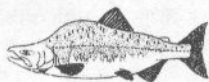


УДК 597-153

## ПИТАНИЕ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ КАК ИНДИКАТОР СОСТОЯНИЯ ЭКОСИСТЕМЫ СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКИ

В. И. Карпенко, А. Ф. Волков (ТИНРО-центр), М. В. Коваль



Питание тихоокеанских лососей исследуется в разные периоды жизненного цикла с 1950-х годов, материалы собираются в основных районах нагула в 200-мильной экономической зоне РФ — Охотском и Беринговом морях и в северо-западной части Тихого океана. Данные получены из уловов разными орудиями лова, используемыми для лова молоди и взрослых лососей. Для оценки условий нагула основных лососей-планктонофагов — горбуши, кеты и нерки, используя сравнительный анализ, исследовали состав пищи, планктона и нектона в Беринговом море. Установлено, что в 1950-х годах в морских водах основной пищей этих видов были энергетически высокоценные гипериды и эвфаузииды. Основу питания молоди лососей составляли также копеподы, доля которых была велика у возвращающихся на нерест взрослых лососей. Пищевой спектр лососей был относительно стабильным до 1980-х годов, когда в их пище повысилась роль крылоногих моллюсков и молоди рыб. Начиная с этого периода в пище лососей значительную долю стали занимать низкокалорийные животные — щетинкочелюстные, аппендикулярии и сальпы, особенно в Беринговом море. Кета имеет наиболее высокую изменчивость состава пищи и может считаться основным индикатором состояния продукции планктона. Установлено, что изменения спектра питания лососей связаны с изменениями в составе планктона и нектона. Региональные их особенности, а также численность потребителей обуславливают состав пищи лососей. Условия питания лососей оказывали влияние на формирование размеров и возраст созревания лососей в конце прошлого века, которые определили высокую продуктивность основных стад и популяций этих рыб в Северной Пацифике.

**V. I. Karpenko, A. F. Volkov ( TINRO-center), M. V. Koval.** Pacific Salmon feeding as indicator of the Northern Pacific Ocean ecosystem state // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers. Vol. 8. Petropavlovsk-Kamchatski: KamchatNIRO. 2006. P. 113–125.

Since the 1950s food habits of Pacific salmon have been studied from samples representing multiple salmon life history stages, and collected from principal feeding areas (Sea of Okhotsk, Bering Sea, and North–West Pacific) within Russia's 200-mile economic zone. Data were gathered by various fishing gear designed to catch juvenile and adult salmon. Using a comparative analysis, we examined food habits, and plankton and nekton data in the Bering Sea to illustrate salmon feeding conditions of main plankton-eating species — pink, chum, and sockeye. Our results showed that in the 1950s in offshore waters the principal food of these salmon consisted of energetically valued hyperiids and euphausiids. The basis of juvenile salmon diets consisted of copepods, which also contribute substantially to the food of returning adult salmon. The diet was stable until the 1980s, when the contribution of pteropods and juvenile fish in salmon diets were more significant. Since that time, low energy organisms, including arrow worms, appendicularia, and salps, have appeared in the diets of salmon in relatively high numbers, particularly in the Bering Sea. Chum salmon demonstrate the most variable composition of the diet, and may be think the main indicator of plankton production. Shows, it was shown that the changes in the diet were associated with changes in plankton and nekton abundance. Regional features and salmon abundance also affected salmon diet composition. Aspects of salmon diets have affected the size and average age of maturation toward the end of the last century, which has influenced on the productivity of salmon stocks and populations.

Трофический фактор является одним из основных, определяющих не только биологические размеры рыб, но и их выживание, что обуславливает численность и продукцию лососей того или иного района воспроизводства. Состояние кормовой базы лососей зависит от климато-океанологических условий развития основных животных планктона и нектона в тех водных акваториях, через которые мигрируют лососи в отдельные периоды их жизни. Миграции носят сезонный характер, что сказывается на уровне обеспеченности пищей лососей и в конечном счете определяет особенности нагула и выживания поколений.

Эти процессы трудно проследить на эпизодических или кратковременных наблюдениях, особенно если они основаны на материалах для какой-то отдельной единицы запаса, исключая взаимоотношения с другими. Для последнего необходимо значительное накопление материалов для создания необходимой базы данных и получения большого сравнительного материала, собранного желательным по единой методике. В настоящее время такие данные накоплены в КамчатНИРО (с середины 1950-х годов) и в ТИНРО-центре (с середины 1980-х годов) для большинства районов обитания дальневосточных лососей в западной части Северной Пацифики.

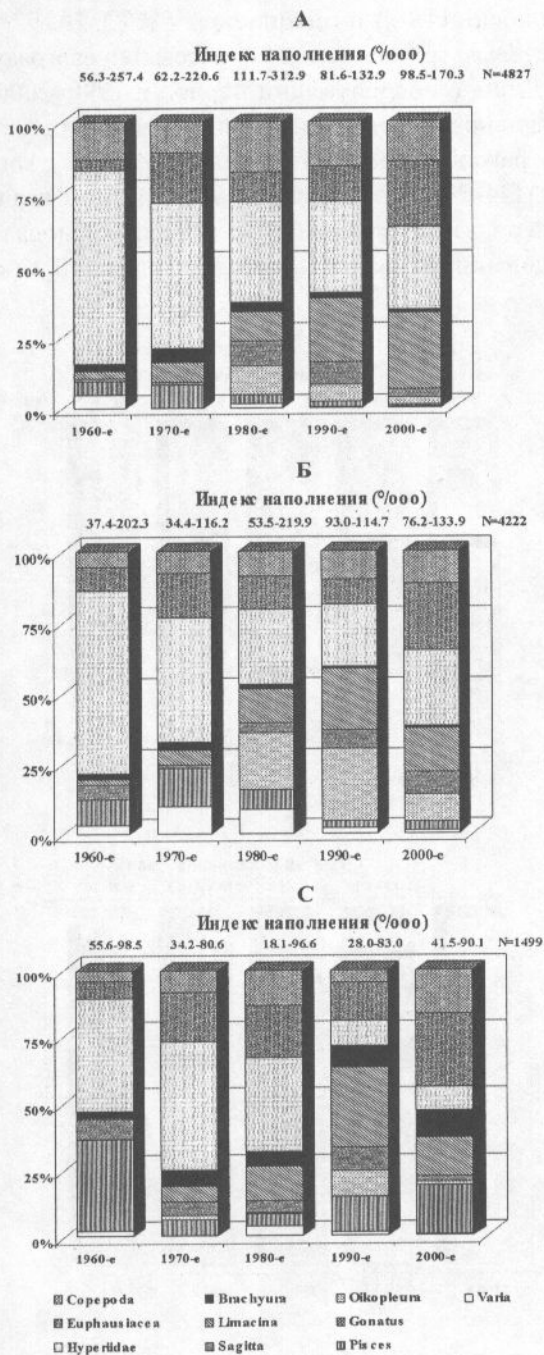


Рис. 1. Состав пищи молоди лососей в 1960–2000 гг., Охотское море (А — горбуша; В — кета; С — нерка)

и 23% массы пищи). Молодь рыб только в 1970-е годы занимала более 8% массы пищи, в другие периоды ее доля была ниже. Узкий пищевой спектр горбуши отмечен в 1960 и 1970-е годы (16 и 13 компонентов), а широкий — в 1990 и 2000-е годы (30 и 24 компонента). Средняя накормленность рыб изменялась значительно — от 56,3 до 312,9‰, причем наиболее высокой была в 1980-е годы — до 313‰, а низкой — в 1990 и 2000-е годы — менее 200‰. В целом преобладание в пище гиперIIDов наблюдалось в годы низкой численности горбуши, а высо-

кие доли крылоногих моллюсков, копепод и эвфаузиид — в последние годы ее высокой численности.

