емкость — способность обеспечить воспроизводство и нормаль-

ное функционирование предельного количества организмов, слагающих различные уровни трофических цепей (сетей). Это понятие может иметь и более узкий смысл, например вместимость природной системы в отношении конкретных компонентов, в данном случае вместимость субарктической пелагиали Северной Пацифики и дальневосточных морей для нормального нагула тихоокеанских лососей. Этот непростой вопрос, как и некоторые другие проблемы (например, обоснование конкретных мест и схем размещения лососевых заводов, совершенствование и создание эффективных биотехнологий рыбоводного процесса, учитывающих социально-экономические и региональные физико-географические условия и т.д.), осложняют развитие и функционирование крупномасштабной пастбищной аквакультуры лососей и требуют развернутых комплексных исследований и постоянного экологического мониторинга среды, а также состояния их искусственных и естественных популяций.

Ранее (Шунтов и др., 2010а) уже отмечалось, что на тему экологической емкости пелагиали субарктической Пацифики для лососей до сих пор существуют различные взгляды, в том числе о перепроизводстве искусственных рыб и других негативных последствиях аквакультуры. Одновременно подчеркивалось, что выводы об ограниченной приемной мощности пелагиали дальневосточных морей и северной части Тихого океана зачастую строились на косвенных данных, не отражающих реальную картину.

В нашей серии сообщений, основанных на огромных фактических материалах, собранных в ежегодных экспедициях ТИНРО-центра в течение почти 30 лет, при анализе экологической емкости детально рассмотрено количественное распределение лососей и их молоди, состав нектонных сообществ и место в них лососей, количественное распределение планктона и мелкого нектона, формирующих кормовую базу лососей, питание лососей и нектона в целом, избирательность питания и влияние обеспеченности пищей на рост лососей, оценены масштабы выедания планктона и нектона. Все эти вопросы рассматриваются с учетом межгодовой и многолетней динамики. Последнее очень важно в том смысле, что полученные данные характеризуют условия нагула рыб при различных масштабах развития кормовой базы (по биомассе в 1,5–2,0 раза) и различной численности потребителей, в том числе самих лососей (в несколько раз).

В конечном счете сделаны выводы, что в эпипелагиали дальневосточной российской экономической зоны и сопредельных субарктических водах Северной Пацифики сосредоточены огромные ресурсы зоопланктона и мелкого нектона, слагающих кормовую базу тихоокеанских лососей. Несомненным показателем масштабности кормовой базы нектона являются ситуации, когда при волнах численности массовых потребителей планктона в локальных районах их биомасса увеличивается на миллионы тонн, при этом не возникает каких-либо негативных экологических следствий.

Даже в годы некоторого снижения концентраций и запасов кормовых организмов лосося сохраняют избирательность в питании, поэтому в их рационах, как правило, преобладают не самые массовые группы зоопланктона (эвфаузииды, амфиподы, птероподы, мелкий нектон). Доминирующие в планктонных сообществах копеподы и щетинкочелюстные, особенно последние, обычно являются резервным кормом. Успешности нагула лососей на всех этапах морской и океанической жизни (после того как они покинут неритическую зону) способствует некое, рассредоточенное их обитание на очень обширных акваториях (до 15 млн км<sup>2</sup>), как правило, менее заселенных (по сравнению с шельфом и свалом глубин) другими нектонными видами. При этом они всегда имеют большие возможности как для маневрирования по вертикали, так и для перераспределения в смежные районы.

Временами возникающий при морском нагуле некоторый дефицит пищи может сказаться на темпе роста лососей и их распределении, но каких-либо досто-

верных фактов жесткого лимитирования их численности пищевым фактором никем до сих пор не получено, тем более что в общем объеме потребляемой пищи nekтоном в различных бассейнах доля лососей не выходит за 5–10 %. Она увеличивается только в участках открытых вод, относительно слабо заселенных другими видами nekтона. Тем не менее морская и океаническая смертность лососей значительно изменяется в разные годы. Бесспорно, и это обосновано в литературе (см. обзор: Шунтов, Темных, 2008), важнейшим фактором смертности являются различные хищники. Несомненна в этом заметная роль паразитов и болезней, скорее всего наиболее выраженная при высокой численности популяций. Эта тема требует самого пристального внимания при дальнейших исследованиях.

