

587

На правах рукописи

УДК 597.553.2

КАРПЕНКО Владимир Илларионович

РАННИЙ МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ

Специальность - 03.00.10 - ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Москва - 1997

В.И. Карпенко

✓

Работа выполнена в Камчатском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии - КамчатНИРО
Государственный комитет Российской Федерации по
рыболовству г. Петропавловск-Камчатский

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор
доктор биологических наук,

К. А. Савваитова
А. Н. Котляр

доктор биологических наук,
профессор

В. Н. Иванков

Ведущая организация: Камчатский отдел природопользования
Тихоокеанского института географии ДВО РАН


Защита состоится "____" _____ 1997г. в "____" часов на
заседании **диссертационного** совета по ихтиологии Д.117.01.02
при Всероссийском научно - исследовательском институте рыбного
хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу:

107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17,

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО

Автореферат разослан "____" _____ 1997г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук

 А. В. Астафьева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. В северной части Тихого океана обитают семь видов тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus*: горбуша, кета, нерка (красная), кижуч, чавыча, сима и амаго (Pacific Salmon Histories, 1991). Первые пять воспроизводятся в водоемах азиатского и американского материков, а два последних живут лишь в южной части ареала лососей на азиатском побережье, слабо изучены и малочисленны. Размножение лососей происходит в многочисленных пресноводных водоемах, а нагул и формирование биомассы - в обширных водах Северной Пацифики.

Тихоокеанские лососи являются одними из важнейших промысловых рыб, имеющих высокую пищевую ценность и большое экономическое значение для стран Тихоокеанского региона. Несмотря на относительно малую долю этих рыб в общей добыче водных объектов, лососи играют важную роль в обеспечении населения Земли высококачественным белком, который люди получают, практически не затрачивая усилий на его воспроизводство. В начале 70-х годов доля лососей в общем вылове рыб составляла лишь 0,5 %, с 1976 г. она начала возрастать, достигнув в середине 80-х годов 1 % (Моисеев, 1989), а в настоящий период превысила этот уровень. В последние годы ежегодная добыча лососей составляет более 1 млн. т, что связано как с общим изменением климата в северном полушарии Тихого океана, так и рациональным использованием естественных популяций, а также расширением искусственного воспроизводства лососей, особенно в Японии, США и Канаде.

В формировании численности и продукции тихоокеанских лососей выделяются несколько периодов их жизненного цикла, от которых зависит урожайность поколений. Причем, априори, они считаются важнейшими, и все исследователи придают их изучению огромное значение. Для всех видов лососей определяющим в формировании численности поколений является нерестовый, а в формировании продукции - океанический периоды. Значительная, а часто и решающая для поколения, элиминация происходит в пресноводный и ранний морской периоды жизни. Последний является критическим для наиболее высокочисленных видов азиатских лососей - горбуши и кеты. Велика его роль в формировании численности и продукции других видов: нерки, чавычи и кижуча, так как часть молоди скатывается в море в возрасте сеголетка. Значение этого периода важно как для нативных, так и искусственно воспроизводимых популяций.



Изучение раннего морского периода жизни привлекало внимание ученых в разных районах воспроизводства тихоокеанских лососей на азиатском и на американском побережьях Тихого океана. Детальные исследования проведены в прибрежных водах о. Хоккайдо, о. Сахалин, о. Итуруп, Камчатки, трех штатов США (Орегон, Вашингтон и Аляска) и в Британской Колумбии (Канада); во многих районах они продолжаются и в настоящее время. В южной части азиатского побережья преимущественно исследовали роль раннего морского периода жизни в формировании численности только двух видов - горбуши и кеты, а на Камчатке и в водах Северной Америки изучали и других лососей - кижуча, нерку и чавычу, причем в последнем регионе по некоторым аспектам более подробно, чем первые два вида. В основном, это связано с неодинаковым численным соотношением видов на азиатском и американском побережьях.

Систематическое изучение морского периода жизни тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке было начато в 1960 г., с организацией на Камчатке лаборатории морских исследований лососей под руководством И.Б.Бирмана. Спустя 15 лет, в 1974 г., были организованы и начаты исследования раннего морского периода жизни камчатских лососей, которые до 1991 г. проводились непосредственно автором, а позднее выполняются под его руководством. Несмотря на многолетнюю историю исследований раннего морского периода жизни лососей, с одной стороны - информация об этом периоде крайне редко обобщалась, и обычно обобщения касались лишь некоторых сторон экологии лососей в течение этого одного из наиболее важных этапов в формировании их численности, а с другой - часто заключения и выводы делались без достаточно для того обоснования, из-за отсутствия многолетних данных для какого-либо вида, стада или популяции лососей. Причем необходимо отметить, что эти сводки выполнены лишь для лососей североамериканских стад (Pacific Salmon Histories, 1991; Pearcy, 1992) и не являются специально посвященными этому периоду их жизненного цикла, в то время как для азиатских лососей они отсутствуют.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы была оценка роли раннего морского периода жизни тихоокеанских лососей в формировании урожайности поколений на основе многолетних исследований в прибрежных водах Камчатки - как модельного региона, в других районах Дальнего Востока и сравнения с таковыми, проведенными в прибрежных водах Северной Америки.

Исходя из этого решали следующие задачи:



- исследование гидрологических, гидробиологических особенностей и состава ихтиофауны прибрежных вод в период обитания молоди лососей;
- описание биологии молоди лососей разных видов;
- изучение внутривидовых и межвидовых отношений молоди;
- исследование особенностей формирования численности и продукции поколений в ранний морской период жизни;
- оценка роли молоди лососей в экосистеме прибрежных морских сообществ;
- оценка факторов, регулирующих численность поколений в прибрежный период жизни лососей и их влияния на продуктивность нативных и искусственных популяций;
- разработка методики использования данных по оценке численности и условий обитания молоди в прибрежный период жизни для определения степени выживания поколений и корректировки промысловых прогнозов лососей;
- оценка продукционных возможностей морских прибрежий с целью их использования в качестве нагульных водоемов для искусственных популяций;
- разработка мероприятий по повышению продуктивности нативных и искусственных популяций.

Научная новизна. В настоящей работе автором впервые оценивается роль раннего морского периода жизни в формировании урожайности поколений тихоокеанских лососей во всей Северной Пацифике. Работа является первой специализированной обобщающей сводкой по биологии молоди пяти видов тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни у побережья азиатского материка.

На основе собственных многолетних материалов описана экология молоди горбуши, кеты, нерки, кижуча и чавычи в прибрежных водах Камчатки и обобщены данные из других регионов Дальнего Востока. Рассмотрены региональная изменчивость сроков ската и нагула молоди в морских прибрежьях, особенности распределения и поведение, размерно-весовые показатели и темп роста, возрастная структура и качественные показатели, питание и пищевые потребности, биохимические показатели и их изменчивость в процессе роста и откочевки молоди в морские воды.

Исследованы факторы, определяющие выживание молоди разных видов лососей и оценена их роль в формировании урожайности поколений. В зависимости от конкретных условий, в которые попадают отдельные поколения лососей после ската в море, оценено воздействие каждого из факторов на их численность и продукцию. Получены значения степени элиминации некоторых поколений лососей в результате влияния гидрологическо-

го режима прибрежий, уровня обеспеченности пищей и хищников на популяции молоди. Впервые описано заболевание молоди лососей трематодозом (*Cryptocotyle sp.*), которое оказывает воздействие как на уровень смертности поколений, так и на товарное качество рыб.

На примере некоторых прибрежных районов Камчатки (Авачинская губа, заливы Уала и Карагинский) оценены кормовые ресурсы различных водоемов в период нагула молоди лососей и определена степень их использования. Рассмотрены некоторые аспекты роли молоди лососей в прибрежных экосистемах, в частности пищевые потребности заводских и природных популяций и влияние лососей на формирование урожайности поколений некоторых промысловых рыб.

Впервые для азиатской горбуши на основе прямого учета численности рыб в разные периоды жизненного цикла оценена величина смертности семи поколений в ранний и последующий морской периоды жизни.

Обсуждаются возможности осуществления ряда мероприятий, способствующих повышению продуктивности популяций; в том числе биомелиорация, лососеводство и рациональное использование запасов лососей в различных регионах Дальнего Востока.

Практическая значимость. Разработана методика проведения исследований раннего морского периода жизни тихоокеанских лососей в различных по геоморфологии и гидрологии районах морских прибрежий Дальнего Востока, в том числе и количественного учета молоди. Она применялась, кроме камчатских вод, в Сахалинском заливе и у североохотского побережья.

Разработаны полевые определительные таблицы для идентификации молоди лососей в ранний и более поздний морской периоды нагула в море.

Приведен большой фактический материал по экологическим особенностям молоди пяти видов тихоокеанских лососей - горбуши, кеты, нерки, кижуча и чавычи в прибрежных водах Камчатки.

Разработана оригинальная методика корректировки величины промысловых подходов горбуши Карагинского района, основанная на результатах учета молоди в прибрежье и экспертной оценке условий ее нагула, которая использовалась при определении доли изъятия рыб этого стада в последние 15 лет.

Определена величина смертности горбуши в разные периоды морской жизни и оценены факторы, обуславливающие ее вариабельность.

Предложены меры по повышению продуктивности нативных и искусственных популяций и оценена их эффективность.

Апробация работы. Основные положения диссертации многократно докладывались на коллоквиумах Отдела лососевых рыб и отчетных ежегодных сессиях КамчатНИРО и ТИНРО (1981, 1992, 1994), семинаре отдела ихтиологии ВНИРО (1982), семинаре отдела лососевых рыб Института биологии моря (1983), на 15-ти Всесоюзных, региональных совещаниях и конференциях (Москва, 1980, 1982, 1994; Красноярск, 1981; Владивосток, 1981, 1982, 1985, 1996; Ленинград, 1983; Петропавловск-Камчатский, 1983, 1987; Магадан, 1983; Якутск, 1986; Тольятти, 1988; Мурманск, 1989) и 15-ти международных Симпозиумах, совещаниях и рабочих встречах (Южно-Сахалинск, 1989; Хабаровск, 1990; Сизтл, 1990, 1993, 1995; Анкоридж, 1990; Нанаймо, 1991; Шимизу, 1991, 1993; Сидней, 1992; Петропавловск-Камчатский, 1992; Токио, 1993, 1996; Джунго, 1995; Саппоро, 1996).

