

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

УДК 597.553.2

А.Н.Старовойтов

**КЕТА (ONCORHYNCHUS KETA (WALBAUM))  
В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ — БИОЛОГИЧЕСКАЯ  
ХАРАКТЕРИСТИКА ВИДА. 3. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ,  
ПРОДУКЦИОННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ И РОЛЬ АЗИАТСКОЙ  
КЕТЫ В ПЕЛАГИЧЕСКИХ НЕКТОННЫХ СООБЩЕСТВАХ  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ\***

На основе литературной информации и данных информационного банка ТИНРО-центра анализируется воздействие физических и биотических факторов на различных этапах жизненного цикла кеты. Обоснована главенствующая роль морского периода жизни в формировании продукции кеты. На основании оригинальных данных рассчитаны продукция и элиминированная биомасса кеты каждой возрастной группы на протяжении ее жизненного цикла. Рассчитанные Р/В-коэффициенты кеты максимальны в первый и второй морской год ее жизни. С четырехлетнего возраста происходит постепенное снижение этого показателя. Средний Р/В-коэффициент за пяти-шестилетний жизненный цикл кеты составил 0,6–0,8. Приведены балансовые расчеты смертности кеты в морской период жизни, обусловленной хищничеством морских хищных рыб, птиц и млекопитающих, которая составила 20–30 млн экз., что соответствует 7–11 % численности сеголеток, вышедших в открытые воды Охотского моря. Приведен анализ современной динамики численности кеты в дальневосточных морях, ее роли в нектонных сообществах верхней эпипелагиали.

**Starovoitov A.N.** Chum salmon (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) in the Far East Seas — biological description of the species. 3. Life cycle, productions values and the role of Asian chum salmon in pelagic nekton communities of the Far East Seas // *Izv. TINRO*. — 2003. — Vol. 134. — P. 3–20.

Effects of physical and biotic factors on different stages of life cycle of chum salmon are analyzed on the base of cited information and numerous original data collected in the information database of TINRO-Centre. The paper contains a synthesis and review of biological factors affected ocean production of Asian chum salmon in the last decade resulted from studies of juvenile chum salmon in the Okhotsk Sea, ecology of adult chum salmon in the Okhotsk Sea and Pacific Ocean, and factors of their ocean mortality. The data on chum salmon biology (seasonal distribution, age composition, growth rate) and abundance based on annual trawl and gillnet accounts as well as cited information are also included. As a result, its abundance, biomass, production and mortality rate of each age (age 0.1–0.6) were determined. Average abundance of the chum salmon in the Okhotsk Sea in summer and fall 1993–1999 was estimated as 34.8 millions of specimens, 1.6 million of which were fish of age 0.1, 3.8 mln — age 0.2, 17.0 mln — age 0.3, 11.9 mln — age 0.4, 0.5 mln — age 0.5,

\* Настоящая работа частично финансировалась Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 02-04-49488).

and 0.09 mln — age 0.6. Production and mortality rate of chum salmon is calculated for each age group and for the whole its life cycle on the base of original data. The production is amounted as 62.8 thousands tons for age 0.0 (biomass 37.8 th. t), 98.3 th. t for age 0.1 (biomass 65.3 th. t), 100,0 th. t for age 0.2 (biomass 129.4 th. t), 55.8 th. t for age 0.3 (biomass 176.2 th. t), 14.6 th. t for age 0.4 (biomass 84.8 th. t), 0.02 th. t for age 0.5 (biomass 7.7 th. t). P/B-factor of chum salmon is estimated. It was maximal in the first and second years of its ocean life as well as an increment of the chum biomass. The average P/B value was 0.6–0.8. The stock balance includes losses caused by fish predation and also predation of seabirds and sea mammals. These predators' consumption of the Okhotsk Sea chum salmon was estimated as 20–30 millions specimens per year that was about 7–11 % of total number of chum salmon juveniles in the Okhotsk Sea. Recent dynamics of chum salmon stocks in the Far East Seas and their role in nekton epipelagic community is discussed.

В формировании численности и продукции тихоокеанских лососей выделяются несколько периодов их жизненного цикла, от которых зависит урожайность поколений (Royal, 1962; Ricker, 1964; Коновалов, 1985). Определяющими в формировании численности являются нерестовый и ранний морской периоды, а в формировании продукции — океанический.

Придерживаясь известной зависимости производители-потомки, в первом приближении можно заблаговременно оценивать урожайность поколений лососей. В то же время этот формализованный различными способами подход далеко не всегда приводит к достоверным оценкам, а часто, напротив, показывает результаты отличные от реальных на порядок. Так, от урожайных поколений производителей горбуши зачастую появляются очень слабые поколения потомков (Коновалов, 1985). По данным других авторов, исследовавших биологию кеты о-вов Сахалин и Итуруп (Каев, 1983; Гриценко и др., 1987), связь между численностью скатившейся молодежи и численностью вернувшихся поколений отсутствует.

Подобные расхождения прогнозируемых и реальных оценок, как правило, относили на счет действия ряда факторов: от плотности производителей на нерестилищах до абиотических, обуславливающих выживаемость икры и мальков. А.М.Каев (1983), отмечает, что такие ситуации возможны в том случае, если численность поколений кеты формируется в прибрежных участках моря под влиянием факторов среды, действие которых имеет случайный характер. Влияние этих и многих других факторов оказывает существенное, а зачастую и лимитирующее воздействие на ранних этапах онтогенеза, однако в ряде случаев, принимая их во внимание, нельзя не учитывать и многие другие, действие которых может быть не меньшим по значимости. Мы имеем в виду не только пресноводный, но и морской период жизни. Таким образом, оценивая урожайность отдельных поколений лососей, необходимо учитывать потери численности и продукции в целом на всех этапах жизненного цикла.

### **Пресноводный период жизни**

На пресные воды приходится начало и конец жизненного цикла тихоокеанских лососей. Горбуша проводит в пресных водах, включая период эмбриогенеза, 50 % времени, нерка — 40–60 %, кижуч — 66–75 %. Меньше других лососей находится в пресных водах кета, в среднем около 25 % общей продолжительности жизни (Леванидов, 1969).

Из количественных показателей выживаемости лососей в пресноводный период жизни можно выделить следующие: количество икры, отложенной самкой; смертность на начальных и последующих этапах эмбриогенеза; выживание мальков до миграции с нерестилищ и во время миграций к эстуариям рек. Отправной точкой в оценке выживаемости генерации служит количество икры, находящейся в пришедших на нерест самках. Плодовитость рыб является одной из важнейших характеристик популяций, определяющих ее численность. Она

рассматривается как видовое приспособление, направленное на компенсацию смертности (Северцов, 1939). Плодовитость рыб является также показателем, тесно связанным с условиями обитания популяции, и, наряду с другими качественными показателями, характеризует ее состояние.

По данным Н.И.Куликовой (1972), абсолютная плодовитость летней и осенней кеты из азиатской части нерестового ареала от р. Анадырь до р. Курилка (южные Курильские острова) показывает отчетливую тенденцию к снижению этого показателя у рыб из более южных районов. В северных районах некоторые отклонения от этой тенденции происходят за счет возрастания плодовитости у ямской кеты, имеющей самую высокую на всем северном материковом побережье Охотского моря абсолютную индивидуальную плодовитость — 3010 икринок, в то время как у пареньской кеты — 2457 (Клоков, 1975).

Согласно данным разных исследователей (Кузнецов, 1937; Двинин, 1952; Neave, 1953; Бирман, 1956; Rounsefell, 1957; Hunter, 1959; Крыхтин, Смирнов, 1962; Леванидов, 1969; Salo, 1991; и др.), плодовитость осенней кеты Хоккайдо составляет 2625 икринок, южных Курильских островов — 2000, осенней кеты Сахалина — 2600, камчатской осенней кеты — 2122, осенней кеты р. Амур — 3430–3668; средняя плодовитость кеты рек Канады: р. Хукноуз-крик — 2468, Нейл-крик — 2726 и р. Наму — 2760 икринок.

Ежегодные колебания плодовитости кеты имеют значительную амплитуду, но наиболее велики они у северных популяций, что вполне объяснимо в свете представлений о плодовитости как о приспособительном свойстве организма. Так, улучшение условий выживания в более южных районах приводит к закономерному снижению плодовитости, а стабилизация этих условий — к сокращению ее изменчивости (Клоков, 1975). В азиатской части нерестового ареала индивидуальная абсолютная плодовитость кеты в ряду лет варьирует от 909 до 7779 икринок, при этом средние годовые величины этого показателя находятся в пределах 1800–4297 икринок. Для Северной Америки этот показатель соответствует 2018–3977 икринок при среднегодовой 2107–3629 икринок, приходящихся на одну самку (Salo, 1991).

