

УДК 597.08.591.05

## ПИТАНИЕ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ РОДА *ONCORHYNCHUS* В ПЕРИОД ПРЕДАНАДРОМНЫХ МИГРАЦИЙ И ЛЕТНЕГО НАГУЛА В ВОДАХ, ПРИЛЕГАЮЩИХ К КАМЧАТКЕ

М. В. Коваль, А. В. Морозова



Исследованы состав пищи, интенсивность питания, пищевые отношения и потребности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*), нерки (*O. nerka*), кеты (*O. keta*), кижуча (*O. kisutch*) и чавычи (*O. tshawytscha*) в период преданадромных миграций и летнего нагула в водах, прилегающих к Камчатке, в мае–сентябре 1995–2003 гг. (из уловов дрейфтерных сетей). Установлено, что в период весенне-летних миграций основу пищи горбуши и нерки составляют бореальные интерзональные виды ракообразных (копеподы, гиперииды и эвфаузииды), молодь кальмаров и мезопелагических рыб. В пище кеты велика доля крылоногих моллюсков, аппендикулярий, щетинкочелюстных, медуз и гребневиков. В пище чавычи и кижуча преобладают молодь и взрослые особи кальмаров и рыб. Наиболее интенсивно в период морского нагула питаются горбуша, кижуч и чавыча. Интенсивность питания кеты и нерки несколько ниже. Степень пищевого сходства наиболее высока у горбуши и нерки, а также у чавычи и кижуча. Кета обладает наибольшей пищевой пластичностью из всех видов лососей, что связано с особенностями строения ее внутренних органов и пищеварительной системы. Высокая скорость переваривания в сочетании с большим объемом желудка дает кете возможность потреблять за короткое время большое количество низкокалорийной пищи. На начальном этапе преданадромных миграций и летнего нагула (март–май) суточные рационы лососей составляют 3–10% массы тела. В июне–июле рационы у лососей несколько ниже, чем в весенний период, и составляют 0,5–5,0% массы тела, а на заключительном этапе преданадромной миграции они могут снижаться до 0,5–2,0%. Суточный рацион горбуши меньше, чем у кеты, но включает животных большей пищевой ценности. Суточный рацион нерки значительно меньше, чем у других лососей.

**M. V. Koval, A. V. Morozova.** Feeding by Pacific Salmon *Oncorhynchus* gen. in the period of prespawning migrations and summer foraging in the waters adjacent Kamchatka // Research of water biological resources of Kamchatka and of the northwest part of Pacific Ocean: Selected Papers KamchatNIRO. Vol. 10. 2008. P. 72–89.

Food composition, intensity of feeding, interactions between and food requirements of foragers were studied in May–September in 1995–2003 (on the gill net catches) for pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), sockeye salmon (*O. nerka*), chum salmon (*O. keta*), coho salmon (*O. kisutch*) and chinook salmon (*O. tshawytscha*) for the period of their prespawning migrations and summer foraging in the waters adjacent Kamchatka. The basis of food for pink and sockeye salmon during spring-summer migrations consisted of boreal interzonal species of crustaceans (copepods, hyperiids and euphausiids), juvenile squids and mesopelagic fishes. Chum salmon's food included high percent of pteropods, appendicularias, chaetognaths, jelly fishes and ctenophores. Juvenile and adult squids and fish dominated in chinook and coho salmon's food. Pink, coho and chinook salmon demonstrated the most intense feeding. Chum and sockeye salmon were less active foragers. The highest food similarity was observed between pink and sockeye salmon and chinook and coho salmon. Chum salmon was the most plastic among all salmon what is due to the specifics of visceral organs and digestive system. High rate of digestion and big volume of stomach provide chum salmon with the ability to consume a lot of low-calorie food for a short time. At the beginning of prespawning migrations and summer foraging (March–May) salmon's daily ration made 3–10% of body weight. In June–July the rations decreased, comparing to spring and made 0.5–5.0% of body weight, whereas at the finally period of the migration the rations can make only 0.5–2.0%. Pink salmon's daily ration was less, comparing to chum salmon's, but it included preys of a higher food value. Sockeye salmon's daily ration was visibly less than the rations consumed by the other salmon.