Публикации. По теме диссертации опубликовано и сдано в печать 53 работы.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 11 глав, заключения, основных выводов, списка литературы, включающего 655 наименований, в том числе 354 работ зарубежных авторов, и приложения (2 таблицы и 2 рисунка). Общий объем рукописи 391 стр., включая 116 таблиц, 51 рисунок и приложения. Структура автореферата в основном соответствует структуре диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Часть 1. Общие вопросы

Глава 1. Краткий очерк истории исследований

Рассматривается история изучения раннего морского периода жизни тихоокеанских лососей у побережья азиатского материка. Обсуждаются основные итоги регулярных многолетних исследований в прибрежных водах о. Хоккайдо (Irie, 1990), о. Итуруп (Каев, Чупахин, 1980, 1986), Приморья (Горяинов, 1991), Сахалина (Шершнева, 1971; Шубин, 1994), Камчатки (Грибанов, 1948; Сылкова, 1951; Андриевская, 1968 и др.) и кратковременных в других районах Дальнего Востока. Для сравнения приводятся некоторые результаты изучения биологии молоди лососей после акклиматизации на Европейском севере России (Бакштанский, 1967), а также в прибрежных водах Северной Америки (рис. 1).

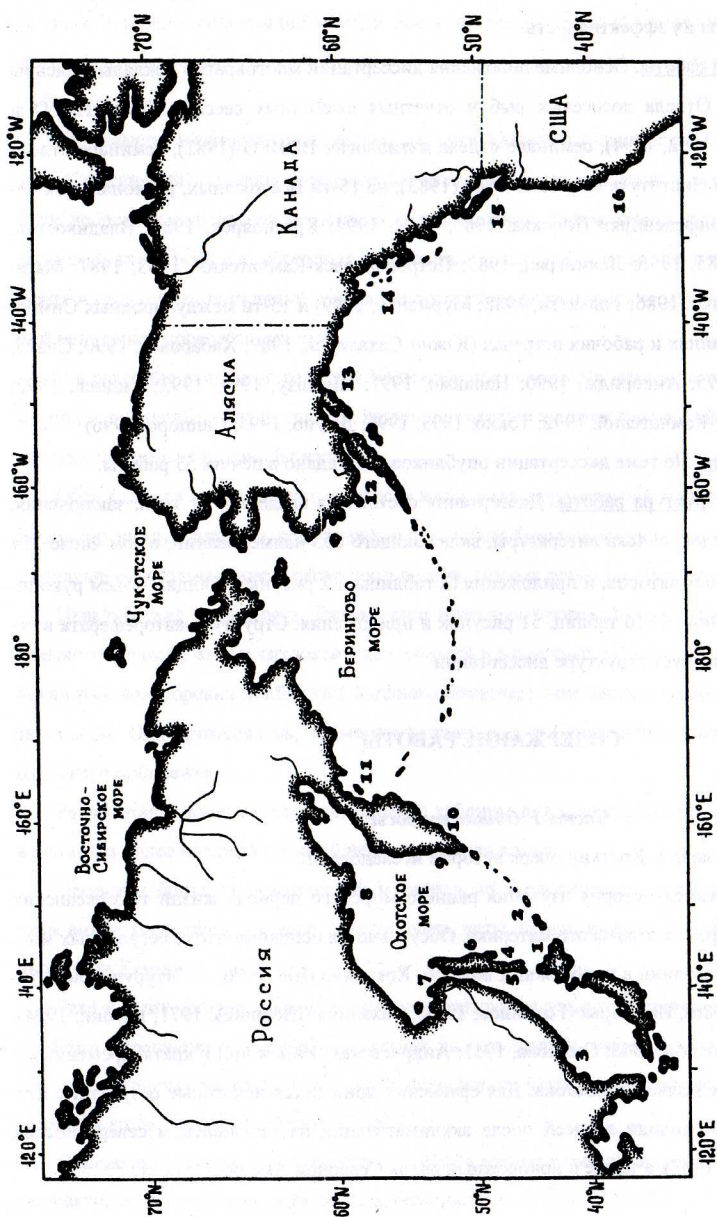


Рис. 1 Основные районы исследований раннего морского периода жизни лососей: 1 - о. Хоккайдо, 2 - о. Итуруп, 3 - залив Петра Великого, 4 - юго-восточный Сахалин, 5 - юго-западный Сахалин, 6 - Ныйский залив, 7 - Сахалинский залив, 8 - северо-охотоморское побережье, 9 - западная Камчатка, 10 - Авачинская губа, 11 - северо-восточная Камчатка, 12 - Бристольский залив, 13 - залив Аляска, 14 - юго-восточная Аляска, 15 - пролив Джорджия, 16 - западное побережье США.

Глава 2. Материал и методика

Для оценки роли прибрежного периода жизни молоди в формировании численности поколений лососей выбран модельный полигон исследований - Корфо-Карагинский район Берингова моря, который в наибольшей степени отражает соотношение основных видов р. *Oncorhynchus*, воспроизводящихся в водоемах азиатского побережья.

Основными полевыми материалами для настоящего исследования послужили данные, собранные в рейсах научно-исследовательских судов в прибрежные воды п-ова Камчатка, выполненные непосредственно автором либо под его руководством в 1974-1993 гг. Комплексные экспедиции включали выполнение фоновых гидрологических и гидробиологических съемок прибрежных районов, проведение контрольных обловов в эстуариях рек 3-4 раза в течение сезона, траловые и кошельковые съемки заливов Корфа и Карагинского по стандартной сетке станций, а также лов молоди лососей дрейферными сетями (с 1981 г. пелагическим тралом) в открытых водах Берингова моря. Выбор орудия лова обуславливался геоморфологическими и океанологическими особенностями конкретных обследуемых акваторий, а также его эффективностью использования на основании проведенных многолетних экспериментов. С этой целью прибрежные акватории были условно разделены на 4 части, в каждой из которых были определены основные орудия лова: 1 - литоральная зона - до 150 м от берега (основные орудия лова - закидные невода), 2 - открытые части бухт и заливов - от 150 м до 2 миль от берега (близнецовый трал и лов сачком на свет), 3 - прибрежная 15-мильная зона - от 2 до 15 миль от берега (кошельковый невод и близнецовый трал) и 4 - мористее 15 миль от берега (с 1981 г - пелагический трал 54,4/192 м и ранее - дрейферные сети) (Karpenko, 1992).

Кроме того, в работе также использованы пробы молоди лососей, собранные сотрудниками КоТИНРО в эстуариях некоторых камчатских рек и в Авачинской губе.

Для характеристики биологических показателей исследовано около 50 тыс. экз. молоди лососей, а для оценки влияния на них других представителей икhtiофауны около 20 тыс. экз. хищных рыб и взрослых лососей. Биологический анализ рыб проводили по общепринятым методикам в зависимости от цели исследования для получения тех или иных параметров, характеризующих биологические процессы в организме рыбы, состояние популяции или вида.

Для характеристики биологических показателей, кроме первичных данных о длине и массы рыб, использованы: темп роста молоди, характеристика роста чешуи, возрастной состав, масса остаточного желточного мешка, соотношение длины и массы тела рыб, со-

держание химических компонентов тела: жира, белков, углеводов, зольный индекс, индекс обеспеченности пищей, морфологический состав крови, размеры эритроцитов, лейкоцитарная формула и др.

Обработка проб по питанию выполняли количественно-весовым методом. Суточные рационы определяли по фактическому потреблению пищи (по Романовой и Юровицкому) и расчетным методом (по Винбергу) (Методическое пособие..., 1974).

Оценку выедания молоди лососей хищными рыбами производили по методу А.А. Чурикова (1975), для определения численности хищников использовали метод площадей (Аксютина, 1968). Для выяснения степени влияния молоди лососей одних видов на другие и на выживание сельди использована оригинальная методика (Карпенко, 1983; Карпенко, Максименков, 1988; Karpenko, Maximenkov, 1991). Оценку эффективности биомелиоративных работ проводили также с использованием оригинальной методики (Карпенко, 1994).

Величину смертности горбуши в море определяли прямым учетом численности поколений в отдельные периоды жизненного цикла.

Глава 3. Физико-географический очерк морских побережий и условия обитания молоди лососей

Приводится краткая характеристика первых после ската молоди лососей в море нагульных водоемов: эстуариев, морских побережий, заливов и бухт и более открытых зон прибрежных вод Камчатки и других регионов Дальнего Востока. Рассматриваются климатические, океанологические и продукционные особенности отдельных зон прибрежных вод и приводится сравнительный их анализ по различным районам.

Эстуарии условно классифицируются по двум типам, различающимся стратификацией вод, типом литорали, степенью прибойности и соленостью вод. Выделяются сильно стратифицированные (I тип) и полностью перемешанные (II тип) эстуарии, поведение и распределение молоди лососей в которых значительно различается. Продолжительность и характер нагула молоди в них обусловлены приливно-отливным циклом, определяющим структуру водных масс и состояние кормовых ресурсов этого нагульного водоема. В эстуариях второго типа молодь лососей нагуливается дольше, что играет немаловажное значение для ее выживания.

Морские побережья. Характеризуются климатические и океанологические особенности прибрежных морских вод Камчатки и рассматриваются некоторые случаи прямого

воздействия температуры и солености воды на выживание отдельных поколений лососей в различных регионах. На основе анализа большого материала из разных регионов Азии делается вывод о температурном и солевом оптимуме для молоди лососей разных видов в естественных условиях.