Одним из главных выводов данного исследования является заключение о том, что в настоящее время, когда в северотихоокеанском регионе уже функционируют около 700 ЛРЗ (повторим: в основном японских и североамериканских), нет каких-либо существенных доводов о переполнении экологической емкости субарктической Пацифики и ее морей лососями. Более того, в результате многолетних экосистемных исследований ТИНРО-центра показано, что пища в дальневосточных морях и СЗТО не является фактором, жестко лимитирующим численность и других рыб со стадии мальков. Лимитирование численности пищевых происходит на ранних стадиях (икра, личинки). Но у лососей эти стадии приходится на пресноводный этап жизни (Чучукало, 2006; Шунтов и др., 2007; Шунтов, Темных, 2008). В этом контексте отсутствуют серьезные аргументы против значительного расширения сети ЛРЗ на российском Дальнем Востоке.

Перспективы этого расширения неодинаковы в различных районах Дальнего Востока. Они должны определяться необходимостью, целесообразностью и возможностями. При ранжировании районов по этим признакам в первую очередь следует назвать материковое побережье Японского моря, бассейн Амура и материковое побережье Охотского моря.

**На материковом побережье Японского моря, особенно в Приморском крае**, в связи с антропогенным прессом (в первую очередь крупномасштабное браконьерство) на чрезвычайно низком уровне находится естественное воспроизводство всех видов тихоокеанских лососей (горбуша, кета, сима). Но даже в прошлом, когда этот регион был меньше заселен людьми, запасы лососей здесь всегда находились на относительно низком уровне. В пользу целесообразности и возможности развития здесь сети ЛРЗ (возможно 15–20 при ныне действующих двух) свидетельствуют наличие людских ресурсов (наиболее заселенный регион российского Дальнего Востока) и удовлетворительно развитая прибрежная инфраструктура (материально-техническая база). Кормовые ресурсы пелагиали Японского моря, слабо заселенной nekтоном, недоиспользуются. Кроме значительных запасов макропланктона (копеподы, эвфаузииды, амфиподы, сагитты) заметную численность здесь имеет и мелкий nekтон (кальмары и рыбы).

На двух имеющихся ЛРЗ в Приморье воспроизводится осенняя кета и проводятся экспериментальные закладки икры сими. Целесообразность расширения воспроизводства последнего вида несомненна. Сима расширяет зону нагула в Охотское море, а кета — в Северную Пацифику и Берингово море. В то же время морской цикл япономорской горбуши проходит преимущественно в Японском море. Для освоения значительных кормовых ресурсов пелагиали этого моря целесообразно разведение и этого вида.

Оба ныне действующих завода в Приморье находятся в теплом и наиболее загрязненном Амурском заливе (зал. Петра Великого). В случае дальнейшего потепления ситуация для выживания здесь скатившейся молодежи несомненно окажется недостаточно благоприятной. Поэтому при дальнейшем развитии сети ЛРЗ следует ориентироваться на более северные участки побережья — от района мыса Поворотного на север, включая Татарский пролив.

**В Хабаровском крае, как в бассейне Амура, так и на побережье северо-западной части Охотского моря,** расширение сети ЛРЗ и целесообразно, и необходимо. Хабаровский край располагает весьма значительным рыбохозяйственным фондом, который пока используется в основном для рыболовства (Литвинцева и др., 2009). Расширение сети ЛРЗ в реках, выходящих в Амурский лиман, помимо прочих причин связано с растущим антропогенным прессом (загрязнение Амура, крупномасштабное браконьерство). На северо-западном побережье Охотского моря лимитирующим естественное воспроизводство фактором являются суровые климатические условия. В такой ситуации ЛРЗ могут в определенной степени сгладить негативное влияние экстремальных условий.

В настоящее время лососевые заводы Хабаровского края специализируются на кете. Целесообразно на перспективу рассматривать и другие виды, в том числе симу, нерку и горбушу. В отношении последнего вида следует иметь в виду, что значительная часть амурской горбуши нагуливается в Японском море, где численность местных стад этого вида не очень большая. Все остальные виды тихоокеанских лососей Хабаровского края для нагула используют Охотское море и северную часть Тихого океана.

**В Магаданской области** функционирует 4 ЛРЗ. Главный объект разведения — кета, проводятся эксперименты с горбушей, кижучем и неркой (Хованская, 2008). Главным лимитирующим естественное воспроизводство фактором в этом регионе, как и в северо-западной части Охотского моря, являются суровые климато-гидрологические условия. Для нагула лосося с материкового побережья Охотского моря используют продуктивную пелагиаль этого моря, а также северную часть Тихого океана. Только небольшое количество горбуши мигрирует в Японское море.