Соотношение количества живой и мертвой икры в нерестовых буграх позволяет оценить выживаемость икры на первом из отмеченных выше этапов жизни в пресных водах. Согласно данным, приводимым В.Я.Леванидовым (1969), выживаемость отложенной икры у осенней кеты, нерестящейся в р. Амур, составляет 40–66 %, при средней многолетней величине 51–58 %. Средняя величина смертности икры амурской осенней кеты, рассчитанная с учетом потенциала плодовитости, по данным того же автора, составляет 72–80 %.

Для сравнения приведем оценки смертности икры горбуши. Так, согласно А.И.Смирнову (1975), средняя величина смертности горбуши азиатских стад в эмбриональный период развития оценивается в 91 %. По Херду (Heard, 1991), этот показатель составляет 77,0–92,4 %, при средней — 83,6 %.

Исходя из приведенных данных и оценок других исследователей (Salo, 1991; Николаева, 1992; Радченко, Рассадников, 1997), мы придерживаемся мнения, что смертность азиатской кеты в эмбриональный период, как правило, находится в пределах 50–60 %. В работе последних из упомянутых авторов (Радченко, Рассадников, 1997) эта величина оценивается в 51–56 %.

Следующим этапом, который также важен для определения естественной смертности генераций кеты в пресноводный период жизни, является миграция мальков от нерестилищ вниз по течению реки. Кета скатывается с нерестилищ в основном в стадии малька, хотя небольшая доля мигрантов состоит из поздних личинок (Леванидов, 1969; Смирнов, 1975).

Оценки потребления хищниками молоди лососей в период ската из нерестовых рек предпринимались многими исследователями (Neave, 1953; Леванидов, 1969; Воловик, Гриценко, 1970; Гриценко и др., 1987; Salo, 1991; Карпенко, 1998).

По подсчетам В.Я.Леванидова (1969), в Амуре хищные рыбы и рыбообразные сокращают численность мальков кеты и горбуши за период их нагула и ската в среднем на 15–30 %. Уничтожение 50 % популяции, по-видимому, наблюдается редко и происходит вследствие стечения неблагоприятных для естественного воспроизводства условий.

Влияние хищников на молодь кеты не всегда можно характеризовать однозначно. Более короткий период пребывания в пресных водах и зачастую меньшая численность покатной молоди кеты, по сравнению с горбушей, в некоторой степени ослабляют пресс хищников на этот вид в период ската. Помимо этого, хищники уничтожают не только рыб данного вида, но и его конкурентов в питании.

### **Ранний морской период жизни**

Изучение раннего морского периода жизни тихоокеанских лососей в разных районах воспроизводства на азиатском и американском побережьях Тихого океана давно привлекало внимание ученых (Royal, 1962; Ricker, 1964; Шершнеф, 1973, 1975; Iwamoto, Salo, 1977; Куликова, Рослый, 1978; Вах, 1983; Карпенко, 1998; Иванков и др., 1999). Детальные исследования проведены в прибрежных водах о-вов Хоккайдо, Сахалин, Итуруп, п-ова Камчатка, северного побережья Охотского моря, трех штатов США (Орегон, Вашингтон и Аляска) и в Британской Колумбии (Канада).

В прибрежных водах различных районов нагула период обитания молоди длится от двух до пяти месяцев. Выживание ее в это время определяется рядом факторов, среди которых основными являются: гидрологический режим прибрежных вод, обеспеченность пищей и выедание хищниками. Ивамото и Сало (Iwamoto, Salo, 1977), исследовавшие выживание кеты, кижуча и чавычи американских стад в период эстуарного и раннего морского периодов жизни, выделяют пять лимитирующих факторов: 1) пространственно-временное распределение, 2) состав и обилие пищи, 3) хищничество, 4) конкуренция и 5) качество воды. Конечно, к перечисленным факторам могут быть добавлены и многие другие (например колебания численности и конкуренция между естественными и заводскими стадами, антропогенное воздействие, резкие изменения гидрологических параметров в прибрежье и др.), но, по-видимому, отмеченные факторы являются одними из основных, определяющих выживание тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни.

Одни из первых оценок величины смертности тихоокеанских лососей в море были сделаны на основании результатов сплошного учета в нерестовых реках молоди и возврата в них взрослых рыб (Кагановский, 1949; Neave, 1953; Леванидов, 1969). А.Г.Кагановский (1949) пришел к выводу, что колебания смертности горбуши и кеты в пресной воде значительно меньше, чем в море, и что относительная смертность в море выше, чем в пресных водах. Эти выводы были получены в целом для морского и океанического периодов жизни горбуши и кеты. По нашему мнению, совпадающему с представлениями многих авторов (Каев, 1983; Heard, 1991; Salo, 1991; Карпенко, 1992; Радченко, Рассадников, 1997; Карпенко, 1998; и др.), при оценке смертности тихоокеанских лососей необходимо выделять ранний морской (эстуарный) период жизни, так как именно при переходе в новую среду обитания под воздействием стресса и хищников наблюдается повышенная элиминация поколений по сравнению с собственно морским периодом. В эстуарной зоне существенное снижение численности молоди лососей происходит в течение первых дней после ската (Гриценко и др., 1987; Каев, 1992; Николаева, 1992). Оценки смертности покатников в эстуариях сильно варьируют — для молоди заводского разведения в отдельных случаях вплоть до 100 %, но такие экстремальные ситуации в природе вряд ли часты (Hopley, 1991; Радченко, Рассадников, 1997).

Паркер (Parker, 1964) определил, что общая величина смертности горбуши в море составляет 94,8–99,8 %, в том числе в первые 40 дней жизни в прибрежных водах — до 77 % (от числа покатников), а в последующие 410 дней — 78 % (от начальной численности горбуши при выходе ее в открытое море). По уточненным данным того же автора (Parker, 1968), ежедневная гибель в течение первых 40 дней равнялась 2–4 % (59–77 % за весь период), а в более позднее время она существенно уменьшалась — до 0,4–0,8 % (78–95 % от начальной численности горбуши, покинувшей прибрежные воды). Более высокая суточная смертность отмечена для заводской молодежи кеты в Гуд канале (Пьюджет-Саунд), она изменялась от 38 до 49 % (Вах, 1983).

Наименьшие величины смертности в море наблюдаются у лососей с длительным пресноводным периодом жизни, так как они к моменту ската достигают больших размеров. Молодь кеты искусственного разведения, которая выпускается в эстуарии предварительно подрошенной, более жизнеспособна, и соответственно величина ее смертности должна быть ниже, чем у нативных популяций. Применение подобной стратегии позволило повысить коэффициент возврата кеты японского индустриального разведения до 3–4 % (Смирнов, 1995; Kaeriyama, Ueda, 1998). При этом последние из упомянутых авторов (Kaeriyama, Ueda, 1998) убедительно показали прямую зависимость между размерно-весовыми показателями выпускаемой молодежи кеты и коэффициентом ее возврата.

Хищничество многих видов рыб прибрежного комплекса на тихоокеанских лососях описано для различных районов азиатского и американского побережий (Двинин, 1952; Гриценко и др., 1987; Heard, 1991; Salo, 1991; Nagasawa, 1992; Beamish, Neville, 1995; Рослый, Новомодный, 1996; Карпенко, 1998; Иванков и др., 1999; и др.). В прибрежных водах молодежь лососей питаются: кунджа, голец, таймень, красноперки, сиги, корюшки, южный одноперый терпуг, сельдь, навага, пикша, сайда, минтай, бычки и другие рыбы. У юго-западного Сахалина основными потребителями молодежи кеты и горбуши являются неполовозрелая кунджа и навага. При этом первым из этих видов уничтожается до 80 % всей молодежи (Карпенко, 1998). В отдельных районах хищничество тихоокеанской корюшки также наносит весомый урон молодежи лососей. В частности, в лимане Амура этот вид, наряду с амурским сигом, ленком и амурской миногой, является одним из главных потребителей молодежи кеты (Леванидов, 1969; Рослый, 1975)

Для американской части ареала также отмечено хищничество на тихоокеанских лососях миноги *Lampetra ayresii*, которая уничтожает в эстуарии р. Фрейзер и в прол. Джорджия до 65 % молодежи лососей (Beamish, Neville, 1995). В некоторые годы пресс миноги на лососей может быть определяющим фактором в формировании урожайности их поколений (Beamish, Neville, 1995).