Зоопланктон. Рассматривается видовой состав и биомасса мезо- и макропланктона в различных зонах прибрежных вод Камчатки и приводится их сравнение с таковыми из других регионов Азии и Северной Америки. Впервые подробно анализируются особенности формирования структуры планктона в эстуариях рек под влиянием речного стока, приливно-отливного цикла и постоянных течений. Изменения состава, численности и биомассы мезопланктона в эстуариях и прибрежьях носят как временной, так и пространственный характер. В пределах неритической зоны выявлено существование двух биоценозов - приберегового и собственно неритического, граница между которыми проходит, условно, по изобате 10±5 м. Основу приберегового биоценоза составляют копеподы - *Acartia longiremis*, *A. clausi* и *Eurytemora herdmani*, клadoцеры - *Podon leuckarti* и *Evadne nordmanni*, а неритического - *Pseudocalanus minutus* и *Oithona similis*. Анализируются многолетние изменения структуры, численности и биомассы мезопланктона в заливах Корфа и Карагинском под влиянием климатических и океанологических условий. Рассмотрены суточные и региональные изменения структуры планктона. Проведено сравнение структуры планктонных сообществ в разных регионах нагула молоди лососей у азиатского и североамериканского побережий.

Рыбы. Ихтиофауна эстуариев и прибрежных вод азиатского побережья не отличается большим разнообразием, на юге число видов больше. Общее количество видов рыб, потребляющих молодь лососей, не превышает 10-ти, причем в разных районах они обычно различны. Основными потребителями у о. Хоккайдо является крупночешуйная красноперка, у о. Сахалин - кунджа (юго-запад) и тихоокеанская корюшка (северо-восток), в лимане Амура - минога, в прибрежных водах Камчатки - кунджа и тихоокеанская корюшка (запад), тихоокеанская корюшка и голец (северо-восток). Подробно рассмотрены периоды наибольшего влияния хищных рыб на популяции молоди лососей и дана краткая биологическая характеристика основных хищников в юго-западной части Берингова моря.

Птицы и млекопитающие. Представлены первые сведения о потреблении молоди лососей птицами в некоторых регионах азиатского побережья. В прибрежных водах Северо-восточной Камчатки отмечено поедание молоди лососей тремя видами птиц: речной *Sterna hirundo* и полярной *S. paradisaea* крачками и моевкой *Rissa tridactyla*. Обсуждаются

известные сведения о величине выедания лососей птицами и млекопитающими, делается заключение о необходимости изучения этой проблемы.

Часть 2. Экология видов

Представлены определительные таблицы идентификации видов в полевых условиях и описана биология молоди пяти видов тихоокеанских лососей. Описание каждого вида включает характеристику ската, распределения в прибрежье, биологических показателей, питания и биохимических показателей.

Глава 4. Горбуша

Продолжительность ската азиатской горбуши в отдельных районах может изменяться от менее четырех недель до более трех месяцев. Наиболее длительный скат отмечен в реках бассейна Амура, в р. Поронай (Сахалин) и в р. Кичиге (Камчатка). Скот из камчатских рек начинается в конце мая-начале июня и заканчивается в июле. Миграция основной массы покатников приурочена ко второй декаде июня и если в этот период скатывается более 60 % молоди, то ее смертность невелика. Средние размеры покатников изменялись в течение периода наблюдений от 3,1 до 3,3 см и от 160 до 200 мг, значительная часть горбуши (до 54 %) имела остатки желточного мешка.

Сроки нагула и распределение молоди горбуши в прибрежье обуславливаются сроками ее ската из рек соответствующего региона. Повсеместно задержки горбуши в непосредственной близости от берега значительно короче, чем у других видов лососей. В эстуариях первого типа и вблизи них горбуша обычно задерживается в течение 3-7 сут, а второго - не дольше двух недель. Мористее (в бухтах и заливах) она нагуливается дольше - до одного месяца. В проливе Литке молодь горбуши, как и других видов, встречается преимущественно в зонах стыка течений. Распределение ее в осенний период также определяется гидрологическим режимом вод, вызывающим различия направлений миграционных потоков молоди. Им же, а также степенью готовности к жизни в той или иной зоне, обусловлены миграции молоди из одной зоны прибрежных вод в другую. Обычно они носят пульсирующий характер, отмеченный многими исследователями.

Длина горбуши, скатившейся в прибрежные воды Карагинского залива изменяется от 2,3 до 3,8 см, а масса от 0,068 до 0,43 г; причем встречаются очень мелкие особи, размеры которых даже меньше известных литературных данных. Первые стайки состоят из более крупных рыб. Темп роста молоди в первую неделю невелик, а за первый месяц длина рыб

увеличивается на 10-17 %, масса - вдвое. Наиболее высокий темп роста горбуши отмечается в начале августа, когда она осваивает кормовые ресурсы открытых бухт и заливов и питается преимущественно морскими ракообразными. Суточный линейный прирост в этот период составляет 2-3 мм, а весовой - 6-8 %. При сравнении темпа роста горбуши в различных районах ареала установлено, что наибольшая его величина отмечена у берегов Западной Камчатки, а минимальная - в южных регионах азиатского побережья.

Анализируются сведения о сроках и размерах закладки чешуи у горбуши из разных районов воспроизводства: о. Итуруп, р. Кола, Северной Америки и восточной Камчатки. В прибрежье Карагинского залива чешуя у горбуши образуется при средней длине 5,5 см, а прирост каждого склерита происходит при увеличении длины на 0,6-1 см, что близко к канадской горбуше.

В течение длительного периода среди скатившейся молоди горбуши отмечаются особи с остатками желточного мешка, которые достигают 12 % массы тела, против 20 % в реке. Основная масса рыб с большим желточным мешком мигрирует из небольших рек. Установлено, что такая молодь хуже адаптируется к морской воде и в большей степени подвержена выеданию хищниками; однако при недостатке пищи запасы желтка позволяют ей выжить.

В результате исследования состава крови молоди горбуши в процессе ската и откочевки выделены две физиологически разнокачественные группы рыб - "пресноводная" и "морская", имеющие морфологические различия крови.

В пище горбуши обнаружено более 60 видов и групп животных, включающих представителей пресноводной, солоноватоводной и морской фаун. Их соотношение меняется по мере откочевки в морские воды. Представлены конкретные данные видового состава и накормленности молоди в разные годы; рассмотрена их региональная и сезонная изменчивость в зависимости от состояния кормовой базы и численности потребителей. В результате изучения суточного ритма питания оценены рационы горбуши, которые в литоральной зоне в середине июля составили от 2,1 до 11,9 %, в проливе Литке в начале августа - 12-15 %, мористее в конце августа-сентябре - 3-4 % массы тела.

Исследованы биохимические показатели молоди в период ската и откочевки в море. Покатники имеют значительные сезонные и межгодовые различия, обусловленные разной урожайностью и условиями нагула поколений, которые сохраняются и позднее. Изменения химического состава тела молоди по мере ее роста и миграции в море носят волнообразный характер и отражают периоды нагула рыб в отдельных зонах прибрежных вод.

Установлено, что зольный индекс, близкий к 18, свидетельствует о готовности горбуши к скату. Молодь малочисленных поколений имеет более высокую жирность и общую калорийность тела по сравнению с многочисленными; зависимость статистически достоверна. Это обусловлено уровнем обеспеченности пищей разноурожайных поколений.

Глава 5. Кета

Азиатская кета имеет самый продолжительный период ската в море, который начинается в реках о. Хоккайдо в марте и заканчивается в р. Анадырь в сентябре. Различия в сроках ската и длительности пребывания в реках сказываются на биологических показателях молоди, которые в крупных реках выше. Покатная миграция кеты из рек Северо-востока Камчатки приурочена, в основном, к июню-июлю и размеры молоди занимают промежуточное положение: длина 3,6-3,8 см, масса 0,24-0,45 г. Более 80 % рыб начинают питаться в реке, хотя около половины покатников имеют остатки желточного мешка. Для кеты характерна волнообразность интенсивности ската, отмеченная во многих регионах, которая проявляется и в период нагула в морских водах.

Особенность экологии молоди кеты, заключающаяся в длительном периоде нагула в эстуариях рек, в течение которого она периодически мигрирует в морские воды и возвращается обратно, определяет ее распределение в море. Так, после ската обычно происходит накопление значительных по численности стаяк рыб в зонах с высокими градиентами температуры и солености, которые включают как разновозрастных особей, так и молодь других видов, чаще горбушу или кижуча. Миграционные потоки молоди направлены преимущественно вдоль побережий и совпадают с основными течениями.

В прибрежных водах Карагинского залива скатившаяся кета имеет длину 3-5 см и массу 0,25-1,5 г. В июле в прибрежье встречается более разнокачественная, по сравнению с горбушей, молодь кеты. В первые две-три недели темп роста невелик и от июня к июлю длина рыб увеличивается в среднем на 28 %, а масса в 2,5 раза. Различия в темпе роста кеты смежных поколений меньше, чем горбуши, но максимальный рост также наблюдается в начале августа. Суточный линейный прирост в это время составляет около 2 мм, а весовой - 2 г. Наиболее высок темп роста молоди кеты в относительно холодных прикамчатских водах Охотского и Берингова морей, а в более теплых южных регионах он ниже.

У большинства мальков кеты, скатывающихся в Карагинский залив, чешуйного покрова нет, лишь у отдельных рыб на чешуе бывает 1-3 речных склерита. Закладка чешуйной пластинки происходит при средней длине кеты 3,9 см, первый склерит появляется

при 4,4 см, а каждый следующий в период нагула молоди в литоральной зоне при увеличении длины тела на 0,3-0,6 см и мористее - на 1-1,2 см. Приводятся данные о характере прироста склеритов в разных регионах, подтверждающие значительные различия условий нагула в морских прибрежьях.

В прибрежье кета с остатками желточного мешка присутствует практически постоянно, доля таких рыб в июне достигает 72,8 %, а в июле 6,9 %. Масса желтка достигает четверти массы тела. По годам, в среднем, она изменялась от 2 до 5 %, причем в четные годы была ниже. Особи с желточным мешком встречаются на расстоянии 2-3 миль от берега.

Исследование морфологического состава крови кеты позволило установить, что в процессе миграции молоди в морские воды происходит затухание эритропоза и оживление лимфо- и лейкопоза, свидетельствующие о становлении функций крови, приспособленных к жизни в морской воде.