Кета также в основном питалась гиперIIDами, занимавшими от 22 до 64% массы пищевого комка (рис. 1В). Как и у горбуши, у молоди кеты основу пищи составляла *Themisto japonica*, лишь в 1969 г. доминировала *Th. libellula* (90,5%). Кроме них, в 1960 и 1970-е годы кета потребляла молодь рыб и эвфаузиид (по 9, 14 и 16% соответственно), в 1980 и 1990-е — ойкоплевр (20 и 26%) и крылоногих моллюсков (12 и 22% соответственно). В последние годы в ее пище была значительна доля эвфаузиид (24%), крылоногих моллюсков (16%), копепод (11%) и ойкоплевр (10%). Как и у горбуши, узкий пищевой спектр отмечен у кеты в 1960 и 1970-е годы (до 16 компонентов), а широкий — в 1990 и 2000-е годы (до 25 компонентов). Накормленность кеты была ниже, чем горбуши — от 34 до 220‰. Самой высокой она была также в 1980-е годы (54–220‰), а низкой — в 1960 и в 2000-е годы — до 130‰. В целом доля гиперIIDов снижалась с 64 до 27%, а повышалась доля эвфаузиид (до 24%), крылоногих моллюсков (до 22%) и ойкоплевр (до 26%), а также копепод (до 11%).

Нерка имела самый узкий спектр питания. В 1960, 1970 и 1980-е годы она питалась в основном гиперIIDами (43, 48 и 35% массы пищи соответственно) (рис. 1С). Из других животных только молодь рыб (34% в 1960-е) и эвфаузииды (18% в 1970-е и 20% в 1980-е) имели большее значение в ее питании. В этот период (1960–1980-е) пищевой спектр нерки включал лишь 5–11 компонентов. В 1990 и 2000-е годы спектр питания молоди нерки расширился до 20 компонентов, и основную роль стали играть крылоногие моллюски (30% в 1990 и 15% в 2000-е) и эвфаузииды (15% в 1990 и 28% в 2000-е). Кроме них, повысилась роль молоди рыб (14% в 1990 и 19% в 2000-е), копепод (16% в 2000-е), личинок крабов (8% в 1990 и 10% в 2000-е), а также некоторых других животных. Накормленность молоди нерки была ниже других видов и не превышала 100‰, изменяясь от 18 до 98‰, причем в течение всего периода наблюдений она очень слабо изменялась, что свидетельствует о высокой пищевой стабильности этого вида.

Среди молоди трех видов тихоокеанских лососей в Охотском море наиболее стабильным пищевым потребителем морских ракообразных является нерка. Горбуша также предпочитает поедать высококалорийных ракообразных — гиперIIDов, эвфаузиид и копепод (Ерохин, Шершнева, 2000; Шершнева, Коваль, 2004). Высокой пищевой лабильностью обладает кета, которая при высокой числен-

ности молоди других видов значительно расширяет пищевой спектр, в частности за счет горбуши. Тем не менее сама горбуша в годы своей высокой численности вынуждена поедать большое количество менее энергетически емких животных — крылоногих моллюсков и ойкоплевр, а также других животных, расширяя спектр питания.

### Берингово море

Молодь лососей. В западной части Берингова моря молодь лососей имеет более узкий пищевой спектр по сравнению с Охотским морем и включает менее 50 компонентов. В пище молоди горбуши встречено 43, кеты — 39, а нерки — лишь 28 компонентов. Основной пищей молоди лососей являются морские ракообразные — эвфаузииды, гиперииды и копеподы, а также личинки крабов и молодь рыб. Иногда повышается значение других животных, причем они начинают играть ведущую роль.

Так, в 1960-е годы основной пищей молоди горбуши были крылоногие моллюски (42% массы пищи), меньшее значение имели эвфаузииды (24%), молодь рыб (17%) и гиперииды (10%) (рис. 2А). В 1970-е годы, вслед за эвфаузиидами (24%), компонентами пищи горбуши были ракушковые раки — *Podon* sp. (21%), личинки крабов (20%) и молодь рыб (15%). Более стабильный, хотя и более широкий пищевой спектр наблюдался у молоди горбуши в последующий период — 1980–2000-е годы, когда основной ее пищей стали ракообразные — эвфаузииды (от 26 до 39% массы пищи), гиперииды (26–35%) и копеподы (8–26%). Основными видами среди последних были *Neocalanus cristatus* и *N. plumchrus*, но в 1990 г. *Eucalanus bungii* занимал 20% массы пищи. Доля других животных была крайне низкой, лишь в 1980-е годы крылоногие моллюски составили 8%, а в 2000-е годы молодь рыб — 13%. В течение периода наблюдений — с 1965 по 2002 годы пищевой спектр молоди горбуши расширился с 3 до 28 компонентов. Самым узким он был в период депрессии 1960–1970-х годов (3–11 компонентов). Однако накормленность рыб была более высокой в 1960-е годы (78–180‰), а также в 1980-е годы — от 66 до 290‰. Низкой была накормленность горбуши в 1970-е (52–135‰) и 2000-е (73–144‰) годы.

Пищевой спектр молоди кеты имел наиболее значительные сезонные и межгодовые изменения (рис. 2В). Так, в 1965 г. основу пищи кеты составили гиперииды (59%) и полихеты (31%), в 1970-е годы — личинки крабов (35%) и молодь рыб (22%), а в 1980-е годы — эвфаузииды (33%), крылоногие

моллюски (18%) и ойкоплевры (17%). В 1978 г. *Oikopleura* sp. занимала 30% массы пищевого комка. Лишь в последующий период в 1990–2000-е годы основное значение в питании кеты стали играть ракообразные — гиперииды (27–31%), копеподы (24–29%) и эвфаузииды (9–14%), также велика была роль сагитт (15–16%). В течение периода исследований пищевой спектр кеты расширился с 5

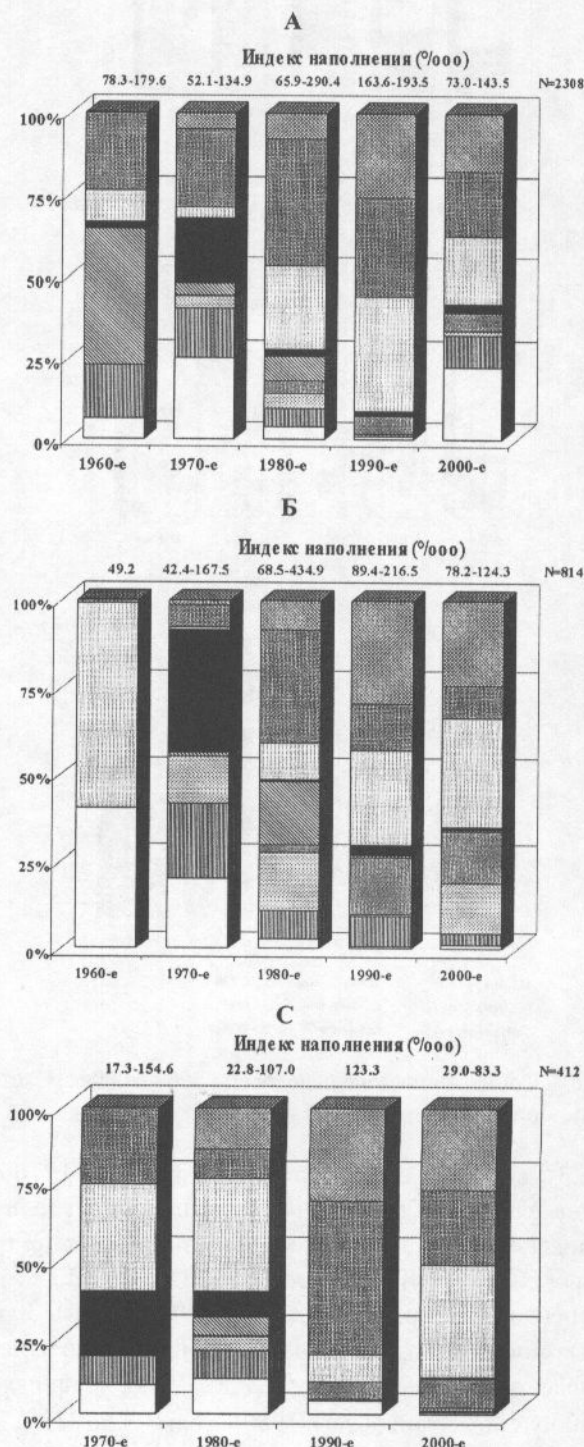


Рис. 2. Состав пищи молоди лососей в 1960–2000 гг., Берингово море (А — горбуша; В — кета; С — нерка)

до 22 компонентов. Низкая накормленность рыб наблюдалась в первоначальный период наблюдений (1965–1970-е годы) — 42–168‰ и в 2000-е годы — 78–124‰, а наиболее высокая в 1980-е годы — до 434‰.