Используя данные ряда исследователей (Parker, 1968; Леванидов, 1969; Смирнов, 1975; Шершневу, 1975; Hopley, 1991; Рослый, Новомодный, 1996; Карпенко, 1998; Иванков и др., 1999; и др.) по выеданию молодежи наиболее массовых видов тихоокеанских лососей — горбуши и кеты — и избегая крайних величин, можно дать предварительную оценку масштабов потребления этих видов хищниками. Так, по А.П.Шершневу (1975), в период нагула молодежи в мелководье, в лимане р. Амур, хищниками уничтожается 11,0 %, а позднее в бухтах — 30,7 % генерации кеты. Согласно оценкам других авторов (Рослый, Новомодный, 1996), приводимых для этого же района, эта величина может превышать 50 %. Для прибрежных вод восточной Камчатки потребление лососей хищниками оценивается в 12–15 % от общей численности покатников (Карпенко, 1982). Оценки величины естественной смертности, приводимые Паркером (Parker, 1968) для р. Белла Кула в Британской Колумбии (Канада), составляют 55–77 %. По нашему мнению, величина смертности молодежи кеты в эстуарный период превышает 50 % числа скатившихся рыб.

## Морской период жизни

Потери численности лососей от общей потери поколениями в жизненном цикле в собственно морской (океаническая фаза) период жизни значительно меньше. Так, по Рикеру (Ricker, 1964), для горбуши и кеты с размерами тела, превышающими 30 см, она составляет 0,02 % в месяц.

В последние годы при изучении морского периода жизни тихоокеанских лососей в Охотском и Беринговом морях установлено, что в период океанической фазы (с момента миграции из прибрежной зоны до захода в реки) смертность горбуши составляет 48–55 %, сильно варьируя в отдельные годы (Шунтов, 1994а). При этом к середине 1990-х гг. отмечена тенденция роста этого показателя (по оценкам 1995 г. — 71 %). На наш взгляд, смертность кеты за весь период жизни в море должна оцениваться большими величинами, так как океаническая фаза этого вида продолжается более одного года. По данным Радченко и Чигиринского (Radchenko, Chigirinsky, 1995), смертность у азиатской кеты в первый год жизни в море несколько ниже, чем у горбуши, — 35–44 %. В последующие годы эта величина еще меньше — 20–26 %. Однако при трех-четырёхлетнем жизненном цикле смертность кеты в морской период жизни составит соответственно 64,1 и 72,4 % (Radchenko, Chigirinsky, 1995).

Одним из наиболее значимых факторов смертности тихоокеанских лососей в открытых водах является хищничество морских млекопитающих, птиц и хищных рыб (Мельников, 1997). В состав потребителей лососей могут входить и крупные виды кальмаров (Радченко, 1994). В 1990-е гг. роль хищников в регулировании численности лососей существенно возросла, что связано как с увеличением численности самих хищников, так и со снижением таковой некоторых жертв, которые ранее составляли значительную часть их рациона. Это прежде всего минтай и дальневосточная сардина (иваси).

К настоящему времени оценки потребления хищниками лососей, и в частности наиболее массового из них вида — горбуши, — предпринимались многими исследователями (Шунтов, 1994а; Radchenko, Chigirinsky, 1995; Мельников, 1997; Радченко, Рассадников, 1997; Nagasava, 1998; и др.). Ниже предпринята попытка оценить масштабы потенциального хищничества в отношении азиатских стад кеты.

С началом комплексных работ в дальневосточных морях часто отмечались лососи с характерными резаными и рваными ранами на теле. Первый тип ранений, как было выяснено (Welch et al., 1991; Мельников, 1997; Баланов, Радченко, 1998), остается на теле лососей в результате нападений хищных рыб — кинжалозуба (*Anotopterus pharao*) и алеписавра (*Alepisaurus ferox*). Рваные же раны, скорее, можно отнести на счет акул и морских млекопитающих (в основном дельфинов и морских котиков). Кроме таких ранений, на теле лососей часто отмечаются и следы от нападений миног. Однако эти раны вряд ли способны привести к гибели взрослых лососей. Так, летом 1993 г. из 142 экз. кеты, выловленных в водах Берингова моря и сопредельных водах Камчатки, 18 экз. (12,7 %) имели следы от укусов миноги. В Охотском море и сопредельных прикурильских водах доля рыб с характерными ранами была еще выше — 19,9 % (41 экз. из 206 выловленных).

Численность наиболее распространенных в южной части Охотского моря и тихоокеанских водах Курильских островов хищных рыб относительно стабильна (Мельников, 1997). В годы максимальных подходов горбуши и кеты здесь наблюдалось увеличение численности кинжалозуба и сельдевой акулы, что позволило предположить существование прямой связи между численностью хищника и жертвы в этом регионе (Мельников, 1997).

Исследования по питанию и пищевому поведению мезопелагического хищника кинжалозуба показали, что при нападении на свою жертву он оставляет глубокие порезы, похожие на ножевые, которые встречаются, как правило, на одной стороне тела (Баланов, Радченко, 1998). Это связано в первую очередь с

особенностью вооружения челюстей: зубы, способные нанести подобные раны лососям, располагаются у этого хищника только на верхней челюсти. Таким образом, можно с абсолютной уверенностью идентифицировать подобные ранения.

При комплексных исследованиях в период анадромных миграций лососей в 1990-х гг. учитывались характерные ранения на теле горбуши и кеты. Так, летом 1995 г. в водах Сахалино-Курильского региона 6,2 % (8 экз. из 128) особей кеты были со следами нападения этих хищников. В северо-восточной части моря этот показатель был еще выше — 7,6 % (25 из 331 экз.). В 1996 г. в водах западной Камчатки 3,73 % (25 экз. из 671 выловленных) рыб были со следами укусов кинжалозуба. Летом 1997 г. в целом по Охотскому морю отмечено 5,4 % (31 из 573) травмированных рыб. Кета со следами укусов, выловленная в Охотском море, по-видимому, получила эти травмы в тихоокеанских водах, прилегающих к Курильским островам, на что указывает и характер ран — в большинстве случаев свежих. Помимо этого, известные схемы (Мельников, 1997) пространственного распределения кинжалозуба показывают, что основные концентрации этого хищника сосредоточены в тихоокеанских водах Курильских островов и в водах восточной Камчатки. Высокую долю травмированных рыб в водах западной Камчатки можно объяснить именно этими причинами. Миграции кеты западнокамчатских стад проходят в сопредельных водах восточной Камчатки и северных Курильских островов, где она и могла быть травмирована.

Судить о количестве летальных для лососей последствий нападений кинжалозуба достаточно сложно. Как отмечает И.В.Мельников (1997), погибает не более 10–15 % подвергшихся нападению особей горбуши. По нашему мнению, у кеты смертность, вызванная нападением этих хищников, должна быть еще ниже и, вероятно, не превышает 10 %. Не вызывает сомнения и то, что кинжалозуб не способен расчленивать и проглотить жертву, превышающую его в 1,5–5,0 раза. Добычей ему служит не вся рыба, а только часть ее мышц или внутренностей, которые ему удается вырвать. При этом серьезные ранения лосося получают при попытке высвободиться от захвата, рывком уходя от хищника, оставляя в его зубах кусок мышц массой 4,5–6,0 г (Баланов, Радченко, 1998). В большинстве случаев летальный исход у жертвы наступает, скорее всего, в результате нападения других хищников, находящихся ее по следу крови, чем собственно от раны, полученной в результате нападения кинжалозуба (Мельников, 1997).

Помимо кинжалозуба, в северной части Тихого океана схожие травмы на теле лососей может оставлять алепизавр. Однако у этого вида клыковидные зубы несколько иного строения и присутствуют на обеих челюстях. Алепизавр может нападать на лососей, но в этом случае жертва получает резаные или рваные раны на обеих сторонах тела (Баланов, Радченко, 1998). Ранения, оставленные предположительно алепизавром, на теле кеты обнаружены нами единично. Кроме этого, относительная малочисленность данного хищника позволяет предположить, что смертность кеты в море, обусловленная нападением алепизавра, довольно незначительна.

Основываясь на материалах комплексных исследований в южной части Охотского моря и сопредельных тихоокеанских водах в летний период, в первом приближении можно оценить ущерб, наносимый азиатским стадам кеты мезопелагическими хищными рыбами. К сожалению, в литературе отсутствуют данные о суточных рационах и другие количественные характеристики их питания. Помимо этого, кинжалозуб при попадании в трал отрывает содержимое желудка, и поэтому данные по его питанию крайне скудны. В настоящей работе мы придерживаемся методики оценки наносимого этими хищниками ущерба, примененной И.В.Мельниковым (1997) для горбуши, считая количество рыб, травмированных кинжалозубом, эквивалентным количеству погибших. Ущерб, наносимый алепизавром, оценивали из расчета равновероятного нападения этого хищника на любой вид лососей (условно принимая, что один хищник нападает на

одну жертву), учитывая при этом его численность и долю кеты в общей численности лососей. Таким образом, наши оценки, скорее, определяют величину косвенного ущерба, наносимого стадам кеты. Результаты этих оценок выглядят следующим образом: в Охотском море и в тихоокеанских водах Курильских островов со стороны кинжалозуба подвергаются нападению 0,1–2,3 млн экз., а со стороны алепизавра — 0,01–0,03 млн экз. взрослой кеты.