Пищевой спектр кеты в прибрежных водах Камчатки включает более 50 видов и групп животных. В связи с длительным периодом обитания в прибрежье в ее пище долгое время доминируют животные пресноводной и солоноватоводной фауны. Подробно анализируются сезонные и межгодовые изменения пищевого спектра и накормленности кеты в различных зонах и районах прибрежных вод. Отмечается значительное влияние горбуши на питание кеты, последняя проявляет высокую лабильность. Исследована суточная ритмика питания и пищевые потребности молоди в реках, эстуариях и в прибрежных водах. Накормленность и состав пищи кеты определяется гидрологическим режимом рек и прибрежных участков моря, в частности уровнем воды в реке и циклом приливов и отливов, а также освещенностью в ночное время. Суточные рационы в пресных водах варьируют от 3,7 до 16,3 %, а в эстуариях - от 6,4 до 16,5 % массы тела рыб. Обычно снижение уровня обеспеченности пищей в низовьях и эстуариях рек стимулирует миграцию кеты в морские воды.

Длительный скат и нагул в прибрежье определяет значительную разнокачественность молоди, чем объясняются более существенные сезонные и межгодовые различия в содержании химических компонентов в теле кеты по сравнению с горбушей. На основе изменений биохимических показателей кеты в течение нагула в прибрежных водах установлено, что они определяются, главным образом, суммарной численностью одновременно нагуливающейся молоди горбуши и кеты и обострением межвидовых пищевых отношений.

Глава 6. Нерка (красная)

Скат молоди нерки из камчатских рек происходит со второй половины мая по конец августа, в том числе из основных нерковых водоемов - р. Камчатка и оз. Курильское - основная масса молоди скатывается в июне-июле (Бугаев, 1995). В эти же сроки мигрирует в море нерка из рек Северо-востока Камчатки, причем первыми скатываются рыбы старших возрастных групп (1+ и 2+), а позже - сеголетки.

Для нерки характерен кратковременный период нагула в прибрежье, лишь сеголетки обитают дольше. Однако в открытых водах крупных заливов и в пределах 100-мильной зоны молодь нерки нагуливается длительное время - до середины октября, когда температура воды понижается до 6-7°C. В этой зоне рыбы, скатившиеся в этом году, часто встречаются в одних уловах с особями, прошедшими 1-2 года в море.

В прибрежные воды Северо-востока Камчатки скатывается нерка трех возрастных групп: 0+ - 67,4 %, 1+ - 30,2 % и 2+ - 2,4%. Из 18 лет наблюдений в половине случаев доминировали сеголетки (50-100 %), а в остальных - годовики. Большая часть сеголеток, скатившихся в июле, имеет чешую с 1-4 склеритами; рыбы более раннего ската ее не имеют. Чешуя закладывается при длине 3,5-4,2 см (средняя 3,8); первый склерит - 4,1, второй - 4,3, третий - 4,5, четвертый - 4,9, пятый - 5,3, шестой - 5,8 и седьмой - 6,2 см.

Сеголетки нерки обычно крупнее горбуши и кеты; их средняя длина - более 4 см, а масса - около 1 г. Осенью их размеры составляют: длина - 16,7-19,5 см, масса - 52-84 г; на чешуе - 12-16 склеритов. Скатившиеся годовики имеют длину 5,5-11 см и массу 2-15 г, а двухгодовики - 9-12 см и 8-15 г. К осени их размеры увеличиваются до 19 см, 75 г и до 25 см и 180 г, соответственно. Приведены межгодовые изменения размерного состава нерки всех возрастных групп в течение нагула в прибрежных водах. Темп роста нерки высок и близок к таковому кеты, что свидетельствует об экологической близости этих видов. Причем темп роста годовиков выше, чем сеголеток, что связано с кратковременным периодом их нагула непосредственно в литоральной зоне и ранней откочевкой в море.

Лейкоцитарная формула сеголеток нерки при выходе из реки в море характеризуется увеличением числа лимфоцитов и присутствием молодых форм лейкоцитов.

У молоди нерки в прибрежье отмечены относительно широкий пищевой спектр (22 вида) и значительные колебания накормленности. Наиболее широкий спектр и высокая накормленность выявлены у сеголеток; доля пресноводных животных в их пище велика. Видовой состав потребляемых ими организмов в значительной мере сходен с таковым у горбуши и кеты, в то время как у рыб старшего возраста он ближе к кижучу и чавыче, особенно в течение нагула в литоральной зоне. Мористее спектр питания нерки всех возра-

стных групп сходен с таковым горбуши и кеты, и включает, преимущественно, ракообразных. Основу пищи в проливе Литке обычно составляют копеподы и молодь эвфаузиид, а восточнее о. Карагинский - эвфаузииды, гиперииды и личинки крабов.

Исследовано содержание биохимических компонентов тела молоди нерки в возрасте 0+ и 1+, выловленной в эстуариях. Сеголетки, которые нагуливаются здесь дольше, чем годовики, имеют более высокие биохимические показатели.

Глава 7. Кижуч

Скат кижуча из камчатских рек продолжается с конца мая по август (Зорбиди, 1974). Иногда недавно скатившийся кижуч отмечался нами и в сентябре, в частности в Укинской губе. Анализируются сроки покатной миграции и размерные показатели разных возрастных групп этого вида в пределах ареала. Отмечается, что кижуч мигрирует в море при более высоком прогреве вод, по сравнению с другими лососями. Кроме того, в некоторых районах наблюдается скат кижуча в возрасте сеголетка, в том числе из рек Северо-востока Камчатки.

В литоральной зоне в непосредственной близости от устьев рек молодь кижуча нагуливается обычно в течение короткого периода 15-20 суток, тогда как в небольших бухтах и заливах встречается дольше - месяц и более. Интересно, что в относительно закрытых водоемах - Авачинская и Укинская губа - кижуч может обитать более двух месяцев. Лишь осеннее выхолаживание прибрежных вод вынуждает его мигрировать в открытое море. По этой причине азиатский кижуч нагуливается в прибрежье относительно непродолжительный период - около двух месяцев, что в два раза короче такового у кижуча Северной Америки.

В Карагинском заливе молодь кижуча была представлена рыбами следующих возрастных групп: 0+ - 3,0 %, 1+ - 50,8 %, 2+ - 44,9 % и 3+ - 1,3 %. Скатившиеся сеголетки имели длину 2,4-6,7 см и массу 0,128-2,94 г, четырехлетки, соответственно, 11-16 см и 15-40 г. Рыбы основных возрастных групп (1+ и 2+) скатывались при длине 6-12 см и массе 3-24 г. Ко времени откочевки из Карагинского залива средняя длина кижуча составляет 22 см, масса 120 г; отдельные рыбы достигают 30 см и 320 г. В работе представлены данные о сезонных и межгодовых изменениях размерного состава разных возрастных групп.

Кижуч обладает очень высоким темпом роста, близким к таковому у горбуши, что связано, по нашему мнению, со сходной продолжительностью морского периода жизни этих видов. Наиболее высокий темп роста наблюдается в августе-начале сентября; суточ-

ный линейный прирост составляет 1,5-2 мм, весовой - 1,5-3 г. При сравнении темпа роста кижуча в относительно закрытых (Авачинская губа) и открытых (Карагинский залив) прибрежных водоемах установлено, что в первых он на 20-30 % ниже. Это связано с различным уровнем обеспеченности молоди пищей.

Приведены первые данные о морфологическом составе крови сеголеток кижуча, пойманных в р. Хайлоля и ее эстуарии.

В прибрежных водах Камчатки пищевой спектр кижуча включает более 40 видов животных, причем основу пищи во всех зонах составляет молодь рыб. В литоральной зоне, кроме того, встречаются насекомые, мизиды и гаммариды; в небольших бухтах и заливах и мористее - личинки крабов, эвфаузииды, гиперииды, копеподы и другие ракообразные. В некоторые годы в пище кижуча среди рыб велика доля сеголеток горбуши, кеты и нерки.

Глава 8. Чавыча

Чавыча - наиболее слабо изученный в Азии вид р. *Oncorhynchus*. Наблюдения за ее скатом из рек не проводятся и об их сроках можно судить лишь по времени обнаружения в морских прибрежьях. В Авачинской губе молодь чавычи появляется во второй половине июня и встречается до августа. В эти же сроки она встречается у берегов Северо-востока и Юго-запада Камчатки, причем здесь обнаружены и скатившиеся сеголетки. По данным А.И.Сынковой (1951) из р. Камчатка молодь чавычи может скатываться с середины мая.

Обычно чавыча в прибрежье встречается в совместных скоплениях с кижучем. Скопления ее невелики и в некоторых районах (Укинская губа) молодь на длительный период задерживается в непосредственной близости от берега. В прибрежных водах чавыча нагуливается до середины октября, мигрируя в открытые воды Берингова моря лишь с понижением температуры воды до 6,2-6,5°C.

В прибрежных водах Карагинского залива возрастной состав чавычи включал сеголеток (0+) - 3,5 %, двухлеток (1+) - 71,9 % и трехлеток (2+) - 24,6 %. Более высокая доля сеголеток (50,6 %) была отмечена в июле-августе 1987 г. в эстуарии р. Большая (Западная Камчатка). Длина сеголеток чавычи в литоральной зоне Карагинского залива изменялась от 3 до 7,5 см, масса - от 0,255 до 4,11 г. Суточный линейный прирост в течение первого месяца нагула составил 0,87 мм, весовой - 82 мг. Средние размерно-весовые показатели старших рыб были: 1+ - 10 см и 7,5 г; 2+ - 11 см и 15 г. Средний суточный линейный прирост в течение почти трехмесячного периода нагула составлял около 1,5 мм, весовой - 1,4-

1,6 г (2,1 %). Максимальный темп роста молоди - 1,84 мм и 2,32 г, отмечен во второй декаде августа, когда чавыча полностью покинула прибрежные воды.

Для молоди чавычи практически в течение всего периода нагула характерно хищное питание. Основой пищи является молодь различных видов рыб: сельди, мойвы, песчанки, бычков, корюшек, минтая, горбуши и кеты. В литоральной зоне в ее пище часто встречаются мизиды, гаммариды, насекомые и копеподы, а мористее - эвфаузииды, гиперииды и личинки крабов. Приводятся сравнительные данные о составе пищи молоди чавычи в разных районах прибрежных вод Азии и Северной Америки.