Молодь нерки имела наиболее стабильный пищевой спектр, основу которого составляли ракообразные — гиперииды, эвфаузииды и копеподы, доля которых изменялась по годам (рис. 2С). В течение 1970, 1980 и 2000-х годов гиперииды занимали первое место, составляя более 35% массы пищи. Лишь в 1990-е годы они занимали третье место, уступив эвфаузиидам (49%) и копеподам (31%). Из других животных лишь личинки крабов в 1970-е годы (21%) и молодь кальмаров в 1980-е годы (11%) играли существенную роль в питании нерки. Количество компонентов пищи незначительно изменялось по годам и составило от 3 до 14. Накормленность молоди нерки также была относительно стабильной, варьируя от 17 до 155‰, составляя в среднем около 100‰. Эти особенности позволяют считать нерку самым стабильным потребителем морских ракообразных в западной части Берингова моря.

**Взрослые лососи.** Пищевой спектр взрослых лососей значительно отличался от такового молоди, был шире и включал около 60 компонентов, у горбуши — 34, кеты — 45 и нерки — 43 компонента. Причем ракообразные имели большое значение в пищевых спектрах только горбуши и нерки, а кета в большей мере питалась другими животными.

Основу пищи горбуши в 1980 и 1990-е годы составили эвфаузииды — 54 и 30%, соответственно (рис. 3А). Кроме них, в 1980-е годы была велика доля личинок крабов (27%) и молоди рыб (19%), а в 1990-е годы — гипериид и молоди рыб (по 16%). Последние (молодь рыб) служили основной пищей горбуши в 2000-е годы (38%), когда значительную долю пищи составляли молодь кальмаров (26%) и копеподы (20%). Средняя накормленность рыб мало изменялась по годам и была около 100‰.

Кета питалась преимущественно эвфаузиидами (14–22%), крылоногими моллюсками (4–22%) и молодь рыб (6–18%) (рис. 3В). Однако у кеты обычно более трети пищевого комка было трудно определить из-за высокой переваренности пищи. Из ракообразных только эвфаузииды составляли значительную долю пищи (14–22%), а гиперииды и копеподы редко занимали более 10% массы пищевого комка. Накормленность кеты обычно была низкой, не превышая 70‰, но относительно широким

был пищевой спектр, который в 1980-е годы включал 24 компонента.

Основу пищи нерки в 1980 и 2000-е годы составляли эвфаузииды, которые занимали 84 и 30% массы пищевого комка соответственно (рис. 3С). Кроме них, в 2000-е годы была значительной доля молоди рыб (23%), кальмаров (18%) и гипериид (16%).

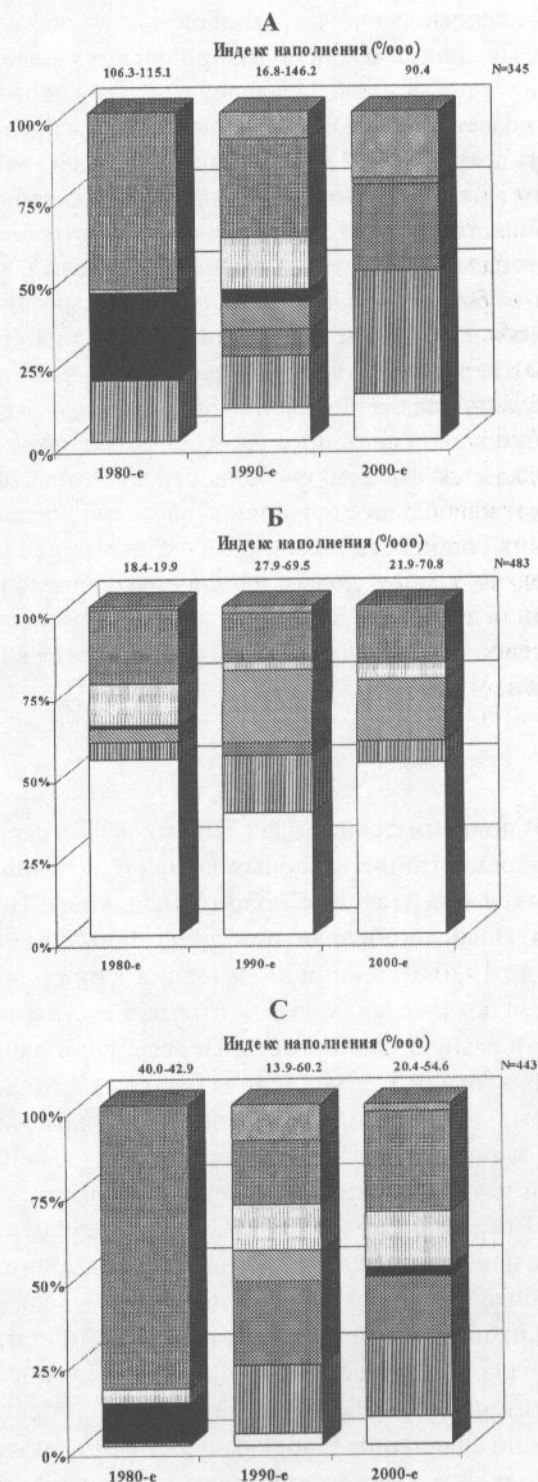


Рис. 3. Состав пищи взрослых лососей в 1980–2000 гг., Берингово море (А — горбуша; В — кета; С — нерка)

Наиболее широкий пищевой спектр (23 компонента) нерка имела в 1990-е годы, когда основной ее пищей были молодь кальмаров (25%) и рыб (20%), а также эвфаузииды (19%), гиперииды (14%) и копеподы (11%). Накормленность нерки была самой низкой среди всех лососей и не превышала 60‰, в среднем она составляла немногим более 40‰.

В западной части Берингова моря основной пищей лососей являются ракообразные — эвфаузииды, гиперииды и копеподы, причем как у молоди, так и у взрослых рыб. Появление других животных наблюдается в случаях, когда повышается численность потребителей либо происходят другие изменения в пелагических планктонных или нектонных сообществах. Тогда лососи начинают потреблять в большем количестве крылоногих моллюсков, молодь рыб и кальмаров, а также щетинкочелюстных и ойкоплевр. Из трех видов лососей — горбуши, кеты и нерки наибольшей пищевой стабильностью обладает нерка, а пищевой лабильностью — кета. Горбуша занимает промежуточное положение. Однако из-за высокой численности последняя оказывает наибольшее влияние на состояние пелагических сообществ ракообразных, что приводит, вероятно, к межгодовым изменениям продуктивности отдельных лососей как этого, так и других регионов воспроизводства, нагуливающих в Беринговом море.

### Тихий океан

В прикамчатских водах Тихого океана исследовалось питание взрослых лососей, возвращающихся в нерестовые водоемы Дальнего Востока. Лососей облавливали дрейфтерными сетями: до 1970-х годов использовали капроновые сети, а позднее жилковые, которые, несомненно, имели разную уловистость. Первые в основном использовались в исследовательских целях, а вторые — для промысла лососей японским флотом, а также в последнее десятилетие российскими научно-исследовательскими судами.