Еще одним фактором естественной смертности азиатской кеты в море могут быть голубая (*Prionace glauca*), сельдевая (*Lamna litropis*) и колючая, или катран (*Squalus acanthias*), акулы. Случаи потребления лососей этими видами отмечены как в азиатской, так и в американской части нагульного ареала (Le-Brausser, 1964; Мельников, 1997). Численность голубой акулы в районах массового распространения лососей незначительна, поэтому существенного урона запасам азиатской кеты этот хищник не наносит. Однако в районах распространения субтропических и умеренно теплых вод этот вид достаточно обычен.

Летом 1991–1994 гг. голубая акула встречалась единично с тихоокеанской стороны южных Курильских островов в пределах 146°30'–150°00' в.д. и 42°00'–44°00' с.ш., и лишь летом 1995 г. в этих же координатах было поймано 6 экз. этого вида.

Тихоокеанская сельдевая акула имеет более широкое распространение в северной части Тихого океана, чем предыдущий вид. Область ее встречаемости в уловах простирается от 35° с.ш. вплоть до самых северных районов Берингова моря (Благодеров, 1993; Мельников, 1997; Nagasava, 1998). Летом этот вид совершает протяженные миграции, зачастую следуя за скоплениями лососей, а в зимний период область ее распространения ограничивается зоной смешения вод Ойясио и Куроисио (Мельников, 1997). Хотя численность сельдевой акулы в Охотском море и сопредельных тихоокеанских водах осенью и в начале зимы незначительна, хищничество этого вида по отношению к молоди горбуши и кеты вполне реально. Помимо этого, молодь кеты наиболее многочисленных японских индустриальных стад (с о-вов Хоккайдо и Хонсю), мигрируя в тихоокеанских водах более южных районов, вероятно, является немаловажным компонентом рациона сельдевой акулы (то же можно сказать и о голубой акуле). Тем не менее основной пресс со стороны этого хищника приходится на взрослых особей лососей.

Сельдевая акула бывает многочисленна в октябре—ноябре в южнокурильском районе. При дрефтерном промысле кальмара Бартрама в пределах координат 147°00'–148°30' в.д. и 40°00'–42°00' с.ш. этот вид, по нашим наблюдениям, был обычен в уловах при температуре воды от 13,6 до 14,3 °С и избегал районов с более высокими температурами. В то же время здесь широко была распространена и голубая акула, причем наиболее многочисленна ее молодь (средняя масса 1,6–1,8 кг).

Принимая ряд допущений и используя литературные данные (Мельников, 1997; Nagasava, 1998) по выеданию лососей сельдевой акулой, можно считать, что потери взрослой кеты в море от этого хищника составляют от 0,2 до 1,9 млн экз. Мы использовали средний суточный пищевой рацион сельдевой акулы, равный 1–2 % массы тела (при варьировании 0,4–3,2 %) (Nagasava, 1998), и величины биомассы сельдевой акулы, учтенные в этом регионе в летний период. Доля кеты в суточном рационе этого хищника, судя по литературным (Мельников, 1997; Nagasava, 1998) и нашим данным, составляет в среднем 20–30 %. Очевидно, что, как и предыдущие оценки, показатели выедания кеты сельдевой акулой в определенной степени занижены. Согласно оценкам Нагасава (Nagasava, 1998), годовое потребление кеты сельдевой акулой в Северной Пацифике в 1989 г. составило 87 млн экз. Общее потребление всех видов лососей этим хищником было оценено в 12,6–25,2 % от их годовой продукции (Nagasava, 1998).

В прибрежных районах (где скапливается перед заходом в реки) кета достаточно многочисленна не только летом, но и осенью (Мельников, 1997), следовательно, пресс этого хищника, наверное, более существен, чем в открытых водах. Помимо этого, нами не учтены потери молоди кеты.

Еще один из отмеченных выше видов акул, относительно многочисленный в верхней эпипелагиали в летне-осенний период — катран (*Squalus acanthias*), — вряд ли может быть существенным фактором смертности взрослых особей. С другой стороны, судя по распределению и срокам нагула в эпипелагиали, колючая акула может потреблять молодь лососей в период ее миграции в океан (Осипов, 1986).

Предварительно, подводя итог оценкам смертности азиатской кеты в морской период жизни, можно отметить, что хищными рыбами в целом выедается не менее 20–30 % численности молоди, вышедшей в открытые воды. Основной пресс на кету приходится со стороны кинжалозуба и сельдевой акулы в период преданадромных миграций взрослых рыб. С учетом потерь молоди от этих и других хищных рыб в летне-осенний период смертность азиатской кеты, вероятно, превысит предел в 35 % от общей ее численности. Как видно, фактор смертности лососей от хищных рыб является одним из наиболее весомых в формировании конечной биомассы поколения.

Существенный ущерб популяциям лососей могут наносить птицы и млекопитающие. Наибольшее влияние морские птицы оказывают на молодь в прибрежных водах. Для взрослых же рыб морские птицы не являются фактором естественной смертности. Морские млекопитающие, напротив, вносят весомый вклад в общие потери лососей в открытых и прибрежных водах.

Питание молодь и взрослыми лососями обыкновенного тюленя (*Phoca v. richardi*), белухи (*Delphinapterus leucas*), сивуча (*Eumetopias jubatus*), морского льва (*Zalophus californicus*), косатки (*Orcinus orca*), ларги (*Phoca v. largha*) и других млекопитающих описано для азиатской и американской части ареала (Соболевский, 1983; Nagvev, 1989; Шунтов, 1993, 1994б; Dolloff, 1993). Предпочтительнее более мелким лососям отдает молодь этих млекопитающих, в частности серки (Карпенко, 1998).

Попытки количественно оценить выедание лососей этими и другими хищниками на различных этапах жизненного цикла жертв предпринимались неоднократно как по группам или видам хищников, так и по отдельным регионам, районам и морям (Соболевский, 1983; Шунтов, 1993, 1994б; Мельников, 1997; и др.).

В нашем случае мы использовали литературные данные, позволяющие ориентировочно оценить масштабы выедания азиатской кеты “рыбоядными” морскими млекопитающими. Оценки численности, суточные рационы и годовое потребление лососей этими хищниками взяты из работ Е.И.Соболевского (1983), В.П.Шунтова (1993, 1994б) и И.В.Мельникова (1997). Исходя из этой информации годовое потребление лососей в Беринговом и Охотском морях китообразными составляет 58,6 и 67,7 тыс. т, ластоногими соответственно 33,7 и 32,9 тыс. т. С учетом рационов названных хищников смертность кеты в этих морях, обусловленная хищничеством китообразных, составит не менее 47,4 тыс. т, а ластоногих — 25,7 тыс. т. В суммарном выражении в пересчете на численность эта величина составит около 30 млн экз. В итоге, избегая крайних оценок, годовое выедание кеты хищными рыбами и “рыбоядными” млекопитающими можно в сумме оценить в 50–120 млн экз. Это составит 14,5–17,4 % годовой продукции этого вида, которая оценивается в 345–690 млн экз. (Nagasava, 1998). Наиболее весомый урон популяциям кеты наносят сельдевая акула, кинжалозуб и в целом группа морских млекопитающих. В то же время роль морских млекопитающих в потреблении лососей несколько занижена. Это связано с недоучетом их хищничества в прибрежных районах.

Обобщая приведенные литературные сведения и данные по биологии кеты (сезонное распределение, размерно-возрастные характеристики, темп роста, ежегодные учеты биомассы и численности кеты в дальневосточных морях и др.), изложенные в предыдущих сообщениях (Старовойтов, 2003а, б), можно представить схему биологического баланса кеты на примере одного поколения, в онтогенезе. Для этих целей мы располагаем более полной информацией, собранной в 1990-е гг. в Охотском море и сопредельных водах Тихого океана. При этом, вероятно, следует исходить из средней величины численности кеты в течение летне-осеннего нагула по данным прямых учетов. Эта величина соответствует 34,8 млн экз. кеты возраста 1+—5+, из которых 1,6 млн экз. приходится на рыб предыдущего года ската, 3,8 млн экз. — на рыб возраста 2+, 17,0 млн экз. — на рыб возраста 3+, 11,9 млн экз. — на рыб возраста 4+ и 0,5 млн экз. — на рыб шестилетнего возраста. Отдельно от этих возрастных групп кеты были получены средние оценки численности в Охотском море посткатадромной молодежи (сеголеток), которые составили 270 млн экз.