Часть 3. Факторы, регулирующие выживание и продукцию поколений

Анализируются данные о величине смертности лососей в морской период жизни и рассматривается влияние некоторых факторов среды, как отдельно так и в комплексе, на формирование численности и продукции поколений.

Глава 9. Внутривидовые и межвидовые отношения молоди лососей

Пищевые отношения молоди тихоокеанских лососей складываются на основе питания сходной пищей - пищевая конкуренция, и на основе системы "хищник-жертва". Первый тип отношений характерен для молоди сходного размера и физиологического состояния, а второй - разного размера и физиологического состояния. Оба вида пищевых отношений лососей существуют в течение достаточно длительного периода нагула, но первый - дольше.

9.1. Пищевая конкуренция. Обычно основную часть пищи молоди лососей разных видов составляют лишь несколько видов животных. Это связано как с экологическими особенностями жертв, так и с избиранием потребителями отдельных организмов. Подробно рассматривается избирательность питания молоди наиболее высокочисленных видов - горбуши и кеты - в течение нагула в прибрежных водах Камчатки. Отмечена высокая избирательность некоторых ракообразных в литоральной зоне - *Pseudocalanus minutus*, *Eurytemora herdmanni*, *Paracalanus parvus*, *Harpacticoida* и мористее - *Parathemisto japonica*, *Thysanoessa inermis*, *Calanus plumchrus*. Обсуждаются подобные сведения из других регионов.

В прибрежных водах Северо-востока Камчатки молодь лососей разного возраста отдельных видов нагуливается в различные сроки (табл. 1), что в значительной степени снижает напряженность пищевых отношений. Тем не менее в течение длительного перио-

да разные виды образуют многовидовые скопления и питаются сходной пищей. Анализ сходства пищи двух групп пищевых конкурентов - горбуши-кеты и нерки-кижуча-чавычи - позволил установить, что обострение пищевой конкуренции между видами в обоих группах обычно наблюдается в годы нагула урожайных поколений горбуши. Этот вид не только оказывает влияние на формирование численности и биологических показателей других лососей, но и на собственную структуру. Наибольшее воздействие проявляется, когда молодь лососей обитает в 15-мильной прибрежной зоне и питается преимущественно морскими ракообразными. Приводятся конкретные примеры ситуаций, возникающих при различной численности потребителей и разном состоянии кормовой базы.

Таблица 1

Сроки нагула молоди лососей в различных частях прибрежных вод Корфо-Карагинского района

Вид	Возраст	Литоральная зона	Открытая часть Карагинского залива
Горбуша	0+	июнь (реже 25 мая) - 10 (20) июля	10 июля - 10 (20) сентября
Кета	0+	10 (20) июня - 30 июля (20 августа)	1 августа - 20 сентября
Нерка	0+	15 июля (25 июня) - 10 августа	10 августа - сентябрь
	1+ и 2+	20 июня - 25 июля	25 июля - 10 октября
Кижуч	0+	20 июня - 25 июля	15 августа - 5 сентября
	1+, 2+ и 3+	20 июня - 15 августа (5 сентября)	1 августа - 20 сентября
Чавыча	0+	20 июня - 10 августа	5 августа - ?
	1+ и 2+	(20 июня) 10 июля - 20 (30) августа	20 августа - 15 октября

9.2. Отношения "хищник-жертва" среди молоди лососей возникают еще в пресных водах и наблюдаются в течение непродолжительного периода в прибрежье. "Хищником"

является молодь кижуча, чавычи и нерки старших возрастных групп, а "жертвой" - сеголетки горбуши, кеты и нерки. Эти отношения отмечены в эстуариях семи рек Карагинского района в течение семи лет (период 1976-1988). Определены величины выедания молоди горбуши и кеты молодь кижуча, чавычи и нерки, которые составили для горбуши от 0,13 (Вироваяя, 1979) до 21 % (Хайлоля, 1978) и для кеты от 0,24 (Русакова, Хайлоля, 1979) до 8 % генерации (Белая-Кичига, 1976).

Глава 10. Молодь лососей в прибрежных экосистемах

В прибрежных водах молодь лососей с одной стороны выступает как потребитель зоопланктона, личинок и мальков рыб, а с другой - как жертва для хищных рыб и птиц.

10.1. Потребитель зоопланктона. Активное потребление ракообразных, пелагических личинок рыб и донных животных начинается в эстуариях и прибрежье через одну-две недели после ската молоди лососей. Из-за активной структуры эстуариев нами произведена оценка потребления лососями кормовых организмов в небольшом заливе Уала и в Карагинском заливе в годы нагула поколений различной численности: 1987 г. - неурожайного и 1988 г. - урожайного. Для расчета продукции планктона использован коэффициент П/Б=4. Установлено, что в заливе Уала молодь горбуши и кеты (основными видами) ежедневно выедается: сразу после ската - около 1,3 %, а к концу нагула - 2,1 % биомассы планктонных животных. Общие потребности молоди в течение нагула (30 сут) составили в 1987 г. 11,25 т и в 1988 г. - 757,5 т. Потребление корма в течение всего периода нагула (40 сут) молодь всех видов лососей в Карагинском заливе в 1987 г. достигало 457,2 т и в 1988 г. - 14075,4 т, что составляет, соответственно, 1,01 и 27,3 % общего запаса планктонных животных в эти годы.

Расчитаны пищевые потребности заводской молоди лососей в Авачинской губе для построенных и строящихся рыбоводных заводов в бассейнах рек Авача и Паратунка, которые оценены в 414,4 т после достижения каждым заводом проектной мощности. Из этого количества для кеты необходимо 88,2 %, кижуча 4,5 % и нерки 7,3 %.

10.2. Потребитель личинок и мальков рыб. Анализируется выедание молодь лососей личинок и молоди некоторых промысловых рыб: сельди, мойвы, корюшек, камбал, минтая и песчанки. Подробно описаны случаи питания молоди лососей сельдью, а также другими рыбами, и предпринята попытка оценки величины ущерба. В прибрежных водах Камчатки молодь лососей поедает личинок и мальков сельди в течение длительного периода - с июня по сентябрь. Установлено, что значительное выедание личинок сельди от-

мечалось в 1981, 1983, 1987 и 1989 гг., а максимальное в 1982 г., когда сельдь потреблялась молодью всех видов лососей (Карпенко, Махименков, 1991).

К сожалению, в настоящее время мы не располагаем достаточно репрезентативными материалами о влиянии молоди лососей на структуру ихтиоценоза и формирование численности других рыб (кроме сельди). Эти вопросы только начали изучаться (Махименков, Piskunova, 1995).

10.3. Жертва хищников. Настоящий раздел посвящен оценке выедания и влияния хищников на формирование биологической структуры популяций молоди лососей. В прибрежных водах Камчатки, как и в других регионах Азии, наибольшее влияние хищники оказывают на высокочисленные виды лососей - горбушу и кету. Доказано, что хищные рыбы в большей степени поедают более мелкую молодь со значительными остатками желточного мешка (различия статистически достоверны) (Карпенко, 1982). В Карагинском заливе основными хищными рыбами - гольцом и азиатской корюшкой, уничтожается 11,2-28,8 % генерации горбуши, 1,8-16,8 % кеты и значительное количество сеголеток нерки. В эстуариях некоторых рек, преимущественно сильно стратифицированных, величина элиминации от хищников может достигать 60-70 % генерации. Общее количество съеденной молоди горбуши в течение 18-летнего периода составило 115,4 млн. экз., кеты - 51,25 и нерки - 3,89 млн. экз.

Хищные рыбы оказывают двойное воздействие на молодь лососей - поедая более мелких рыб, они влияют на размерную структуру и, кроме того, снижают численность, улучшая обеспеченность пищей оставшейся молоди.

Оценить величину выедания молоди лососей птицами и млекопитающими в настоящее время невозможно, сведения об этом фрагментарны. По нашему мнению, оно вряд ли может быть значительным.

Глава 11. Особенности формирования численности и продукции лососей в ранний морской период жизни

11.1. Факторы, регулирующие выживание молоди лососей. Смертность молоди лососей в ранний морской период жизни определяется влиянием гидрологического режима, состояния кормовой базы и выедания хищными рыбами, а в последние годы отмечено паразитарное заболевание молоди. Рассмотрены примеры влияния этих факторов на выживание поколений горбуши и кеты. Установлена корреляция между температурой прибрежных вод и величиной возврата лососей во многих регионах, в том числе и для горбу-

ши на Восточной Камчатке ($r=0,82$). Прямое воздействие температуры и солености проявляется крайне редко лишь при аномальных их отклонениях, а чаще опосредовано - через развитие кормовых организмов. В годы раннего ската, при несовпадении его со сроками массового развития зоопланктона, наблюдается высокая элиминация молоди горбуши, отмеченная для поколений 1976, 1978 и 1984 гг. Оптимальные условия складываются в тех случаях, когда биомасса мезопланктона в июне составляет не менее 200 мг/м³, а в июле - 400 мг/м³.

В Карагинском районе Северо-востока Камчатки хищными рыбами уничтожается в реках до 22 % и в море до 30 % молоди горбуши, а также - до 16,8 % кеты и значительное количество сеголеток нерки. Вероятно, в 1981 и 1983 гг., когда хищниками было съедено, соответственно, 12,5 и 13,9 млн. мальков кеты, доля изъятия была выше. Более высокая смертность кеты от хищников, по сравнению с горбушей, связана как с длительным периодом нагула в прибрежье, так и с ее поведением (Magnhagen, 1988).