В целом состав пищи лососей — горбуши, кеты и нерки — включал около 70 компонентов. Наиболее широкий спектр имела кета — 69 компонентов, а узкий — нерка — 52 компонента. Горбуша занимала промежуточное положение — 58 компонентов. Расширение пищевого спектра кеты по сравнению с другими лососями связано с большой долей и количеством в отдельные периоды наблюдений в ее пище желетелых животных и молоди различных рыб.

Горбуша в основном потребляла ракообразных — копепод, гипериид и эвфаузиид, а также крылоногих и головоногих моллюсков и молодь рыб, хотя их доля, как и других животных, имела значительную межгодовую изменчивость (рис. 4А). В 1950-е годы основными компонентами пищи горбуши были: копеподы (27%), эвфаузииды (25%) и молодь рыб (21%); в 1960-е годы — гиперииды (24%), молодь кальмаров (19%) и рыб (18%); в 1970-е годы — гиперииды (34%), эвфаузииды (20%) и молодь каль-

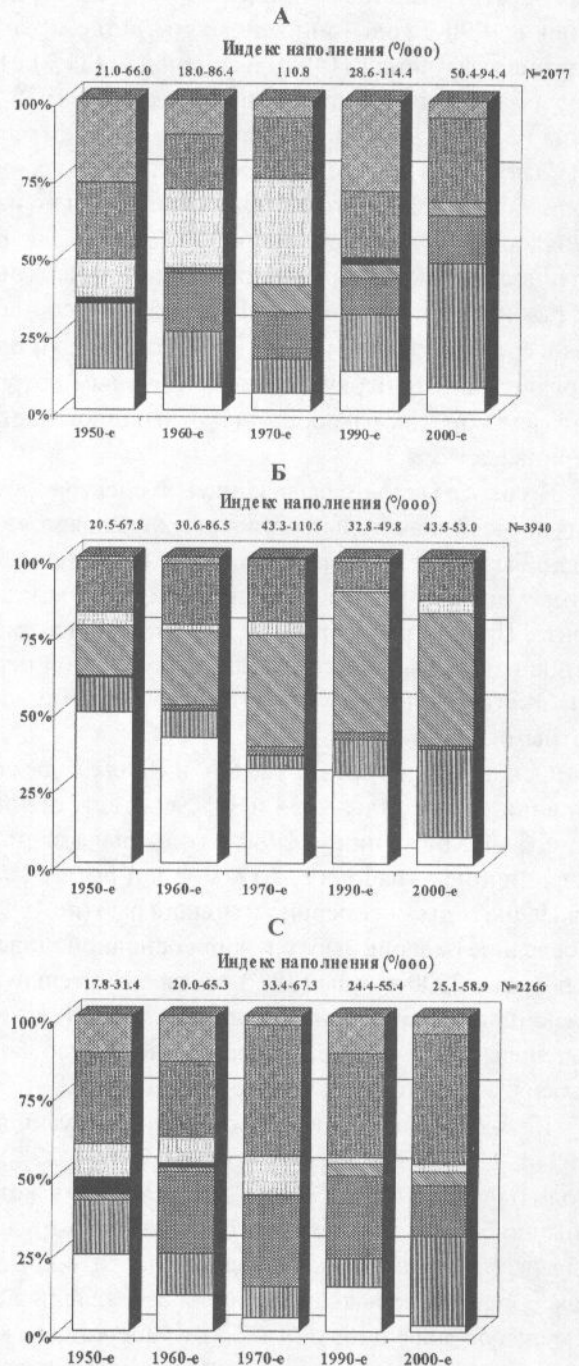


Рис. 4. Состав пищи взрослых лососей в 1950–2000 гг., северо-западная часть Тихого океана (А — горбуша; В — кета; С — нерка)

маров (15%); в 1990-е годы — копеподы (30%), эвфаузииды (21%) и молодь рыб (19%); 2000-е годы — молодь рыб (40%), эвфаузииды (28%) и молодь кальмаров (15%). В некоторые годы основу пищи составляли относительно редкие виды животных. Так, *Sagitta elegans* в 1986 г. в феврале–апреле занимала 33–45% массы пищевого комка, а *Gonatidae gen sp.* в 1962 г. — 62,6% и в 2000 г. — 40,3%. Наиболее широкий пищевой спектр (23 компонента) горбуша имела в середине 1950-х и начале 2000-х годов, а узкий — в начале 1960-х годов. Накормленность рыб была относительно низкой в 1950 и 1960-е годы (18–86‰) и высокой в 1970-е и последние годы наблюдений (более 100‰), возможно, из-за использования различных по качеству дрейфтерных сетей. В целом преобладание в пище молоди рыб и кальмаров наблюдалось в годы высокой численности горбуши, а ракообразных — в годы ее низкой численности.

Кета питалась преимущественно крылоногими моллюсками, эвфаузиидами и молодь рыб, а также иногда в ее пище была велика доля кишечно-полостных (рис. 4В). Последние занимали в 1950-е годы первое место (21%): в частности, в 1957 г. они составили 72,6%, в 1958 г. — 49,6% и в 1997 г. — 27,8% массы пищевого комка. Кроме того, кета потребляла эвфаузиид (17%) и молодь рыб (12%). В 1960-е годы основу пищи кеты составляли крылоногие моллюски (25%) и эвфаузииды (20%); в 1970, 1990 и 2000-е — крылоногие моллюски (от 37 до 46%), эвфаузииды (9–21%) и молодь рыб (5–29%). Наиболее широкий пищевой спектр (30 компонентов) кета, как и горбуша, имела в середине 1950 и начале 2000-х годов, а узкий — в середине 1960 и начале 1970-х годов. Накормленность кеты была практически всегда ниже, чем других лососей, и только в 1970-е годы превышала 100‰. Как и у горбуши, у кеты преобладание крылоногих моллюсков и молоди рыб отмечено в годы высокой численности лососей, в частности горбуши.

Нерка в основном потребляла эвфаузиид, молодь кальмаров и рыб. Меньшую роль в ее пище играли копеподы, гиперииды и крылоногие моллюски (рис. 4С). В 1950-е годы основное значение в пище нерки имели эвфаузииды (30%), молодь рыб (17%) и копеподы (11%) с гипериидами (11%); в 1960-е годы — молодь кальмаров (26%), рыб (13%), эвфаузииды (25%) и копеподы (15%); в 1970 и 1990-е годы — эвфаузииды (42 и 34% соответственно) и молодь кальмаров (29 и 27%); в 2000-е годы — кроме этих животных (41 и 16%) также молодь рыб (28%). Из других животных *Callizona sp.* в 1962 г. составляла 32,9%, а *Gonatidae gen. sp.*

в 1964 г. — 46,8–54,6%, в 1970 г. — 59,7, в 1998 г. — 75,7 и в 2000 г. — 43,3% массы пищи. Как и другие лососи, нерка имела наиболее широкий пищевой спектр: в 1950 и 2000-е годы — 18 и 26 компонентов соответственно. В 1950-е годы отмечена самая низкая накормленность рыб — 18–31‰, а в 1970-е годы, наоборот, высокая — 33–67‰. Нерка, как наиболее активный пищевой конкурент, практически не меняла основной пищи, которой являлись эвфаузииды, за исключением 1960-х годов, когда их доля была почти такой же, как и у молоди кальмаров.

Проведенный анализ позволяет заключить, что наиболее стабильным и активным потребителем ракообразных является нерка, меньшую конкуренцию ей составляет горбуша, а наиболее лабильным потребителем различных животных является кета.