Следует отметить, что цифры, приводимые для старших возрастных групп кеты (Охотское море), больше соответствуют уровню “нерестового фонда” кеты охотоморских стад, т.е. численности половозрелых рыб, миграции которых в Охотское море носят не нагульный, а репродуктивный характер, и не отражают реальную численность когорт неполовозрелой кеты. Это связано с тем, что в ходе сезонных миграций неполовозрелая кета заходит на нагул в Охотское море в незначительных количествах, предпочитая нагуливаться в Беринговом море и тихоокеанских водах (Старовойтов, 2003а).

Для определения численности неполовозрелой охотоморской кеты были использованы данные о ее обилии в ходе зимне-весеннего нагула в открытых водах Тихого океана, что наряду с оценками численности половозрелых рыб берингоморских и японских (кета тихоокеанского побережья о. Хонсю и часть кеты о. Хоккайдо) стад позволяет представить общую численность кеты рек охотоморского побережья. Для оценки численности скатившейся молодежи (включая молодежь заводского разведения), нерестовой и кеты, изымаемой промыслом (включая морской, береговой промысел, спортивное и потребительское рыболовство), привлечены данные Северо-Тихоокеанской Комиссии по анадромным рыбам (NPAFC, 1998, 2000). Итоговые результаты представлены на рисунке.

К методике расчетов добавим, что продукция (так же как и величина потребления) различных возрастных групп кеты, рассчитанная по формуле Бойсен-Йенсена (Методы определения продукции ..., 1968), приводится для уровня численности (биомасс) кеты каждого возраста в период сезонного нагула в Тихом океане, при этом временной интервал соответствует одному году, а промысловые и репродуктивные потери учтены фактическими (млн экз. и тыс. т) средними величинами изъятия части особей из совокупной численности (биомассы) вида.

Продукция покатной молодежи кеты с момента ската до выхода в открытые воды Охотского моря (продолжительность этого периода от 4 до 8 мес) составила 48,7 тыс. т у кеты японского побережья и 31,6 тыс. т у кеты российских охотоморских стад. Эти цифры лишь в первом приближении отражают уровень продукции и не применимы для расчета Р/В-коэффициентов, так как не учитывают экосистемные потери численности скатившейся молодежи в эстуарный период (обозначены на схеме знаком “?”), которые, как было показано выше, могут достигать значительных величин.

Продукция более старших возрастных групп составила: у сеголеток — 62,8 тыс. т (при биомассе 37,8 тыс. т), рыб второго морского года жизни — 98,3 (при биомассе 65,3), кеты возраста 2 — 100 (при биомассе 129,4), кеты возраста 3 — 55,8 (при биомассе 176,2), пятилеток — 14,6 тыс. т (при биомассе — 84,8 тыс. т). Продукция рыб шестилетнего возраста с учетом их промысловой и репродуктивной смертности, а также экосистемных потерь составила 0,02 тыс. т при биомассе 7,7 тыс. т.

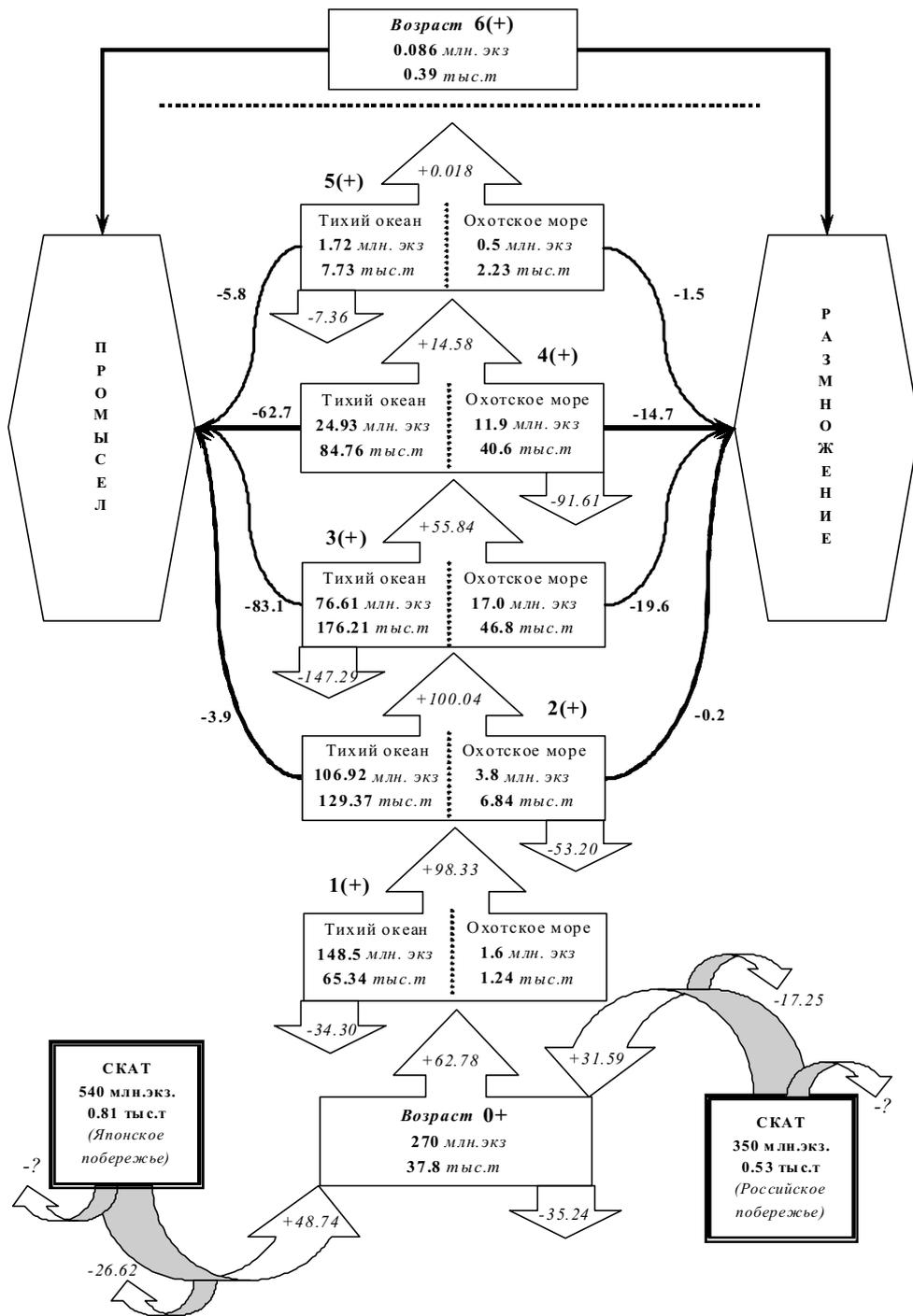


Схема биологического баланса кеты охотоморских стад. Цифрами на схеме обозначены осредненные за 1990-е гг. биомассы (численность) одного поколения на отдельных этапах роста, промысловой эксплуатации и пропуска производителей в нерестовые водоемы; цифры курсивом: со знаком “-” — суммарные экосистемные и промысловые потери, со знаком “+” — приросты за период нагула в океане

Biological balance pattern of chum salmon of the Okhotsk Sea coast stocks in ontogeny. Average biomass (thousand of metric tons) and abundance (million of fishes) of typical generation on each stages of growth are given; with “plus” mark — current increments during the winter-spring and summer-fall feeding periods, with “minus” mark — ecosystem and fisheries losses. Question — mark signifies value of fry mortality in estuarine period, which can't be direct calculation

Р/В-коэффициенты кеты в течение годового цикла, как видно из приводимой информации, максимальны в первый и второй морской год жизни. В дальнейшем (с четырехлетнего возраста) происходит постепенное снижение этого показателя. В среднем за пяти-шестилетний жизненный цикл Р/В-коэффициент кеты составит 0,6–0,8.

Исходя из приводимых соотношений можно констатировать, что прирост биомассы кеты максимален в первые два года морской жизни, когда не происходит убыли массы поколений, изымаемых промыслом, и репродуктивных потерь. Последние два фактора наибольшее воздействие оказывают на репродуктивную часть популяции в четырех- и пятилетнем возрасте. Здесь стоит оговорить, что основные потери биомассы кеты этих возрастов приходится на промысел Японии в прибрежных водах о. Хоккайдо.