С 1987 г. отмечается массовое заражение молоди лососей в прибрежных водах Северо-востока Камчатки личинками трематод *Cryptocotyle sp.*, причем заражаются все виды лососей. Установлено, что заражение происходит в прибрежье, где молодь поедает личинок донных животных инвазированных паразитом. Наибольшая интенсивность инвазии отмечается в период обитания молоди в небольших бухтах и заливах, где часть ее элиминирует от этого заболевания. Максимальное за период наблюдений количество личинок трематод у одной особи горбуши составило 163, кеты - 263, нерки - 157, кижуча - 175 и чавычи - 150 экз. С 1990 г. инвазированные рыбы встречаются и среди взрослых лососей, чаще поражены кета, горбуша и нерка. Такие особи не идут в обработку, что ведет к снижению количества готовой продукции. С целью принятия мер по снижению степени влияния заболевания на продуктивность лососей необходимо провести исследования по видовому определению паразита и уточнению его жизненного цикла.

11.2. Оценка смертности горбуши в морской период жизни. Для определения величины выживаемости поколений наиболее удобным видом тихоокеанских лососей является горбуша. Простой метод оценки смертности заключается в расчете кратности возврата поколений. Кратность возврата 18 поколений горбуши Карагинского района изменялась от 0,2 до 16,2, что свидетельствует о большой вариабельности условий обитания молоди в пресноводный и ранний морской периоды жизни, в течение которых происходит основная элиминация поколений. Изменчивость кратности возврата урожайных поколений меньше - от 1,9 до 9,0 (средняя 3,96, против 6,3 для неурожайных). Это естественно, молодь уро-

жайных поколений в меньшей степени подвержена неблагоприятному воздействию лимитирующих факторов, так как попадает в более разнообразные условия, в том числе и благоприятные, за счет продолжительного ската.

Разработка и освоение методов прямого учета молоди в различные периоды жизненного цикла позволили оценить смертность семи поколений горбуши в течение раннего (в первые 40-45 сут) и дальнейшего морского (около 360 сут) периодов жизни. В прибрежных водах смертность неурожайных поколений (четных лет) была обычно ниже, чем урожайных (нечетных лет); причем чаще она была ниже, чем в открытых морских водах (табл. 2). В первоначальный период в прибрежье она изменялась от 53,1 до 94,4 % и в последующий период в море - от 55,4 до 95,8 %, а в целом - от 83,6 до 98,7 % численности рыб. Размах колебаний смертности горбуши Карагинского района оказался несколько больше такового, определенного Р.Паркером (Parker, 1968) для трех поколений горбуши р. Бела Кула.

Таблица 2

Смертность горбуши поколений 1986 - 1992 гг. в морской период жизни

Поколение	Численность, млн. экз.				Смертность, %		
	производители	покатников	молоди	возврат	прибрежье (40 - 45 сут.)	море (в оставшийся период)	общая
1986	1,34	33,5	12,33	5,5	63,2	55,4	83,6
1987	28,5	4104,0	231,7	62,5	94,4	73,0	98,7
1988	1,83	295,5	99,55	21,3	66,3	78,6	92,8
1989	18,9	1631,3	-	86,7	-	-	94,7
1990	8,8	328,2	153,8	6,4	53,1	95,8	98,0
1991	29,3	2105,2	432,6	41,8	79,5	90,3	98,0
1992	1,98	-	82,51	9,4	-	88,6	-

11.3. Методы корректировки прогнозов величины нерестовых подходов лососей. В настоящее время прогнозирование величины промыслового возврата лососей производится за два года до подхода поколений к нерестовым водоемам. По этой причине основными данными для расчета является численность отнерестовавших производителей и в большинстве случаев, в частности для горбуши, используются различные модели, преимущественно модель Рикера (1979). Позднее, по мере получения дополнительной информации, производится корректировка прогноза, на основании учета численности поколения в разные периоды жизненного цикла, в том числе и в морских водах.

С этой целью выполнен анализ степени значимости факторов среды в формировании численности поколений горбуши Карагинского района, что позволило выявить основные из них, которые и учитывались при корректировке величины нерестовых подходов. Выполнен регрессионный анализ 16 параметров, отражающих условия формирования численности поколений. Установлена достоверная корреляция величины нерестовых подходов горбуши с численностью родителей ($r=0,70$), покатников из р. Хайлюля ($r=0,73$) и молоди в прибрежье ($r=0,67$). Оценено значение различных факторов в формировании численности поколений. Величина возврата горбуши определяется численностью родителей, молоди и условиями ее нагула после ската. Рассчитаны уравнения зависимости величины возврата, которые имеют вид:

$$1. R = aE + bK \quad \text{и} \quad 2. R = aE + bK + c,$$

где R - численность промыслового возврата, млн. рыб;

E - численность отнерестовавших производителей, млн. рыб;

K - численность молоди в прибрежье, улов на замет закидного невода, экз;

a, b и c - коэффициенты, которые в зависимости от длительности используемого ряда наблюдений имели различные значения.

По этим уравнениям произведена корректировка величины промыслового возврата горбуши 13-ти поколений с годовой заблаговременностью. При отсутствии аномальных отклонений факторов среды, определяющих выживание молоди, уточнение прогнозной величины дает удовлетворительный результат. Так, из шести урожайных поколений горбуши лишь для поколения 1985 г. отклонение фактического возврата от прогнозируемого составило 46,2 %, а в остальных случаях не превысило 10 % (рис. 2). Для семи неурожай-

ных поколений точность прогностической оценки обычно была ниже, особенно в случаях аномальных отклонений условий нагула молоди.

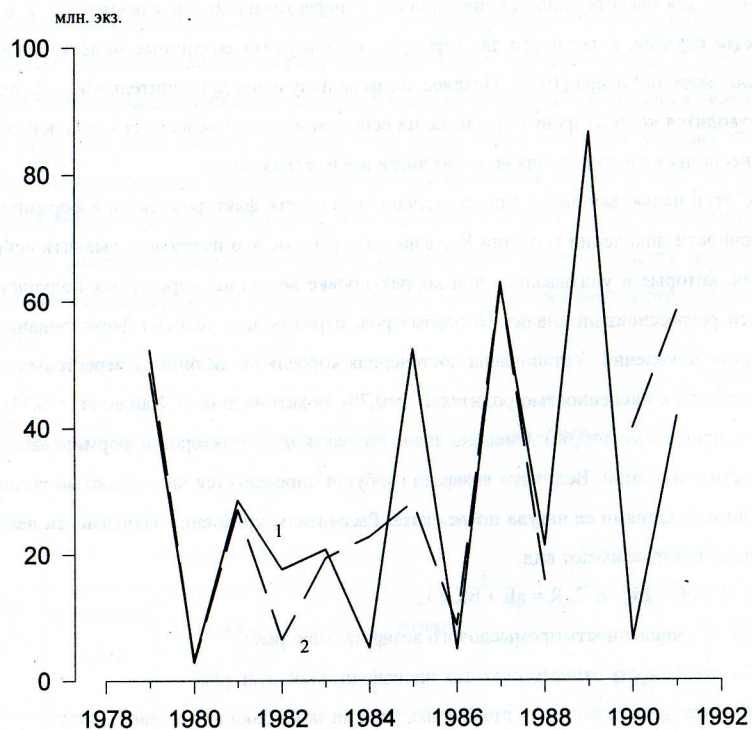


Рис. 2. Фактическая (1) и прогнозируемая по результатам учета молоди в прибрежье (2) величины промыслового возврата горбуши Карагинского района

Более поздняя корректировка прогнозируемых величин производилась по результатам осенних траловых учетов (сентябрь) молоди в юго-западной части Берингова моря. Обычно при соблюдении сроков и методики тралений фактические величины подходов совпадали с прогнозными. Однако в некоторые годы, когда молодь лососей задерживалась в прибрежье (1987 и 1988 гг.), численность рыб занижалась. В более поздний период нагула

оценка численности поколений отдельных регионов затруднительна из-за смешиваемости стад. Тем не менее, несомненно, учет преднерестовых скоплений лососей целесообразен, так как позволяет скорректировать не только объемы их вылова в отдельных регионах, но также сроки и динамику хода разных популяций и, соответственно, производить установку приемных мощностей.

11.4. Мероприятия по повышению выживания и продуктивности лососей включают три основных направления: 1 - биологическую мелиорацию, 2 - искусственное воспроизводство и 3 - рациональное использование запасов.

Для снижения величины ущерба в течение ската и миграции молоди лососей в море рекомендуется производить отлов хищных рыб. В зависимости от вида хищника, его биологических и поведенческих характеристик избираются орудия и техника лова. Кроме того, учитываются геоморфологические и гидрологические особенности рек, их эстуариев, а также условия формирования скоплений каждого из хищников. Эффективность биомелиорации оценивалась нами по величине возможного увеличения вылова лососей при условии сохранения их молоди от пресса основных хищных рыб - гольца и корюшек. Ограничение пресса хищников могло бы увеличить вылов горбуши в Карагинском районе в течение прошедшего 18-летнего периода на 32,5 тыс. т, кеты на 44,9 тыс. т и нерки на 2,9 тыс. т - всего более 80 тыс. т, что равно годовому их вылову на Камчатке в некоторые годы. Подобные оценки выполнены для некоторых районов Сахалина, где по нашему мнению, биомелиорация должна иметь наибольшую эффективность, особенно по сохранению заводской молоди лососей.

В настоящее время в прибрежные воды северной части Тихого океана выпускается более 5,5 млрд. мальков лососей шести видов (Heard, 1995). Рыбоводными заводами России выпускается около 16 % от этого количества, причем разводится практически исключительно кета и горбуша, в основном на Сахалине и Курильских островах. Для повышения эффективности лососеводства рекомендуется ряд мер, соблюдение которых не только целесообразно, но и необходимо. Во-первых: проектирование и строительство заводов должно осуществляться лишь в местах, где естественные популяции находятся в депрессивном состоянии и их восстановление без искусственного воспроизводства признано маловероятным. Прибрежные кормовые ресурсы должны быть достаточными для заводских и нативных популяций. Во-вторых: определение мощности заводов и биотехника разведения должны учитывать ход природных биологических процессов, включающих сроки наступления биологической весны, численность и биологические циклы возможных

конкуренентов и хищников молоди лососей, а также гидрологические особенности прибрежных районов. В-третьих: после пуска завода все вышеперечисленные меры должны носить характер мониторинга, предусматривающий ежегодное или сезонное внесение изменений в рыбоводный процесс, с целью повышения эффективности рыбоводства и сохранения сбалансированности природных экосистем.