**На Камчатке** функционирует 5 ЛРЗ. Разводятся кета, кижуч, нерка и чавыча. Климато-гидрологические естественные условия воспроизводства лососей на Камчатке в целом благоприятны. При огромном нерестовом фонде большого количества чистых рек на полуострове вряд ли перспективу искусственного разведения нужно связывать с кетой и особенно горбушей. Сеть ЛРЗ на Камчатке целесообразно развивать для увеличения численности наиболее ценных лососей — кижуча, нерки, чавычи и симы. У трех первых видов на Камчатке находятся центры обилия на азиатском материке. Однако по сравнению с Северной Америкой численность азиатских стад этих видов всегда была на порядок ниже. Изменить это соотношение хотя бы частично в пользу ценных видов реально с помощью ЛРЗ (конечно, этот вывод не отрицает борьбу с браконьерством и защиту нерестового фонда).

Хорошо известно, что наиболее значительные успехи в пастбищном лососеводстве на Дальнем Востоке России достигнуты в **Сахалинской области**. Здесь функционируют 33 ЛРЗ, из них 18 частные (Марковцев, 2007, 2009; Каев, 2008). Основные объекты разведения — горбуша и кета, работы с другими видами носят экспериментальный характер. В перспективе в данном регионе (Сахалин, Курильские острова) может быть получен положительный эффект при разведении кижуча, симы и нерки. Лосося, размножающиеся на Сахалине и Курильских островах, нагуливаются главным образом в Охотском море, северной части Тихого океана и в Беринговом море. В эти же районы уходит и кета с заводов юго-западного побережья Сахалина. В Японском море на нагул уходит часть горбуши, размножающейся на восточном побережье Сахалина.

Согласно разработанной Федеральной целевой программе «Повышение эффективности использования и развитие ресурсного потенциала рыбохозяйственного комплекса в 2009–2013 годах» предусматривается реконструкция и строительство новых лососевых заводов на Дальнем Востоке в количестве 21 (Марковцев, 2009). В свете изложенного выше об экологической емкости субарктической пелагиали такое расширение сети заводов, по-видимому, можно при-



нять только с учетом того, что это лишь план на предстоящую пятилетку. На перспективу же, учитывая огромную протяженность российских побережий Дальнего Востока и масштабную объемность кормовой базы субарктических вод для лососей, реально иметь в виду увеличение количества ЛРЗ от современного уровня как минимум в два раза, т.е. до 100–120. Ориентировочно выпуск молоди при этом составит около 1,5 млрд экз., т.е. он приблизится к уровню Японии и США, выпускающих по 2 млрд молоди ежегодно. Реализация такого плана может занять все второе десятилетие 2000-х гг. Есть основания рассчитывать на то, что весь предстоящий период будет продолжен мониторинг состояния естественного нерестового фонда лососей и их природных и искусственных популяций, а также состояния морских пелагических сообществ и экосистем нагульных акваторий лососей в дальневосточных морях и Северной Пацифике. По результатам мониторинга представится возможность и для корректировки дальнейших планов развития аквакультуры. Не исключено, что в отдаленном будущем вопрос о количестве ЛРЗ в Северной Пацифике в целом и по регионам станет предметом международных согласований, в том числе под эгидой НРАФС.

Оценка перспективы на несколько десятилетий в настоящее время нецелесообразна, по крайней мере, по нескольким причинам:

- К сожалению, только в виде версий (нередко альтернативных) существуют прогнозы о глобальных изменениях климата, от которых зависит функционирование пресноводных, морских и океанических экосистем (в том числе в связи с так называемым парниковым эффектом).

- Формирование крупномасштабной аквакультуры на Дальнем Востоке России во многом будет зависеть от успехов в социально-экономическом развитии региона в целом и принятых приоритетов этого развития в частности (возможны заметно различающиеся варианты).

- Масштабность и варианты развития аквакультуры лососей (и аквакультуры в целом) на Дальнем Востоке во многом будут зависеть от прогресса и научных рыбохозяйственных исследований вообще и от решения “узких мест” искусственного воспроизводства (экологические и генетические проблемы, болезни, вирусы, паразиты, технология рыборазводного процесса в разных условиях и т.д.) в частности.