Расчеты показывают, что увеличение промысловых усилий (в период нагула в море) по отношению к этим возрастным группам в 1,5–2,0 раза приведет к обвальному снижению численности рыб более старших возрастов (соответственно пяти- и шестилеток) и существенно скажется на уровне возврата в нерестовые водоемы. Тем не менее российский (и не только) морской промысел (в исключительной экономической зоне России) в разгар хода кеты осенней расы может быть поднят с нынешнего уровня (в среднем 10–20 тыс. т) на уровень, в несколько раз больший, что отразится только на объемах изъятия анадромной кеты в японских прибрежных районах.

### **Современный статус кеты в пелагических нектонных сообществах**

До сих пор среди экологов нет полного согласия в вопросе о причинах циклических колебаний численности различных популяций лососей. Зачастую эти колебания слишком упорядочены, чтобы их можно было относить лишь на счет изменений в среде (Риклефс, 1979). Тем не менее анализ реальной обстановки в экосистеме требует пристального внимания к глобальным природным факторам, таким как: изменения типа атмосферной циркуляции, долгопериодные климатические изменения и др. (Кляшторин, 2000). Как следствие, воздействие этих факторов проявляется опосредованно через изменение схем циркуляции вод, их термического режима и других характеристик. Так, Бимиш и Боуйлон (Beamish, Bouillon, 1993) отмечают, что изменение экологической емкости среды для лососей возможно через состояние кормовой базы, что, в свою очередь, связывается с климатическими изменениями.

Альтернативой средовому влиянию на численность популяций могут быть, пожалуй, только авторегуляторные свойства, зависящие от факторов, связанных с плотностью населения, гетерогенностью и разнообразием самих популяций (Яблоков, 1987). В настоящее время достаточно убедительно показано (Рикер, 1979; Коновалов, 1985; Паренский, 1992; Bigler et al., 1996; Сох, Hinch, 1997; Helle, Hoffman 1998), что помимо влияния условий среды в течение жизни генераций лососей на их численность в значительной мере оказывают влияние плотность-зависимые факторы. При этом плотность-зависимая регуляция проявляется как на ранних, так и на поздних этапах онтогенеза тихоокеанских лососей.

Рядом исследователей (Bigler et al., 1996; Сох, Hinch, 1997; Helle, Hoffman 1998; Ishida et al., 1998; Kaeriyama, Ueda, 1998; Путивкин, 1999; LeBlond, 1999) на примере американских и азиатских стад горбуши и кеты показано, что за последнее двадцатилетие происходит уменьшение размерно-весовых и ростовых показателей этих лососей. Этот факт они связывают с увеличением плотности концентраций горбуши и кеты в основных районах нагула, последовавшим за сменной океанологической обстановки в Северной Пацифике в 1970-е гг. С.В.Путивкин (1999) считает, что еще одним фактом, подтверждающим рост конкурентных отношений из-за ограниченности ресурсов океана, является изменение возрастной структуры нерестовой кеты р. Анадырь: средний возраст кеты в основ-

ных районах воспроизводства в 1971–1975 гг. составлял 3,29, а в 1991–1996 гг. — 3,59. На основании этих данных вышеупомянутые авторы делают вывод о том, что рост и созревание являются факторами, зависящими от плотности, что в свою очередь предполагает связь лососей с экологической емкостью океанических вод Северной Пацифики.

С другой стороны, как отмечают В.И.Радченко и О.А.Рассадников (1997, с. 82): “плотностные факторы сами по себе не могут служить причиной многолетних флюктуаций продукции лососей, так как сила их воздействия не присуща динамике, не зависящая от величины запаса лососей. Их воздействие на популяции морских рыб проявляется через эффекты меж- и внутривидовых взаимодействий, направленных на снижение численности или ухудшение репродуктивных способностей популяции, сопряженные с эффектами воздействия физических факторов”.

Рост численности лососей искусственного разведения стремительно начался после середины 1960-х гг., и в настоящее время она находится на уровне 5–6 млрд экз. в год, что составляет  $1/4$ – $1/5$  общей численности молоди лососей, выходящих на нагул в океан (Heard, 1998). Согласно оценкам Бимиша с соавторами (Beamish et al., 1997), около 84 % кеты, 23 % горбуши и 5 % нерки происходят от искусственного разведения.

В американской части ареала вида к середине 1970-х гг. уровень запасов лососей стал соответствовать запасам 1930-х гг., а к 1995 г. благодаря успехам рыбоводства достиг рекордной отметки — 447 тыс. т, а вылов кеты — 66 тыс. т (Beamish et al., 1997). В то же время численность кеты японского происхождения благодаря искусственному воспроизводству возросла более чем в 20 раз по сравнению с началом века. В 1995 г. общий вылов кеты составил 337 тыс. т, при этом на долю Японии пришлось 232 тыс. т (Hiroi, 1998).

Большинство исследователей придерживается мнения, что в результате столь значительного увеличения численности стад тихоокеанских лососей внутри- и межвидовая конкуренция неизбежна. В предыдущем сообщении (Старовойтов, 2003б) уже отмечалось, что для кеты в период ее сезонного нагула в дальневосточных морях пищевая конкуренция возможна лишь на уровне отдельных групп пищевых организмов (в Беринговом море такой группой являются крылоногие моллюски). Помимо этого, неоднократно отмечалось, что тихоокеанские лососи довольно пластичны в питании и способны питаться наиболее массовыми и доступными кормовыми объектами (Дулепова, 1998; Старовойтов, 2003б).

Ситуация с обеспеченностью кормовыми ресурсами лососей (и в частности кеты) в период их нагула в открытых водах Северной Пацифики в этом смысле менее ясна. Если предположения ряда исследователей (Beamish, Bouillon, 1993; Cox, Hinch, 1997; Helle, Hoffman 1998; LeBlond, 1999; и др.) о том, что в Северной Пацифике практически достигнут предельный уровень возможной численности лососей, соответствуют действительности, то через несколько поколений численность отдельных видов лососей должна прийти в соответствие с состоянием кормовой базы.

Исходя из биоэнергетической модели Куни и Бродер (Cooney, Brodeur, 1998) оценили потребности горбуши в корме в прибрежных и океанических районах прол. Принца Вильяма (Аляска). Согласно их данным, годовое потребление пищи естественными и искусственными стадами горбуши варьировало от менее чем 100 тыс. т в 1976 г. до более чем 300 тыс. т после 1988 г., когда продукция искусственных стад лососей стала доминировать. Больше потребление пищи происходит в океане, чем в прибрежных водах. Так, по Блонду (LeBlond, 1999) в открытых водах Пацифики каждая тона генераций покотников для процессов роста и выживания ежегодно в среднем нуждается в 1,2 тыс. т пищи.

При сопоставлении биомасс основных видов и групп nekтона верхней эпипелагиали Берингова моря и уровня потребления ими кормовых ресурсов

В.И.Радченко (1994) было показано, что в результате снижения численности доминирующего вида — минтая — годовое потребление кормовых организмов nekтоном в начале 1990-х гг. снизилось по сравнению с 1980-ми гг. почти в два раза (145,6 против 289,8 млн т), а потребление кормовых организмов отдельными видами лососей практически не изменилось. Так, в конце 1980-х гг. в западной части Берингова моря годовое потребление корма кетой оценивалось в 560 тыс. т при биомассе 100 тыс. т, а к началу 1990-х гг. эти же оценки составили соответственно 710 и 130 тыс. т (Радченко, 1994). По другим данным (Старовойтов, 2003б), в период летнего нагула 1993–1995 гг. в юго-западной части Берингова моря биомасса кеты оценивалась в 40,1–60,0 тыс. т, а потребление ею корма — в 81–107 тыс. т.

Последние исследования (сентябрь—октябрь 2002 г.) в западной части Берингова моря показали значительно отличающиеся от всех ранее приводимых количественные оценки. Так, по данным осенней экспедиции 2002 г. биомасса лососей в западной части Берингова моря была оценена почти в 600 тыс. т, из которых 352 тыс. т пришлось на кету, а потребление ею корма только за период проведения траловой съемки составило 565,3 тыс. т (см. таблицу).