Перечисленные выше мероприятия требуют рационального использования запасов лососей, предусматривающего оптимальное допустимое изъятие промыслом взрослой части стада, сохранение достаточного уровня воспроизводства и надежное прогнозирование. Для этого важен мониторинг численности лососей на отдельных этапах жизненного цикла, который целесообразно проводить на модельных полигонах.

Основные выводы

1. Молодь лососей азиатских стад разных видов и разного возраста скатывается из рек и нагуливается в прибрежных водах в неодинаковые сроки, что позволяет полнее использовать кормовые ресурсы эстуариев и прибрежий и снижает напряженность пищевых отношений. Первыми мигрируют в море горбуша и нерка старших возрастных групп (1+ и 2+), позднее кета, кижуч и сеголетки нерки, а последней - чавыча. Продолжительность прибрежного обитания разных видов различается: наиболее короткий период нагула у горбуши, нерки и кижуча старшего возраста, а кета, сеголетки нерки и чавыча встречаются в прибрежных водах дольше - до осени.

2. Температурный оптимум для молоди всех видов лососей составляет 8-12,5°C, хотя она способна выдерживать как более низкую, так и более высокую температуру. Повышение температуры воды в эстуариях и прибрежье стимулирует миграцию молоди лососей в более мористые и холодные воды бухт и заливов, а ее снижение осенью - в открытое море. Распределение и поведение молоди лососей определяется комплексом факторов, включающих изменения как среды обитания, так и физиологического состояния молоди.

3. Скатившаяся в море молодь лососей разных видов имеет значительную вариабельность по размерам и сложную возрастную структуру. Горбуша и кета попадает в море только в возрасте сеголетка, а нерка, кижуч и чавыча включают 3-4 возрастные группы. В прибрежных водах Северо-Востока Камчатки возрастной состав нерки включал: 0+ - 67,4 %, 1+ - 30,2 % и 2+ - 2,4 %; кижуча: 0+ - 3,0 %, 1+ - 50,8 %, 2+ - 44,9 % и 3+ - 1,3 %; чавычи: 0+ - 3,5 %, 1+ - 71,9 % и 2+ - 24,6 %.

Среди сеголеток отмечена значительная доля особей с остатками желточного мешка, особенно у молоди кеты. Это обстоятельство с одной стороны обеспечивает выживание молоди при недостатке пищи, а с другой - такие рыбы менее жизнестойки, так как в большей степени подвергаются выеданию хищниками.

4. В течение нагула в прибрежных водах для молоди всех видов лососей характерно повышение темпа роста, который достигает максимума в начале августа - в период освоения молодью кормовых ресурсов открытых бухт и заливов. При сравнении темпа роста разных видов установлено, что наиболее высок он у горбуши и кижуча, имеющих более короткий период морской жизни. Более высоким темпом роста обладает молодь лососей в прибрежных водах западной и северо-восточной Камчатки, а низким - в южных районах ареала, что, вероятно, обусловлено различиями в распределении энергии, поступающей с пищей и используемой на рост и стандартный обмен, в связи с неодинаковыми температурными условиями регионов.

5. Пищевой спектр молоди лососей включает представителей пресноводной, солоноватоводной и морской фауны и его изменения обусловлены как условиями формирования кормовой базы, так и миграцией молоди из прибрежий в открытое море. Наиболее разнообразен пищевой спектр горбуши и кеты. Нерка, кижуч и чавыча имеют относительно узкий спектр питания, причем два последних вида рано переходят на хищное питание, поедая, в частности, сеголеток горбуши, кеты и нерки.

В течение нагула в прибрежных водах суточные рационы молоди лососей возрастают с 3-10 % массы тела, достигая максимума в августе - 12-15 %, в период освоения кормовых ресурсов открытых вод и перехода на питание морскими ракообразными, и снижаются к осени до 3-4 %. Обычно недостаток пищи в эстуариях стимулирует миграцию молоди в море. Биохимические показатели молоди лососей повышаются в процессе нагула в морских водах и обычно у рыб неурожайных поколений они выше.

6. Миграции, темп роста, состав пищи и биохимические показатели молоди лососей в процессе откочевки из прибрежий имеют сходную волнообразную изменчивость, связанную с освоением кормовых ресурсов каждой из зон прибрежных вод. Эта особенность экологии молоди играет значительную роль в формировании численности и стартовой продукции поколений.

7. Пищевые отношения молоди тихоокеанских лососей включают пищевую конкуренцию и отношения "хищник-жертва". Напряженность пищевой конкуренции определяется, в основном, урожайностью молоди наиболее высокочисленного вида - горбуши. Она

оказывает влияние на формирование численности и биологических показателей других лососей, а также и на собственные качественные показатели. Наибольшее воздействие проявляется в период нагула молоди в прибрежной 15-мильной зоне, где все виды лососей проявляют высокую пищевую активность.

В прибрежных водах Карагинского залива молодь кижуча, чавычи и нерки старших возрастных групп поедает в отдельные годы от 0,13 до 21 % покатников горбуши и от 0,24 до 8 % покатников кеты.

8. Основными лимитирующими факторами в ранний морской период жизни тихоокеанских лососей являются гидрологический режим, состояние кормовой базы и выедание хищниками, а также паразитарные заболевания молоди. Прямое воздействие температуры и солености прибрежных вод на выживание молоди лососей отмечается крайне редко, лишь в случаях аномальных отклонений. Чаше оно проявляется опосредовано, через развитие кормовых организмов. Хорошие условия для выживания молоди отмечены при биомассе планктона в июне не менее 200 мг/м³, а в июле - 400 мг/м³. Оценить степень элиминации поколений лососей от прямого воздействия гидрологического режима или кормовой базы затруднительно, но в отдельные годы оно может быть определяющим в формировании численности и продукции взрослых рыб.

В прибрежных водах Северо-Востока Камчатки хищными рыбами уничтожается до 28 % генерации горбуши и до 17 % кеты, причем в эстуариях некоторых рек элиминация превышает 50 %, что позволяет считать этот фактор одним из важнейших в формировании урожайности поколений. В последние годы отмечено массовое заболевание молоди лососей личинками трематод *Cryptocotyle sp.*, влияющее как на численность поколений, так и на товарное качество лососей.

9. Решающую роль в формировании урожайности поколений лососей играют первые нагульные водоемы - эстуарии, куда молодь попадает сразу после ската из рек. Вследствие большой активности водных масс, подверженных влиянию речного стока, приливов-отливных и постоянных течений оценить кормовые ресурсы эстуариев - крайне сложная задача. Для ее решения необходимы специальные детальные исследования. Суточное потребление кормовых организмов молодь лососей в небольших бухтах составляет 1,3-2,1 % общей биомассы планктона. Потребление корма в течение 40 сут нагула в крупных заливах (например Карагинском) составляет от 1 до 27,3 % общего запаса планктонных животных и зависит от численности основного потребителя - молоди горбуши. Пищевые

потребности молоди лососей необходимо учитывать при проектировании и строительстве рыбоводных заводов в конкретных регионах.

10. Молодь тихоокеанских лососей оказывает существенное влияние на формирование урожайности поколений некоторых промысловых рыб - сельди, мойвы, минтая, корюшек и камбал, выедавая в значительном количестве личинок и мальков этих видов. Установлено, что в начале 80-х годов этот фактор явился одним из основных, обусловивших низкую выживаемость сеголеток Корфо-карагинской сельди. Сходная ситуация отмечена и в начале 90-х годов. Степень воздействия молоди лососей на другие виды пока не определена.

11. Изменчивость кратности возврата горбуши урожайных поколений ниже (1,9-9,0), чем неурожайных (0,2-16,2), что обусловлено большей продолжительностью их ската и более высокой вариабельностью условий нагула молоди в первые недели жизни в море.

По данным прямого учета смертность семи поколений горбуши Карагинского района в начальные 40-45 сут обитания в море составляет 53,1-94,4 % и в остальные 360 сут - 55,4-95,8 % численности рыб. Учет величины смертности в совокупности с экспертной оценкой условий нагула молоди в ранний морской период жизни используются при корректировке величины нерестовых подходов горбуши.

12. Основой повышения выживаемости молоди и увеличения продуктивности отдельных стад является комплекс мер, включающих биологическую мелиорацию, искусственное разведение и рациональное использование запасов лососей. Они необходимы как для поддержания высокого уровня воспроизводства естественных популяций, так и при заводском разведении. Их применение должно предусматривать сохранение сбалансированности природных экосистем, хозяйственное использование которых должно быть направлено на расширенное воспроизводство, для чего целесообразен мониторинг популяций в модельных водоемах.

Практические рекомендации

1. В зависимости от геоморфологических и гидрологических особенностей прибрежных вод различных регионов Дальнего Востока целесообразно применять разные орудия для лова молоди лососей. В эстуариях и вблизи них наиболее эффективными являются закидные невода различных модификаций; в небольших бухтах и заливах - близнецовый трал и лов молоди на свет; в крупных заливах - кошельковые невод, а также близнецовый трал; в открытых зонах морей - пелагические тралы, работающие в поверхностном режи-

ме. Продолжительность использования тех или иных орудий лова в различных зонах прибрежных вод разных регионов обуславливается особенностями экологии молоди лососей, а также межгодовыми изменениями сроков нагула.

Для оперативной дифференциации уловов по видам автором разработаны полевые определительные таблицы для молоди лососей размером 3-15 см в эстуариях и непосредственной близости от берега и 15-30 см - мористее. Уточнение видовой принадлежности рекомендуется производить при камеральной обработке по предлагаемому автором описанию видов.

2. Корректировку величины промысловых подходов горбуши Карагинского района рекомендуется производить по оригинальной методике, основанной на результатах учета молоди в прибрежье и экспертной оценке условий ее нагула. Используется метод расчета линейных уравнений зависимости величины возврата от численности родителей и молоди, который позволяет получать уточнение с годовой заблаговременностью. Знак отклонения фактического возврата от прогнозируемого определяется на основе экспертной оценки условий нагула молоди. При оценке условий выживания и формирования продукции поколений используется большой фактический материал по экологии молоди пяти видов тихоокеанских лососей. Позже уточнение прогноза производится по результатам осенних траловых учетов молоди и весенне-летних преднерестовых скоплений взрослых рыб в период анадромных миграций. Аналогичная схема корректировки промысловых подходов горбуши и других видов лососей может применяться в других регионах их ареала.