Возвращаясь к теме приемной емкости нагульных акваторий для лососей, необходимо коснуться еще некоторых моментов, вытекающих из смысла экологической емкости экосистем. Хорошо известно экологическое правило, согласно которому одни виды могут в определенной степени формировать свою численность за счет других на базе использования одних и тех же ресурсов, в том числе пищевых. Выше отмечалось, что значительной (жесткой) конкуренции за пищу в нектоне, как правило, нет. Но одновременно было показано, что все лососи в значительном количестве потребляют мелкий нектон (кальмары, мезопелагические рыбы, молодь различных пелагических и донных рыб). При увеличении численности лососей, в том числе искусственного разведения, увеличивается и потребление ими нектона. Заметим, что если таким образом лососи снизят на 1–2 млн т биомассу мезопелагических рыб и мелких видов кальмаров (их общая биомасса в Северной Пацифике составляет несколько первых сотен миллионов тонн), то для макроэкосистем это окажется незаметным. Важно другое: в результате этого потребления лососями мелкого нектона окажутся несъеденными несколько миллионов тонн планктона.

Хорошо известно, что эффективность воспроизводства разных видов лососей в одном и том же водоеме в конкретные годы может сильно различаться. Равным образом может различаться (зачастую очень сильно) динамика численности разных популяций каждого вида в смежных водоемах и тем более в разных районах и регионах. К примеру, исключительно мощные подходы азиатской

горбуши в 2009 г. обеспечили только два региона — восточный Сахалин и юго-западное побережье Берингова моря. Поэтому и при развитии сети ЛРЗ, особенно на современном этапе поиска более рациональных вариантов, следует исходить из целесообразности строительства в основном мелких ЛРЗ на водоемах с разными физико-географическими характеристиками (т.е. объемы выпускаемой молоди набирать за счет большого количества мелких заводов). Это позволит путем опыта определиться в лучших вариантах, а при функционировании большого количества заводов успех в одних местах сможет в определенной степени компенсировать неудачу в других. Кроме того, таким путем легче будет происходить “разгрузка” эстуарной зоны от скатившейся молоди при ее рассредоточении в открытые воды.

### Список литературы

**Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : монография. — М. : Агропромиздат, 1985. — 208 с.

**Волвенко И.В.** Анализ степени альтернативности динамики обилия разных видов при отсутствии непрерывных рядов длительных наблюдений на примере нектона Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 78–90.

**Волобуев В.В., Волобуев М.В.** Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 4. — С. 516–529.

**Дулупова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.

**Заволокин А.В., Заволокина Е.А., Хохлов Ю.Н.** Динамика размеров тела и темпа роста анадырской кеты в 1962–2007 гг. // Бюл. № 3 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 79–82.

**Кагановский А.Г.** Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. — 1949. — Т. 31. — С. 3–57.

**Каев А.М.** Динамика уловов горбуши и кеты в Сахалинской области в связи с уровнем естественного и заводского воспроизводства // Бюл. № 3 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 236–240.

**Каев А.М.** Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой : монография. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 288 с.

**Кляшторин Л.Б.** Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // Рыб. хозяй. — 2000. — № 4. — С. 32–34.

**Лаженцев А.Е.** Физиологические аспекты питания минтая и тихоокеанской сельди в северной части Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 24 с.

**Литвинцева В.А., Литвинцев А.А., Кацюк Е.А.** Характеристика фонда рыбохозяйственных водоемов Хабаровского края: степень освоения, классификация и значение водных объектов // Вопр. рыб-ва. — 2009. — Т. 10, № 3(39). — С. 423–432.

**Марковцев В.Г.** К вопросу о деятельности лососевых рыболовных заводов частной собственности // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 130–133.

**Марковцев В.Г.** Эффективность искусственного воспроизводства тихоокеанских лососей в странах АТР // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 87–95.

**Найденко С.В.** Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре верхней эпипелагиали южной части Охотского моря // Бюл. № 4 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 167–171.