Биомасса и суточные рационы кеты и нерки в западной части Берингова моря в сентябре—октябре 2002 г., тыс. т  
The biomass and daily rations of chum and sockeye salmon in western part of Bering Sea in September—October, 2002, thousands of metric tons

Возраст, лет	Биомасса	Суточный рацион	Потребление
0+	2,22	0,17	6,65
1+	189,95	8,55	341,91
2+	101,76	3,66	146,53
3+ и старше	58,49	1,75	70,19
Сумма	352,41	14,13	565,28

*Примечание.* Потребление пищи (тыс. т) приведено за период исследований — 01.09–10.10.2002 г., суточные рационы (% от массы тела) — по А.Я.Ефимкину (наст. сборник).

Траловые исследования верхней эпипелагиали западной части Берингова моря такого масштаба не проводились с 1995 г., тем не менее, на наш взгляд, ситуация, наблюдавшаяся осенью 2002 г., не является неординарной для последних 3–5 лет. Так, 1999, 2000 и 2001 гг. характеризовались высокой численностью посткатадромной кеты (вида, двухлетки которого осенью 2002 г. абсолютно лидировали в Беринговом море по биомассе среди лососей всех возрастов), учи-

тываемой в Сахалино-Курильском регионе в осенний период. Несомненно, что значительная часть сеголеток кеты в южной части Охотского моря и сопредельных с ним водах Тихого океана имеет японское индустриальное происхождение. Хотя в настоящее время не выявлен достаточно надежный “маркер”, с помощью которого была бы возможна точная идентификация региональных группировок, тем не менее экспедиции ТИНРО-центра последних трех лет в Охотском море совершенно очевидно подтвердили факт появления трех высокоурожайных поколений кеты, среди которых абсолютно доминирует японская (Старовойтов и др., 2003).

Анализ данных учетных работ по сеголеткам лососей в Охотском море дает достаточно точные оценки возврата их производителей (по крайней мере — горбуши), что позволяет заблаговременно прогнозировать численность отдельных видов в ближайшие годы. Исходя из представлений о естественной и промысловой смертности тихоокеанских лососей (Шунтов, 1994б; Мельников, 1997; Радченко, Рассадников, 1997) и районах их сезонного нагула можно заключить, что указанные три поколения кеты имели высокую численность в Беринговом море в 2000, 2001 и, что подтвердилось съемкой, в 2002 гг. Это еще более очевидно в связи с практически тотальным сезонным нагулом кеты второго морского года жизни именно в этом водоеме (Старовойтов, 2003а).

Результаты последних комплексных исследований полностью подтвердили долгосрочные прогнозы, данные В.П.Шунтовым (1986) еще в начале 1980-х гг., о том, что в начале 1990-х гг. в дальневосточных морях начнутся крупные экосистемные перестройки, вызванные глобальными изменениями климато-океанологических и космо-геофизических факторов. Произошедшие перестройки в сообществах дальневосточных морей В.П.Шунтов трактует по цепочке: снижение численности наиболее массовых пелагических рыб (минтай — на севере, дальневосточная сардина — на юге) — уменьшение пресса на планктонные сообщества — увеличение количества и продукции хищного зоопланктона — уменьшение количества и продукции нехищного зоопланктона — снижение рыбопродуктивности — начало роста альтернативных видов nekтона (сельдь — на севере, тихоокеанский кальмар, южный одноперый терпуг и анчоус — на юге) — снижение биомассы и продукции хищного зоопланктона — увеличение биомассы и продукции нехищного зоопланктона — увеличение рыбопродуктивности, но на более низком уровне в условиях новой эпохи и другой структуры сообществ (Шунтов и др., 1997). В настоящее время эта схема полностью подтвердилась, так же как и ее причинно-следственный механизм.

### Литература

- Баланов А.А., Радченко В.И.** Новые данные о питании и пищевом поведении кинжалозуба *Anotopterus pharao* // *Вопр. ихтиол.* — 1998. — Т. 38, № 4. — С. 492–498.
- Бирман И.Б.** Локальные стада осенней кеты в бассейне Амура // *Вопр. ихтиол.* — 1956. — Вып. 7. — С. 158–173.
- Благодеров А.И.** Сезонное распределение и некоторые черты биологии сельдевой акулы (*Lamna ditropis*) в северо-западной части Тихого океана // *Вопр. ихтиол.* — 1993. — Т. 33, вып. 5. — С. 715–719.
- Воловик С.П., Гриценко О.Ф.** О влиянии хищных рыб на выживание молоди тихоокеанских лососей в реках Сахалина // *Тр. ВНИРО.* — 1970. — Т. 99. — С. 193–209.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** Экология и воспроизводство кеты и горбуши. — М.: Агропромиздат, 1987. — 166 с.
- Двинин П.А.** Лососи южного Сахалина // *Изв. ТИНРО.* — 1952. — Т. 37. — С. 69–108.
- Дулупова Е.П.** Трофические связи массовых видов лососей в Беринговом море в летний период // *Изв. ТИНРО.* — 1998. — Т. 124. — С. 614–623.
- Ефимкин А.Я.** Питание лососей западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002 г. // *Наст. сб.*
- Иванков В.Н., Андреева В.В., Тяпкина Н.В. и др.** Биология и кормовая база тихоокеанских лососей в ранний морской период жизни. — Владивосток: Изд. ДВГУ, 1999. — 260 с.
- Кагановский А.Г.** Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // *Изв. ТИНРО.* — 1949. — Т. 31. — С. 3–57.
- Каев А.М.** О некоторых вопросах формирования численности популяций осенней кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) Сахалина и о. Итуруп // *Вопр. ихтиол.* — 1983. — Т. 23, вып. 1. — С. 45–52.
- Каев А.М.** О существовании группы риска среди молоди кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне // *Вопр. ихтиол.* — 1992. — Т. 32, вып. 2. — С. 53–60.
- Карпенко В.И.** Величина выедания молоди лососей хищными рыбами // *Рыб. хоз-во.* — 1982. — № 4. — С. 41–42.
- Карпенко В.И.** Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. — М.: ВНИРО, 1998. — 165 с.
- Клоков В.К.** Популяционная структура и динамика численности кеты северного побережья Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1975. — 27 с.
- Кляшторин Л.Б.** Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // *Рыб. хоз-во.* — 2000. — № 4. — С. 32–34.
- Коновалов С.М.** Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // *Биол. исслед. лососевых.* — Владивосток, 1985. — С. 5–25.

- Крыхтин М.Л., Смирнов А.Г.** О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей // *Вопр. ихтиол.* — 1962. — Т. 2, вып. 1. — С. 51–68.
- Кузнецов И.И.** Кета и ее воспроизводство. — Хабаровск, 1937. — 176 с.
- Куликова Н.И.** Изменчивость и пути формообразования у кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) // *Вопр. ихтиол.* — 1972. — Т. 12, вып. 2. — С. 211–225.
- Куликова Н.И., Рослый Ю.С.** Естественная и промысловая смертность амурской кеты // *Исслед. по биол. рыб и промысл. океанографии.* — Владивосток: ТИНРО, 1978. — Вып. 9. — С. 134–139.
- Леванидов В.Я.** Воспроизводство тихоокеанских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура: *Изв. ТИНРО.* — 1969. — Т. 67. — 243 с.
- Мельников И.В.** Пелагические хищные рыбы — потребители тихоокеанских лососей: распределение в экономической зоне России и прилегающих водах, численность и некоторые черты биологии // *Изв. ТИНРО.* — 1997. — Т. 122. — С. 213–228.
- Методы определения продукции водных животных** / Под. ред. Г.Г.Винберга. — Минск: Высшейш. шк., 1968. — 246 с.
- Николаева Е.Т.** Динамика и возможность прогнозирования численности кеты *Oncorhynchus keta* бассейна р. Камчатка // *Вопр. ихтиол.* — 1992. — Т. 32, вып. 2. — С. 76–84.
- Осипов В.Г.** Акулы // *Биологические ресурсы Тихого океана.* — М.: Наука, 1986. — С. 94–118.
- Паренский В.А.** Этология нереста нерки. — Владивосток: Дальнаука, 1992. — 113 с.
- Путивкин С.В.** Биология и динамика численности анадырской кеты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1999. — 23 с.
- Радченко В.И.** Состав, структура и динамика нектонных сообществ эпипелагиали Берингова моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1994. — 24 с.
- Радченко В.И., Рассадников О.А.** Тенденции многолетней динамики запасов азиатских лососей и определяющие ее факторы // *Изв. ТИНРО.* — 1997. — Т. 122. — С. 72–94.
- Рикер У.Е.** Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1979. — 408 с.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии. — М.: Мир, 1979. — 424 с.
- Рослый Ю.С.** Биология и учет молоди тихоокеанских лососей в период миграции в русле Амура // *Изв. ТИНРО.* — 1975. — Т. 98. — С. 113–128.
- Рослый Ю.С., Новомодный Г.В.** Элиминация молоди лососей рода *Oncorhynchus* из реки Амур тихоокеанской миногой *Lampetra japonica* и другими хищными рыбами в раннеморской период жизни // *Вопр. ихтиол.* — 1996. — Т. 36, № 1. — С. 50–54.
- Северцов А.Н.** Морфологические закономерности эволюции. — М.: Изд-во АН СССР, 1939. — 610 с.
- Смирнов А.И.** Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. — М.: Изд-во МГУ, 1975. — 334 с.
- Смирнов А.И.** Зависимость численности лососей от особенностей экологии размножения и онтогенеза // *Рыб. хоз-во.* — 1995. — № 5. — С. 35–42.
- Соболевский Е.И.** Морские млекопитающие Охотского моря, их распределение, численность и роль как потребителей других животных // *Биол. моря.* — 1983. — № 5. — С. 13–20.
- Старовойтов А.Н.** Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях — биологическая характеристика вида. 1. Сезонное распределение и миграции кеты в дальневосточных морях и открытых водах северо-западной Пацифики // *Изв. ТИНРО.* — 2003а. — Т. 132. — С. 43–81.
- Старовойтов А.Н.** Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях — биологическая характеристика вида. 2. Питание и трофические связи кеты в эпипелагиали дальневосточных морей и сопредельных водах Тихого океана // *Изв. ТИНРО.* — 2003б. — Т. 133. — С. 3–34.
- Старовойтов А.Н., Глебов И.И., Свиридов В.В.** Современный статус нектонных сообществ эпипелагиали западной части Берингова моря // *Вопр. рыб-ва.* — 2003. — В печати.
- Шершнев А.П.** Биология молоди кеты из прибрежных вод юго-восточной части Татарского пролива // *Лососевые Дальнего Востока.* — 1975. — Т. 116. — С. 58–66.
- Шершнев А.П.** Рост молоди кеты и горбуши в ранний морской период жизни // *Изв. ТИНРО.* — 1973. — Т. 91. — С. 37–47.