3. Оценка смертности горбуши отдельных поколений позволяет определить возможную численность возврата и вскрыть причины колебаний их урожайности. Значительная вариабельность выживаемости поколений, обусловленная неодинаковым воздействием регулирующих факторов, способствует выяснению степени влияния каждого фактора. Для ликвидации негативного их воздействия рекомендуются биологическая мелиорация и искусственное разведение, которые должны применяться с учетом местных климатических и экологических условий. Кроме того, для повышения уровня воспроизводства стад крайне необходимо рациональное использование существующих запасов. Все, в комплексе, позволяет рекомендовать проведение регулярных мониторинговых исследований на модельных полигонах в разных регионах воспроизводства тихоокеанских лососей.

По теме диссертации опубликованы следующие основные работы:

1. Карпенко В.И. О питании молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Камчатки // Биология моря. 1979. N5. С.30-38.
2. Карпенко В.И. Кормовая база и питание молоди горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) и кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) в прибрежных водах Карагинского залива Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1981. Т.21. Вып.4. С.675-686.
3. Карпенко В.И. Суточный ритм питания молоди лососей в начальный период ее морской жизни // Вопр. ихтиологии. 1982а. Т.22. Вып.2. С.323-325.
4. Карпенко В.И. Величина выедания молоди лососей хищными рыбами // Рыбное хоз-во. 1982б. N4. С.41-42.
5. Карпенко В.И. Факторы, определяющие выживаемость и численность тихоокеанских лососей в прибрежных водах Камчатки // В кн.: Тез. докл. Всесоюз. конф. по теории формирования численности и рац. исполз. стад пром. рыб. М. 1982в. С.158-159.
6. Карпенко В.И. Роль хищных рыб в формировании численности лососей Восточной Камчатки // В кн.: Биология шельфовых зон мирового океана. Тез. докл. Второй конф. по морской биологии. Владивосток. 1982г. С.18-19.
7. Карпенко В.И. Особенности биологии молоди кижуча, нерки и чавычи в прибрежных водах Восточной Камчатки // Биология моря. 1982д. N6. С.33-41.
8. Карпенко В.И. Питание хищных рыб и их влияние на молодь лососей в прибрежных водах Берингова моря // В кн.: Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Владивосток. 1982е. С.104-113.
9. Карпенко В.И. Биология молоди тихоокеанских лососей в прибрежных водах Камчатки // Автореф. дис. канд. биол. наук. Тихоок. НИИ рыбн. х-ва и океаногр. Владивосток. 1983а. 22с.
10. Карпенко В.И. Размерно-возрастной состав некоторых рыб в прибрежных водах Карагинского залива // В кн.: Биологические ресурсы шельфа, их рац. исполз. и охрана. Тез. докл. Второй рег. конф. мол. ученых Дальнего Востока. 1983б. С.37.
11. Карпенко В.И. Метод определения величины промыслового возврата горбуши с учетом условий нагула молоди // В кн.: Биологические проблемы Севера. Тез. докл. X Всес. Симпозиума. Магадан. 1983в. Ч.2. С.183-184.
12. Карпенко В.И. Влияние факторов среды на формирование качественных показателей молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* (*Salmonidae*) в прикамчатских водах Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1983г. Т.23. N5. С.813-820.

13. Бугаев В.Ф., Карпенко В.И. Некоторые данные о скате и питании сеголеток нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) (Salmonidae) в устье реки Камчатки // Вопр. ихтиологии. 1983д. Т.23. №6. С.1031-1034.

14. Карпенко В.И., Пискунова Л.В. О значении макропланктона в питании молоди лососей рода *Oncorhynchus* (Salmonidae) и их пищевых отношениях в юго-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 1984. Т.24. Вып.5. С.759-766.

15. Карпенко В.И., Сафронов С.Г. О молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) (Salmonidae) из прибрежных вод Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1985. Т.25. Вып.3. С.515-517.

16. Карпенко В.И. Некоторые методы определения мощности нерестовых подходов горбуши // В кн.: Исслед. и рац. использ. биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания техн. средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана. Тез. докл. Владивосток. 1985. С.37.

17. Карпенко В.И. Изменчивость роста молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) и кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) в прибрежный период жизни // Вопр. ихтиологии. 1987а. Т.27. Вып.2. С.230-238.

18. Карпенко В.И. Предварительные данные о пищевых потребностях заводской молоди лососей в Авачинской губе // В кн.: Биол. ресурсы камчатского шельфа, их рац. использование и охрана. Тез. докл. научно-практ. конф. Петропавловск-Камчатский. 1987б. С.65-67.

19. Карпенко В.И., Сафронов С.Г., Шершнева В.И. Информационная обеспеченность прогнозов горбуши Карагинского района и способы ее повышения // В кн.: Биол. ресурсы камчатского шельфа, их рац. использование и охрана. Тез. докл. научно-практ. конф. Петропавловск-Камчатский. 1987. С.68-69.

20. Карпенко В.И. Основные задачи исследований раннего морского периода жизни камчатских лососей // В кн.: III Всесоюзное совещание по лососевидным рыбам. Тольятти. 1988. С.147-149.

21. Карпенко В.И., Максименков В.В. Предварительные данные о взаимоотношениях тихоокеанских лососей и сельди в период раннего онтогенеза // Вопр. ихтиологии. 1988. Т.28. Вып.5. С.743-747.

22. Карпенко В.И. Методика уточнения прогнозов возврата восточнокамчатской горбуши // Тез. докл. 4 Всесоюз. конф. по проблемам пром. прогнозирования (долгосрочные аспекты). Мурманск. 1989а. С.91-92.

23. Карпенко В.И. Основные итоги и перспективы исследований раннего морского периода жизни камчатских лососей // Тез. докл. Международного Симпозиума по тихоокеанским лососям. Южно-Сахалинск. 1989б. С.58-59.

24. Карпенко В.И., Николаева Е.Т. Суточный ритм питания и рационы молоди кеты *Oncorhynchus keta* в речной и ранний морской периоды жизни // Вопр. ихтиологии. 1989. Т.29. Вып.2. С.318-325.

25. Карпенко В.И., Рослый Ю.С. Разноглубинный трал для лова молоди лососей // Рыбное хоз-во. 1989. №6. С.84-85.

26. Карпенко В.И., Максименков В.В. Сходство механизмов формирования поколений у экологически различных видов рыб // В кн.: Биология шельфовых и проходных рыб. Владивосток. ДВО АН СССР. 1990. С.75-81.

27. Karpenko V.I., Maksimenkov V.V. The impact of Pacific salmon on herring survival in the western Bering sea // In.: Proceeding of the Intern. Herring Symposium. Anchorage. USA. Alaska Sea Grant Report No. 91-01. 1991. P.445-449.

28. Карпенко В.И., Кисляков В.П. Определение молоди дальневосточных лососей рода *Oncorhynchus* в морской период жизни // Вопр. ихтиологии. 1991. Т.31. Вып.3. С.503-507.

29. Karpenko V.I. The role of early marine life in the production of Pacific salmon // In.: Int. Symp. on Biol. Interactions of Enhanced and Wild Salmonids. Nanaimo. Canada. 1991. P.29-30.

30. Karpenko V.I. Pacific salmon investigations in marine period of life // In.: Proceeding of the Int. Workshop on Future Salmon Res. in the North Pacific. Sydney. Canada. 1992. P.67-70.

31. Карпенко В.И., Кисляков В.П., Сияков С.А. Особенности формирования численности поколений восточнокамчатской горбуши // В кн.: Исслед. биологии и динамики численности пром. рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский. 1993. Вып.2. С.75-86.

32. Карпенко В.И. Методические аспекты оценки смертности камчатской горбуши в ранний морской период жизни // Изв. Тихоок. НИИ рыбн. х-ва и океаногр. 1994. Т.116. С.152-162.

33. Карпенко В.И., Пискунова Л.В., Шершнева В.И. Оценка условий нагула молоди лосося в прибрежных водах Берингова моря и опыт ее использования при корректировке промысловых прогнозов // В кн.: Материалы пятого Всероссийского совещания

"Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб." Санкт-Петербург. ГосНИОРХ. 1994. С.93-95.

34. Karpenko V.I. Forming peculiarities of salmon production in North-East Kamchatka // Salmon Report Series 37. Shimizu. Japan. 1994a. P.285-301.

35. Karpenko V.I. Population dynamics and stock management of salmon in marine life // Rep. of Fish. Res. Manag., Fish. Manag. Inst. Tokyo. Japan. 1994b. V.11. N5. P.16-20.

36. Karpenko V.I. Estimates of ocean mortality of Northeast Kamchatka pink salmon // Document NPAFC. Seattle. 1995. N168. 6p.

37. Karpenko V.I., Vasilets P.M. Biology of Smelt (Osmeridae) in the Korf-Karagin Coastal Area of the Southwestern Bering sea // In.: Ecology of the Bering Sea: A Review of Russian Literature. Eds. O.Mathisen & K.Coyle. 1996. Alaska Sea Grant Report No. 96-01. P.217-235.

38. Karpenko V.I. Early marine period life of the Pacific salmon // Document NPAFC. 1996. Tokyo. N 236. 7 p.

39. Karpenko V.I., Erokhin V.G., Smorodin V.P. Forming peculiarities of abundance and production Kamchatkan salmon during marine period of life // In.: Abstract International Symposium on Assessment and Status of Pacific Rim Salmonid Stocks. Sapporo. Japan. October 28-29. 1996. P.88.

40. Карпенко В.И. Зараженность камчатских лососей личинками трематод *Cryptocotyle sp.* // Труды ВНИРО. В печати.

Формат 60x84 1/16 Подписано к печати 17/У1-97г. Тираж 120
Объем - 2,25 п.л. Заказ 130

ВНИРО, 107140, Москва, В.Красносельская, 17.