**Найденко С.В.** Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 214–239.

- Найденко С.В., Байталюк А.А., Шелехов В.А., Мокрин Н.М.** Современный статус нектонного сообщества верхней эпипелагиали северо-западной части Японского моря // Рыб. хоз-во. — 2005. — № 3. — С. 34–36.
- Найденко С.В., Долганова Н.Т.** Оценка потребления кормовых объектов массовыми видами нектона в пелагиали российских вод Японского моря // Вопр. рыб-ва. — 2005. — Т. 6, № 2(22). — С. 226–252.
- Радченко В.И., Рассадников О.А.** Тенденции многолетней динамики запасов азиатских лососей и определяющие факторы // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 72–94.
- Свиридов В.В., Темных О.С., Заволокин А.В.** Межгодовая динамика биологических показателей и структура чешуи анадырской кеты // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 61–77.
- 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 : ТИНРО-центр, 2004. — 47 с.
- Темных О.С.** Рост приморской горбуши (*O. gorbuscha*) в периоды высокой и низкой ее численности // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, вып. 2. — С. 219–223.
- Темных О.С., Глебов И.И., Найденко С.В. и др.** Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 28–44.
- Хованская Л.Л.** Научные основы лососеводства в Магаданской области : монография. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2008. — 167 с.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 482 с.
- Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н.** Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 2. — С. 269–272.
- Шульман Г.Е.** Динамика содержания жира в теле рыб // Усп. совр. биол. — 1960. — Т. 49, вып. 2. — С. 225–239.
- Шунтов В.П.** Биология дальневосточных морей России : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.
- Шунтов В.П.** Состояние биоты и биоресурсов морских макроэкосистем дальневосточной экономической зоны России // Вестн. ДВО РАН. — 2009. — № 3. — С. 15–22.
- Шунтов В.П., Борец Л.А., Дулепова Е.П.** Некоторые результаты экосистемных исследований биологических ресурсов дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 3–6.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 160. — С. 149–184.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Долганова Н.Т. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого нектона — кормовой базы тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010б. — Т. 160. — С. 185–208.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : монография. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. и др.** Глава 2. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в экономической зоне дальневосточных морей России // Динамика экосистем и современные проблемы сохранения биоресурсного потенциала морей России. — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.
- Шунтов В.П., Найденко С.В., Заволокин А.В. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 3. Суточная ритмика питания, состав рациона и избирательность питания тихоокеанских лососей // Наст. том.
- Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С.** Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 3–15.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : монография. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 482 с.

**Яржомбек А.А.** Справочные материалы по росту рыб. Лососевые рыбы. — М. : ВНИРО, 2000. — 110 с.

**Beamish R.J., Bouillon D.R.** Pacific Salmon production trends in relation to climate // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1993. — Vol. 50. — P. 1002–1016.

**Bigler B.S., Welch D.W., Helle J.H.** A review of size trends among North Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1996. — Vol. 53. — P. 455–465.

**Helle J.H., Hoffman M.S.** Changes in size and age at maturity of two North American stocks of regime shift in the North Pacific Ocean // NPAFC Bull. — 1998. — № 1. — P. 81–89.

**Helle J.H., Martinson E.C., Eggers D.M., Gritsenko O.F.** Influence of salmon abundance and ocean conditions on body size of Pacific salmon // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 289–298.

**Ishida Y., Azumaya T., Fukuwaka M. and Nagasawa T.** Density Dependent Growth of Pink Salmon *Oncorhynchus gorbusha* in the Bering Sea // NPAFC Tech. Rep. — 2004. — № 6. — P. 47.

**Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M. et al.** Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1993. — Vol. 50. — P. 290–295.

**Kaeriyama M.** Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, population released from Hokkaido, Japan // NPAFC Bull. — 1998. — № 1. — P. 90–102.

**Kaeriyama M.** Evaluation of Carrying Capacity of Pacific Salmon in the North Pacific Ocean for Ecosystem — Based Sustainable Conservation Management // NPAFC Techn. Rep. — 2003. — № 5. — P. 1–4.

**Martinson E.C., Helle J.H., Scarnecchia D.L., Stokes H.H.** Density-dependent growth of Alaska sockeye salmon in relation to climate-oceanic regimes, population abundance, and body size, 1925 to 1998 // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 2008. — Vol. 370. — P. 1–18.

**Naydenko S.V.** The Pacific salmon role in trophic structure of the upper epipelagic layer in the western Bering Sea during summer-autumn 2002–2006 // NPAFC Bull. — 2009. — № 5. — P. 231–241.

**Welch D.W., Morris J.F.T.** Evidence for Density-Depended Marine Growth in British Columbia Pink Salmon Population : NPAFC Doc. 97. — 1994. — 33 p.

*Поступила в редакцию 27.02.10 г.*