### Результаты исследований по программе BASIS

На трех научно-исследовательских судах (Россия, США и Япония) сбор и обработку проб по питанию лососей выполняли сотрудники ТИНРО-центра по принятой здесь стандартной методике (Чучукало, Волков, 1986; Волков, 1996). Она включает групповую обработку желудочно-кишечных трактов сразу же после вылова рыбы, без фиксации желудков. Это позволяет определять степень переваренности пищи, а главное — обрабатывать непосредственно в рейсе практически любой массив собираемых материалов, получая интегральную картину об особенностях и интенсивности питания лососей в том или ином районе нагула.

Основу питания молоди лососей осенью 2002–2004 гг. составили гиперииды, доля которых изменялась от 21,3 до 98,4% массы пищевого комка, причем этот максимальный размах колебаний отмечен у молоди нерки (рис. 5). Лишь в 2002 г. в пище этого вида первое место заняли эвфаузииды (40,5%), а также была значительна доля копепод (19,9%) и сагитт (14%). В 2003 г. в пище нерки была велика доля крылоногих моллюсков (18,3%). Пищевой спектр молоди нерки был узким — от 2 до 7 компонентов, а накормленность низкой — от 99 до 160‰.

Шире был пищевой спектр молоди горбуши (6–10 компонентов) и кеты (4–10 компонентов). У молоди горбуши в 2002 г. значительной была доля эвфаузиид (36,9%), а в 2003 г. — крылоногих моллюсков (24,5%). Эти же животные в те же годы занимали относительно высокую долю пищи кеты: 16,6 и 19,3% соответственно. Накормлен-

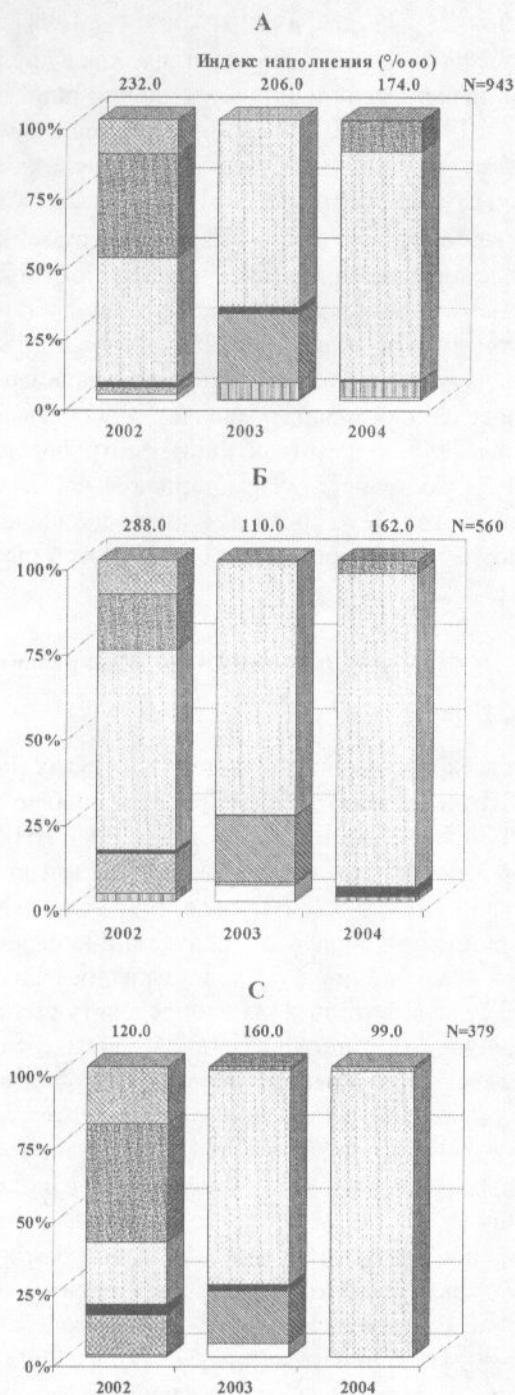


Рис. 5. Состав пищи молоди лососей в 2002–2004 гг., BASIS (А — горбуша; В — кета; С — нерка)

ность молоди горбуши и кеты также была высокой: 174–232‰ и 110–288‰ соответственно.

Созревающая кета и нерка имели более широкий пищевой спектр: 11–17 и 11–13 компонентов соответственно (рис. 6). Причем их соотношение значительно изменялось по годам. В 2002 и 2004 гг. основу пищи кеты составляла молодь рыб (40,9 и 37,6% соответственно), а также гиперииды (25 и 18,2%) и эвфаузииды (13,6 и 30%). В 2003 г. кета питалась крылоногими моллюска-

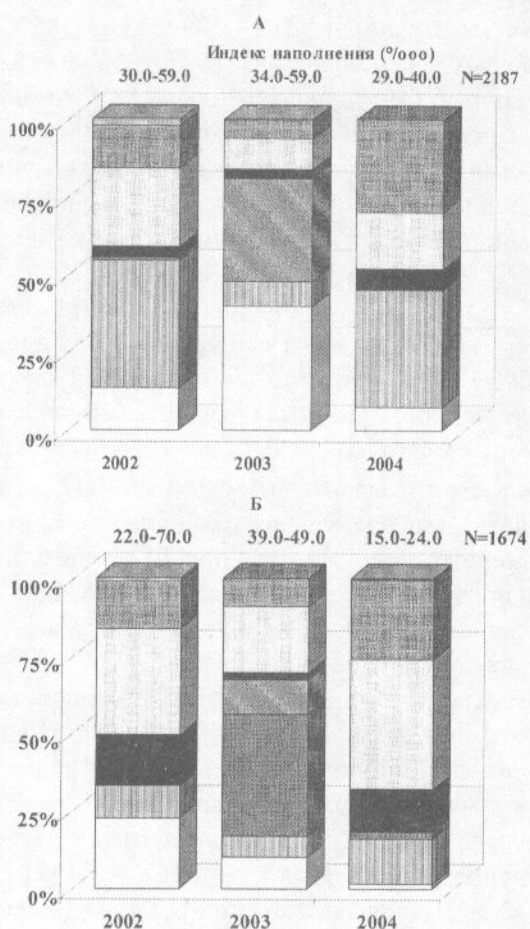


Рис. 6. Состав пищи неполовозрелых лососей в 2002–2004 гг., BASIS (А — кета; В — нерка)

ми (32,9%), гипериидами (9,5%) и молодью рыб (8,1%), около 40% составляла сильно переваренная пища, состав которой невозможно определить. Накормленность рыб изменялась от 29 до 59‰. Еще более высокая вариабельность накармливаемости была у нерки — от 15 до 70‰. Основу пищи нерки в 2002 и 2004 гг. составляли гиперииды (34,1 и 42% соответственно), эвфаузииды (15,5 и 25,6%), личинки крабов (16,3 и 13,7%) и молодь рыб (10,3 и 14,4%). В 2003 г. кета питалась молодью кальмаров (39,4%), гипериидами (21,2%), крылоногими моллюсками (10,7%) и эвфаузиидами (9,3%).

Таким образом, в западной части Берингова моря в пище планктоноядных лососей — горбуши, кеты и нерки ведущее место занимают гиперииды, крылоногие моллюски и мелкие кальмары. Доля эвфаузиид сравнительно невелика, что соответствует, во-первых, их месту в планктонных сообществах этого моря и, во-вторых, ограниченной досягаемости этих животных для лососей в дневное время, когда лососи проявляют наибольшую пищевую активность (Волков, Косенок, 2005; Коваль, 2005). Межгодовая динамика значимости

крылоногих моллюсков в пище лососей связана прежде всего с особенностями их биологии (Волков, 2003), а копеподы и щетинкочелюстные, обладая высокой численностью и биомассой, составляют незначительную долю пищевого комка лососей, являясь их кормовым резервом.

Пищевая конкуренция между горбушей, кетой и неркой, очевидно, существует в смягченном виде благодаря видоспецифическим различиям в избирательности отдельных животных. Конкурентные отношения этих лососей с другими массовыми представителями нектона (минтай, сельдь, терпуг, кальмары и др.) смягчаются тем обстоятельством, что основой их кормовой базы являются те представители зоопланктонного сообщества, которые обитают в верхней части эпипелагиали и преимущественно в дневное время.