- Шунтов В.П.** Новые данные о морском периоде жизни азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1994а. — Т. 116. — С. 3–41.
- Шунтов В.П.** Новые данные о распределении китов и дельфинов в северо-западной части Тихого океана // Биол. моря. — 1994б. — Т. 20, № 6. — С. 436–442.
- Шунтов В.П.** Современное распространение китов и дельфинов в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана // Зоол. журн. — 1993. — Т. 72, вып. 7. — С. 131–141.
- Шунтов В.П.** Состояние изученности многолетних циклических изменений численности рыб дальневосточных морей // Биол. моря. — 1986. — № 3. — С. 3–14.
- 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.
- Яблоков А.В.** Популяционная биология. — М.: Высш. шк., 1987. — 303 с.
- Вах N.J.** The early marine migration of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) through Hood Canal — its variability and consequences: Ph. D. Thesis. — Univ. Wash., 1983. — 196 p.
- Beamish R.J., Mahnken C. and Neville C.M.** Hatchery and wild production of Pacific Salmon in relation to large-scale, natural shifts in the productivity of the marine environment // ICES J. Mar. Sci. — 1997. — № 54. — P. 1200–1215.
- Beamish R.J., Bouillon D.R.** Pacific salmon production trends in relation to climate // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1993. — Vol. 50, № 5. — P. 1002–1016.
- Beamish R.J., Neville C.M.** Pacific salmon and pacific herring mortalities in the Fraser river plume caused by river lamprey (*Lampetra ayresi*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — Vol. 52, № 3. — P. 644–650.
- Bigler B.S., Wilch D.W., Helle J.H.** A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1996. — № 53. — P. 455–465.
- Cooney R.T., Brodeur R.D.** Carrying capacity and North Pacific salmon production: stock-enhancement implications // Bull. Mar. Sci. — 1998. — № 62. — P. 443–464.
- Cox S.P., Hinch S.G.** Changes in size at maturity of Fraser River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) (1952–1993) and associations with temperature // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1997. — № 54. — P. 1159–1165.
- Dolloff C.A.** Predation by river otters (*Lutra canadensis*) on juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and dolly varden (*Salvelinus malma*) in Southeast Alaska // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1993. — Vol. 50. — P. 312–315.
- Harvey J.T.** Assessment of errors associated with harbour seal (*Phoca vitulina*) faecal sampling // J. zool. — 1989. — Vol. 219, № 1. — P. 101–111.
- Heard W.R.** Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific salmon life histories. — Vancouver: UBC Press, 1991. — P. 119–230.
- Heard W.R.** Do hatchery salmon affect the North Pacific ecosystem? // Bull. NPAFC. — 1998. — № 1. — P. 405–411.
- Helle J.H., Hoffman M.S.** Changes in size and age at maturity of two North American stocks of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) before and after a major regime shift in the North Pacific Ocean // Bull. NPAFC. — 1998. — № 1. — P. 81–90.
- Hiroi O.** Historical trends of salmon fisheries and stock conditions in Japan // Bull. NPAFC. — 1998. — № 1. — P. 23–27.
- Hopley C.W.** Temporal and geographic variability in survival of sea-ranched coho and chinook salmon in North America // NOAA Tech. Rept. NMFS. — 1991. — № 102. — P. 21–31.
- Hunter J.G.** Survival and production of pink and chum salmon in a coastal stream // J. Fish. Res. Board Can. — 1959. — Vol. 16, № 6. — P. 68–75.
- Ishida Y., Ito S., Ueno Y., Sakai J.** Seasonal growth patterns of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in offshore waters of the north Pacific ocean // Bull. NPAFC. — 1998. — № 1. — P. 66–80.
- Iwamoto R.N., Salo E.O.** Estuarine survival of juvenile salmonids: a review of the literature: Wash. Stat. Dep. Fish. — 1977. — № 807. — 64 p.
- Kaeriyama M., Ueda H.** Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*O. keta*) in Japan: a review // Bull. NPAFC. — 1998. — № 1. — P. 163–171.

- Karpenko V.I.** Pacific salmon investigations in marine period of life // Proceeding of the Int. Workshop on Future Salmon Res. in the North Pacific. — S.I., 1992. — P. 67–70.
- LeBlond P.H.** What is carrying capacity of the North Pacific Ocean for salmonids? // PICES press. — 1999. — Vol. 7, № 2. — P. 17–22.
- LeBrausser R.J.** Stomach contents blue shark (*Prionace glauca*) taken in the Gulf of Alaska // J. Fish. Res. Board Canada. — 1964. — Vol. 21, № 4. — P. 861–862.
- Nagasawa K.** Predation by salmon sharks (*Lamna ditropis*) on Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the north Pacific Ocean // Bull. NPAFC. — 1998. — № 1. — P. 419–433.
- Nagasawa K.** The impact of predation by fishes and seabirds on chum salmon juveniles in Japanese coastal waters // Workshop on the growth, distribution and mortality of juvenile pacific salmon in coastal waters. — Sidney. Can., 1992. — P. 16–25.
- Neave F.** Principles affecting the size of pink and chum salmon in British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. — 1953. — Vol. 9, № 9. — P. 119–132.
- NPAFC:** Annual Report. — Vancouver, Canada, 1998. — 78 p.
- NPAFC:** Annual Report. — Vancouver, Canada, 2000. — 59 p.
- Parker R.R.** Estimation of sea mortality rates for the 1960 brood-year pink salmon of Hoke Nose Creek, British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. — 1964. — Vol. 21, № 5. — P. 1019–1034.
- Parker R.R.** Marine mortality schedules of pink salmon of the Beela Coola River, central British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. — 1968. — Vol. 25, № 4. — P. 757–794.
- Radchenko V.I., Chigirinsky A.I.** Pacific salmon in Bering sea: NPAFC. — Doc. 122. — Vladivostok: TINRO, 1995. — 30 p.
- Ricker W.E.** Ocean growth and mortality of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Board. Can. — 1964. — Vol. 21, № 5. — P. 905–931.
- Rounsefell G.A.** Fecundity of north american salmonidae // Fish. Bull. — 1957. — Vol. 57, № 122. — P. 125–134.
- Royal L.A.** Survival in the estuaries is a most critical phase // West. Fish. — 1962. — Vol. 64, № 6. — P. 16–29.
- Salo E.O.** Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) // Pacific salmon life histories. — Vancouver: UBC Press, 1991. — P. 231–309.
- Welch D.W., Margolis L., Henderson M.A., McKinnell S.** Evidence for attacks by the bathypelagic fish *Anotopterus pharao* (Myctophiformes) on pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1991. — Vol. 48. — P. 2403–2407.

*Поступила в редакцию 2.04.03 г.*