### Сравнение состава планктона и пищи лососей

С этой целью мы можем использовать только материалы, собранные по программе BASIS в западной части Берингова моря в период выполнения стандартной траловой съемки по учету молоди лососей в 2002–2004 гг. (рис. 7 и 8). Состав и биомасса планктона, а также состав и накормленность молоди лососей и неполовозрелых особей имели значительное сходство между собой как в целом, так и по основным компонентам — гиперидам, эвфаузидам, а также крупной и средней фракциям планктона. Наибольшие их значения в планктоне были приурочены к тем же районам, где отмечено было максимальное содержание этих животных в пище лососей. В этих же районах наблюдались наибольшие скопления лососей. Это обстоятельство позволило сделать следующее заключение: тихоокеанские лососи являются лучшим «орудием лова» планктонных и нектонных животных, что позволяет использовать их для оценки продуктивности вод, сезонной и межгодовой изменчивости и характеристики биологических показателей.

### О пищевых отношениях лососей

Состав пищи лососей определяется, с одной стороны, обилием кормовых организмов в зонах их обитания, а с другой — особенностями внутривидовых и межвидовых пищевых отношений. Тем не менее первое является основой для наличия или отсутствия пищевой конкуренции. В настоящем сообщении для суждения о характере пищевых отношений лососей предпринята попытка анализа из-

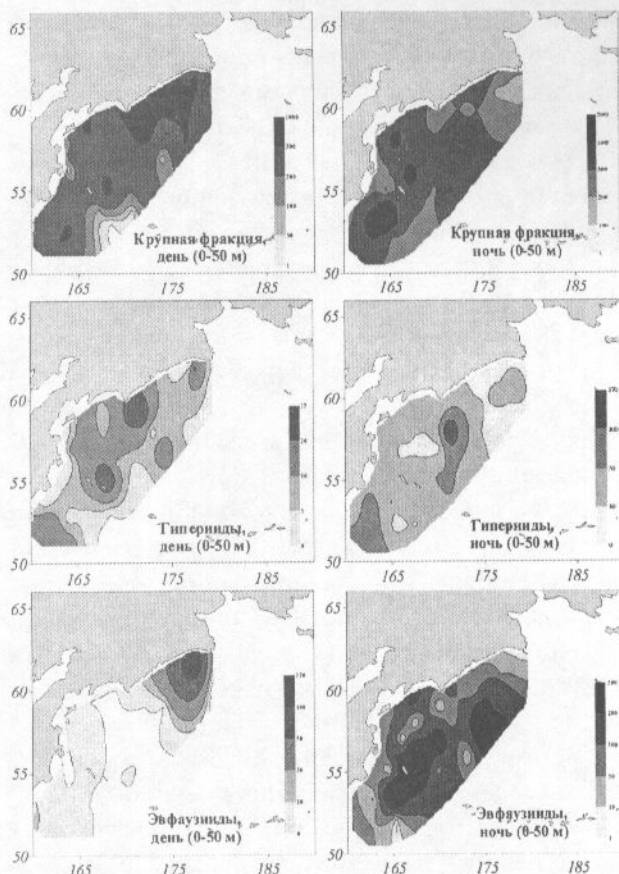


Рис. 7. Распределение биомассы зоопланктона в 2002–2004 гг.,  $\text{mg}/\text{m}^3$  (BASIS)

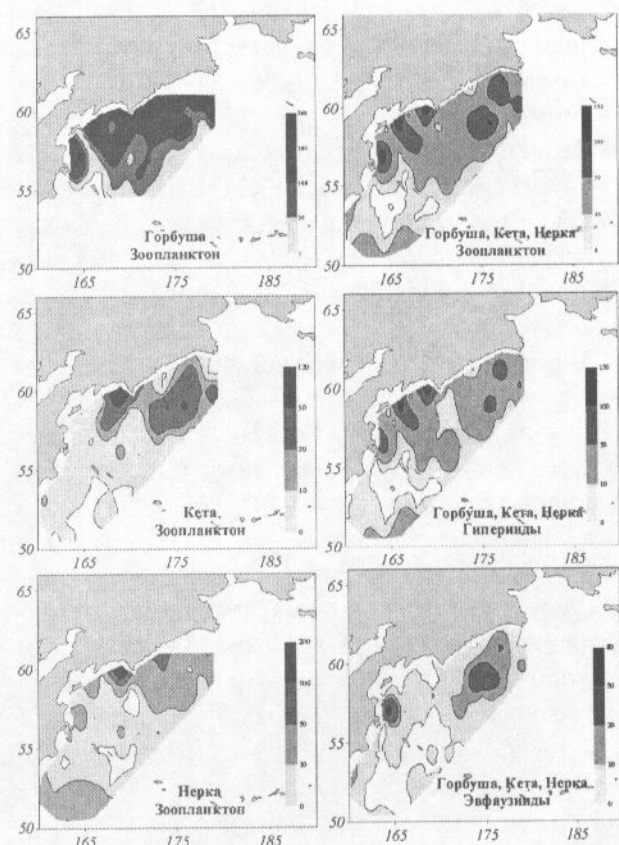


Рис. 8. Накормленность молоди лососей в 2002–2004 гг., % (BASIS)

менчивости количества компонентов и структуры состава пищи молоди лососей и взрослых рыб в регионах с продолжительным периодом наблюдений, а также сравнение по СП-коэффициентам.

**Молодь лососей.** В Охотском море имеется 20-летний ряд наблюдений за составом пищи молоди лососей всех трех видов — горбуши, кеты и нерки, охватывающий период с 1966 по 2002 гг. (рис. 9А). Обычно пищевой спектр молоди нерки включал наименьшее число компонентов по сравнению с другими — видами от 5 до 11. Лишь в конце 1990 — начале 2000-х годов (1997, 1999 и 2001 гг.) ее спектр питания расширился до 20 компонентов. В последний период наиболее широким был пищевой спектр молоди кеты (до 25) и горбуши (до 30). В эти годы наблюдалась наиболее высокая численность нагуливающейся молоди лососей, особенно горбуши. Обычно спектр питания горбуши и кеты включал от 9 до 17 компонентов, незначительно различаясь по годам у обоих видов.

В этом районе молодь трех видов тихоокеанских лососей питается наиболее сходной пищей, что может свидетельствовать о благоприятных условиях нагула и высоком уровне кормовой базы лососей. Так, средние СП-коэффициенты обычно превышают 50%, достигая 71% у горбуши и кеты; самый низкий он у кеты и нерки — 47,2% (рис. 10А). Причем более высокое сходство пищи наблюдалось в 1960-е (90–100%) и 2000-е (70–76%) годы, а минимальное — в 1974 (33,4%) и 1983 гг. (39%). Наиболее сходна пища горбуши и нерки была в 1967 (75%), 1973 (83,9%) и 1986 гг. (73,4%), а наименее — в 1972 г. (9,5%). Последнее было характерно и для кеты с неркой (в 1972 г. СП = 9,5%), у которых наиболее сходна пища была в 1967 (89%) и 1981 гг. (72,6%).

В Беринговом море из 9 лет наблюдений, когда был исследован состав пищи молоди лососей этих трех видов, также самый узкий спектр питания имела нерка — от 3 до 18 компонентов (рис. 9В). Пищевой спектр двух других видов включал в два раза больше компонентов — от 5 до 35. Как и в Охотском море, он значительно расширился в конце 1990 — начале 2000-х годов, когда отмечена высокая численность молоди лососей, в частности горбуши и кеты. Сравнительный анализ изменчивости количества компонентов пищи у горбуши и кеты также позволил отметить их чередование.

Наиболее высокое сходство пищи (СП-коэффициенты) наблюдалось у молоди горбуши и нерки — в среднем 50%, минимальное в 1976 г. — 19,9%, а максимальное в 1978 г. — 71,6% (рис. 10В). Сход-

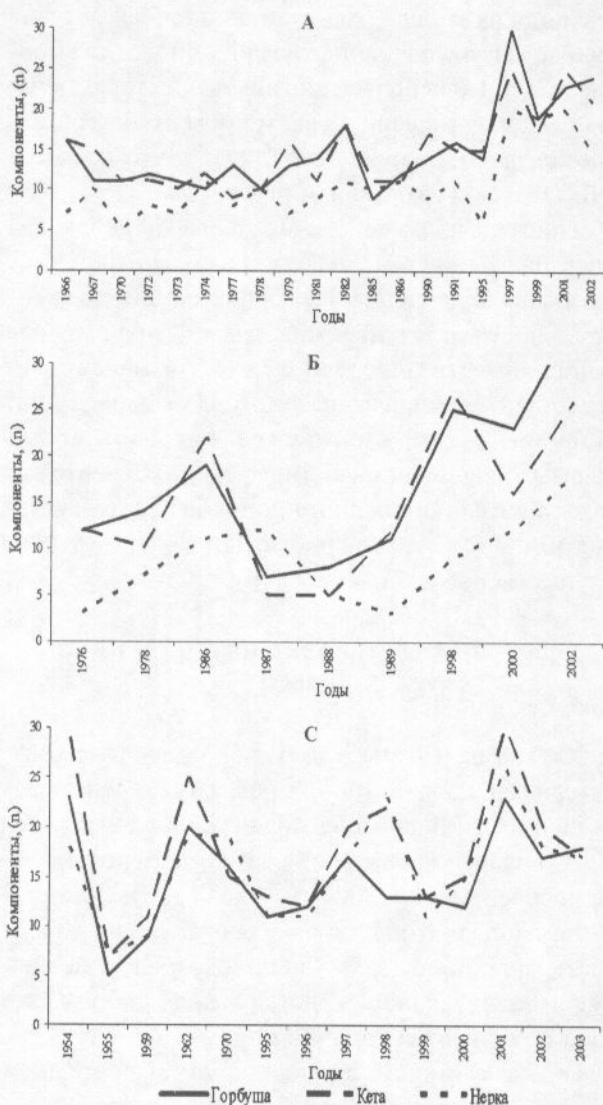


Рис. 9. Количество компонентов пищи: А — молодь лососей, Охотское море, 1966–2002 гг.; В — молодь лососей, Берингово море, 1976–2002 гг.; С — взрослые лососи, Тихий океан, 1954–2003 гг.

ство пищи горбуши и кеты, а также кеты и нерки было на 5–10% ниже. В первом случае оно изменялось от 4,3 (1965 г.) до 82,2% (1990 г.), а во втором — от 11 (1978 г.) до 56,6% (2000 г.). Низкие СП-коэффициенты наблюдались в тех случаях, когда в пище молоди кеты меньшую долю занимали ракообразные.

**Взрослые лососи.** В Беринговом море у взрослых лососей (5-летний период наблюдений) количество компонентов пищи у разных видов было примерно одинаковым, за исключением 1996 г., когда у горбуши их было в два раза меньше. В нечетные годы спектр питания всех видов был шире, что, скорее всего, связано с высокой численностью горбуши. Хотя состав пищи, как уже отмечалось выше, различался значительно.

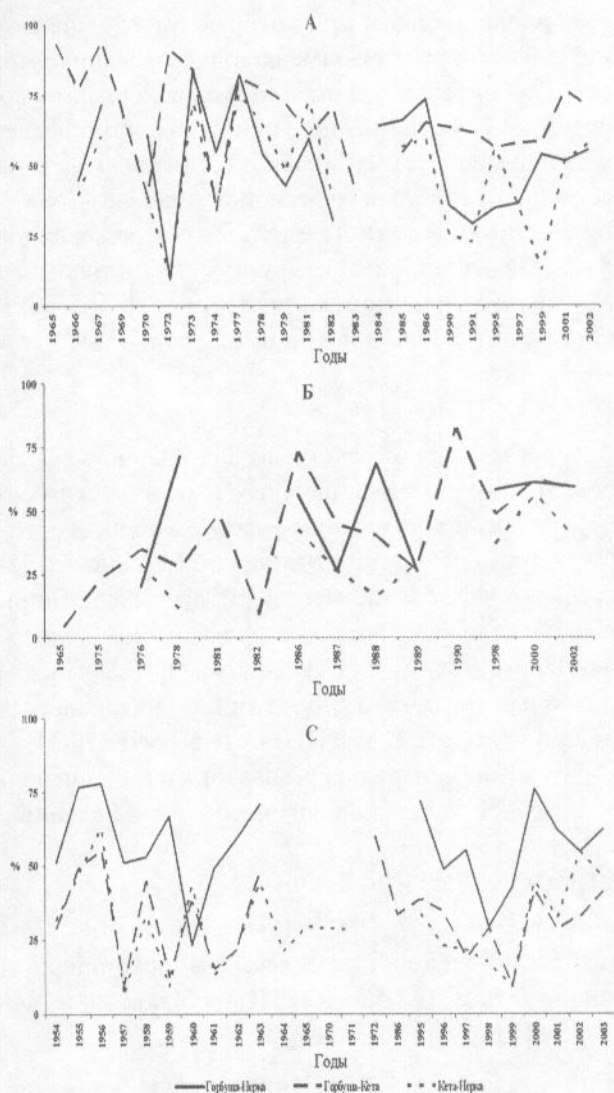


Рис. 10. СП-коэффициенты: А — молодь лососей, Охотское море, 1965–2002 гг.; В — молодь лососей, Берингово море, 1965–2002 гг.; С — взрослые лососи, Тихий океан, 1954–2003 гг.

Сходство пищи взрослых лососей было ниже, чем молоди, и обычно редко превышало 40%. Причем также более сходна была пища горбуши и нерки — от 41,1 (1997 г.) до 75% (1983 г.). У горбуши и кеты СП-коэффициенты изменялись от 12,8 (2000 г.) до 47,3% (1997 г.), а у кеты и нерки — от 13,5 (2000 г.) до 61,2% (1998 г.).

Более продолжительный период наблюдений за составом пищи взрослых лососей трех видов имеется для прикамчатских вод Тихого океана — с 1954 по 2003 гг. (14 лет). Количество компонентов изменялось от 5 до 30, причем обычно у кеты пищевой спектр был шире (рис. 9С). Более широкий спектр питания у всех видов отмечен в последние годы. Ежегодно количество пищевых компонентов у всех трех видов лососей отличалось незначительно — на 2–3 вида. Исключение составил 1998 г., ког-

да в пище горбуши было лишь 13 компонентов, а кеты и нерки — 22 и 23 соответственно. Наибольшее разнообразие пищи отмечено у кеты, а наименьшее — у горбуши. Нерка занимала промежуточное положение.

При сравнении сходства пищи трех видов отмечено, что наиболее сходна пища горбуши и нерки, а наименее — кеты и нерки. Самые высокие СП-коэффициенты отмечены между горбушей и неркой в 1955–1956 гг. — 77–78%, а низкие — в 1960 и 1998 гг. — 23 и 29,2% соответственно (рис. 10С). Сходство пищи горбуши и кеты составило от 8,6 (1999 г.) до 60% (1972 г.), а кеты и нерки — от 6 (1957 г.) до 63% (1956 г.). В основном это связано с высокой пищевой пластичностью кеты по сравнению с другими видами. В целом сходство пищи горбуши и нерки почти в два раза выше, чем горбуши–кеты и кеты–нерки.

### Влияние питания на биологические показатели рыб

Условия питания лососей обуславливают сроки созревания — возрастной состав производителей и биологические показатели рыб — длину и массу. Кроме того, часто они являются причиной изменчивости динамики хода лососей в те или иные регионы воспроизводства. Причем последние могут сдвигаться на несколько недель в ту или иную сторону, обуславливая эффективность промысла лососей отдельных видов.

При рассмотрении изменчивости размеров лососей за последние годы, после периода глубокой депрессии 1960–1970-х годов, следует отметить, что разные виды вели себя неодинаково. Так, в большинстве регионов средняя масса возвращающейся на нерест горбуши имеет тенденцию увеличения, исключение составляет лишь юго-западный Сахалин. По-видимому, причиной является то обстоятельство, что основная часть этой горбуши нагуливается в Японском море, где кормовые ресурсы, по-видимому, ограничены. Для большинства остальных стад, нагуливающихся в открытых водах Тихого океана, характерно существенное увеличение размеров, например для западно-камчатской, восточно-сахалинской и курильской горбуши (Карпенко, Рассадников, 2004). В то же время средняя масса нерки, и особенно кеты, в течение этого же периода, наоборот, снижалась (Карпенко, Рассадников, 2004). Причем наибольшее уменьшение размеров этих лососей наблюдается именно в тех регионах, где отмечен более высокий рост размеров горбуши. Кроме того, с конца

Таблица 1. Средняя доля (%) возрастных групп кеты в р. Хайлюля по 5-летиям и средний возраст созревания (из Zavarina, 2005)

Период	1+	2+	3+	4+	5+	6+	Средний возраст
1976–1980	–	4,5	60,0	35,0	0,5	–	3,43
1981–1985	–	9,0	49,6	38,0	3,4	–	3,36
1986–1990	+	0,9	39,6	53,3	6,2	+	3,65
1991–1995	–	0,5	40,8	47,5	11,1	0,1	3,70
1996–2000	–	3,1	34,9	48,1	13,2	0,7	3,74
2001–2004	–	2,8	39,9	40,9	16,2	0,2	3,71

+ – менее 0,1%.

1980-х годов отмечено повышение доли старше-возрастной кеты в нерестовых подходах, особенно у северо-восточных популяций Камчатки (Гриценко и др., 2000; Заварина, 2003; Zavarina, 2001, 2005) (табл. 1), северной части Охотского побережья (Волобуев, Волобуев, 2000; Volobuev, 2000), а также северо-американской кеты (Bigler et al., 1996; Helle, Hoffman, 1995, 1998). Только в начале XXI века стало наблюдаться некоторое повышение средней массы кеты, в частности рыб восточного Сахалина и Камчатки, а также Анадыря (Карпенко, Рассадников, 2004).

Полученные данные свидетельствуют, что наибольшее влияние на формирование биологических показателей — размеров и возрастного состава взрослых рыб (нерки, и особенно кеты), оказывает горбуша как относительно стабильный потребитель зоопланктона, обладающий самой высокой численностью в Азии. Нерка, как пищевой конкурент, занимает второе место, а кета является наиболее лабильным видом. Таким образом, характер питания основных видов лососей — горбуши, кеты и нерки — позволяет судить о состоянии пелагических экосистем Северной Пацифики.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Питание лососей-планктонофагов — горбуши, кеты и нерки является хорошим индикатором состояния планктонных и нектонных сообществ Северной Пацифики, показывая уровень их развития в тот или иной период наблюдений. Причем об этом можно судить как по составу пищи и интенсивности питания взрослых рыб, так и молоди после ската ее из рек в морские воды.

Из трех видов лососей лучшим индикаторным видом является кета как наиболее лабильный потребитель морской биоты в отдельных зонах ареала лососей. При недостаточном развитии высококалорийных ракообразных — гипериид и эвфаузиид — кета поедает значительное количество низкокалорийных животных — щетинкочелюстных,

ойкоплевр, сальп и др., которые обуславливают низкий темп роста и замедление созревания рыб.

Для более точной оценки состояния кормовых ресурсов Северной Пацифики необходимо исследование многолетней изменчивости пелагических сообществ отдельных регионов с целью выяснения взаимоотношений не только отдельных видов лососей и их влияния на структуру планктона, но и изменений численности других потребителей и объема потребляемой ими пищи.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность всем российским рыбакам, научным и техническим сотрудникам, принимавшим участие в сборе и обработке материалов по питанию тихоокеанских лососей в течение 50-летнего периода исследований. Особую признательность выражаем руководителям И.Б. Бирману, Л.Д. Андриевской, Л.В. Пискуновой и сотрудникам лаборатории морских исследований лососей КоТИНРО (КамчатНИРО) за многолетние усилия по организации и выполнению этих трудоемких трофологических исследований.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андриевская Л.Д.* 1957. Летние миграции и питание тихоокеанских лососей в морской период жизни // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва. и океанографии. Т. 44. С. 75–96.
- Андриевская Л.Д.* 1958. Питание тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана // Материалы по биологии морского периода жизни дальневосточных лососей. М.: ВНИРО. С. 64–75.
- Андриевская Л.Д.* 1966. Пищевые отношения тихоокеанских лососей в море // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 1 (38). С. 84–90.
- Андриевская Л.Д.* 1968. Питание молоди тихоокеанских лососей в море // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва. и океанографии. Т. 64. С. 73–80.
- Чучукало В.И., Волков А.Ф.* 1986. Руководство по изучению питания рыб // Владивосток: ТИНРО, 32 с.
- Волков А.Ф.* 1996. Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании нектона // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ДВГУ, 70 с.
- Волков А.Ф., Косенок Н.С.* 2005. Сходство суточного ритма питания тихоокеанских лососей рода

*Oncorhynchus* // Вопр. рыболовства. Т. 6. № 2 (22). С. 200–210.

Волков А.Ф., Косенок Н.С., Кузнецова Н.А. 2005. Результаты исследований питания тихоокеанских лососей в осенний период 2002–2004 гг. по программе BASIS // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва. и океанографии (в печати).

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

Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун Ф.Ф., Путькин С.В. 2000. Экологические последствия крупномасштабного искусственного развития кеты // Сб.: Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих водах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. М.: ВНИРО. С. 241–246.

Заварина Л.О. 2003. Биологическая структура кеты *Oncorhynchus keta* у северо-восточного побережья Камчатки // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. С. 531–540.

Карпенко В.И., Рассадников О.А. 2004. Состояние запасов дальневосточных лососей в современный период (1971–2002). Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана // Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. х-ва и океанографии. Вып. 7. С. 14–26.

Шершнева В.И., Коваль М.В. 2004. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона прикамчатских вод // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва. и океанографии Т. 139. С. 349–369.

Bigler B.S., D.W. Welch, and J.H. Helle. 1996. Decreasing size of North Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.): possible causes and consequences // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 53. P. 455–465.

Helle J.H., and M.S. Hoffman. 1995. Size decline and older age at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–1992 // Can. Sp. Pub. Fish. Aquat. Sci. 121. P. 245–260.

Helle J.H., and M.S. Hoffman. 1998. 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 // NPAFC Bull. № 1. P. 81–89.

Karpenko, V.I. 2003. Review of Russian marine investigations of juvenile Pacific salmon // NPAFC Bull. № 3. P. 69–88.

Volobuev, V.V. 2000. Long-term changes in the biological parameters of chum salmon of the Okhotsk Sea // NPAFC Bull. № 2. P. 175–180.

Yerokhin, V.G., and V.I. Shershneva. 2000. Feeding and energy characteristics of juvenile pink salmon during fall marine migrations // NPAFC Bull. № 2. P. 123–130.

Zavarina, L.O. 2001. Biological and age-specific changes of the mature part of the Kamchatka River chum salmon — *Oncorhynchus keta* (Walbaum) // PICES. Victoria. P. 156.

Zavarina, L.O. 2005. Dynamics of biological parameters and of chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) abundance in the north-east coast of Kamchatka and reasons to determine the dynamics // NPAFC–PICES Joint Symposium «The status of Pacific salmon and their role in North Pacific marine ecosystems». Abstracts. P. 47.