Одними из важнейших компонентов водных экосистем Дальнего Востока России являются тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* (семейство Salmonidae). Представители этого рода широко распространены по азиатскому и американскому побережьям северной части Тихого океана и являются важными объектами промысла в данном регионе (особенно на Камчатском полуострове). Помимо своего экономического значения, тихоокеанские лососи играют значительную роль в трофических цепях различных экосистем бассейна северной части Тихого океана, поскольку их размно-

жение происходит в многочисленных пресноводных водоемах, а нагул и формирование биомассы — в обширных водах Северной Пацифики (Шунтов, Дулепова, 1991; Шунтов, 1993, 1994).

В связи с особенностями жизненного цикла в формировании численности и продукции тихоокеанских лососей выделяют несколько периодов, от которых зависит урожайность их поколений. Считается, что для всех видов лососей определяющим в формировании численности является пресноводный период, а продукции — морской (Карпенко, 1998). Морской период жизни тихоокеанских лосо-

сей, в свою очередь, подразделяется на несколько этапов: *ранний морской период жизни* — период после ската из рек, который протекает в прибрежных мелководных районах, преимущественно в эстуариях и морском побережье; *осенний нагул* — период откочевки и нагула посткатадромной молодежи в открытых морских водах, прилегающих к устьям нерестовых рек; *зимовальные миграции* — миграции рыб к местам зимовки; *зимовка* — период обитания в открытом океане в зимнее время года; *летний нагул* — нагульные миграции в летний период (для всех видов, за исключением горбуши и кижуча); *преданадромные миграции* — весенне-летние морские миграции к устьям рек для нереста. Все вышеперечисленные этапы играют свою определенную роль в жизненном цикле тихоокеанских лососей.

Так, например, в весенне-летний период в водах, прилегающих к Камчатке, нагуливаются и мигрируют пять видов лососей р. *Oncorhynchus* разных возрастных групп. Созревающие горбуша (*O. gorbusha*) и кижуч (*O. kisutch*), а также половозрелые кета (*O. keta*), нерка (*O. nerka*) и чавыча (*O. tshawytscha*) направляются к устьям рек для нереста (преданадромная миграция), та же часть кеты, нерки и чавычи, которая не достигла в данном году половой зрелости, совершает летние нагульные миграции, и затем, осенью, вновь мигрирует к местам зимовки (Бирман, 1985; Дулепова, 2002; Кловач, 2003).

Поскольку во время весенних миграций из мест зимовки лососи не образуют каких-либо четко выраженных косяков, считается, что их перемещение в сторону азиатского побережья происходит широким фронтом, а сроки и темп миграций, как и в случае с зимовкой, во многом определяются температурной адаптацией каждого вида и физиологическим состоянием рыб (Бирман, 1985; Шунтов, 1993а; Шунтов и др., 1993; Шубин, Коваленко, 2000; Бугаев, 2003; Темных, 2004). Вместе с тем, нагульные ареалы и миграционные пути разных видов лососей в этот период значительно перекрываются, и их пространственные и пищевые взаимоотношения становятся ведущими факторами в формировании конечной продукции (соматической и генеративной) (Андриевская, 1958, 1966, 1975; Бирман, 1985). Таким образом, изучение вопросов питания и пищевых взаимоотношений тихоокеанских лососей именно в период весенне-летних миграций очень важно как для оценки их общей продуктивности в течение морского периода жизни, так и для определения влияния условий морского нагула на дальнейшее воспроизводство лососевых популяций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Все материалы, использованные в данной работе, получены в рейсах дрейферных судов КамчатНИРО, работавших по программе корректировки срока подходов лососей к побережью Камчатки в марте–октябре 1994–2004 гг.

Отметим, что методика учетных работ в период дрейферных исследований КамчатНИРО во все годы наблюдений была единой. Лов лососей вели дрейферными сетями с ячейей 65–55 мм. Длина сетей составляла, как правило, 40–50 м. Контрольные сети (ячейя 55 мм) выставляли в вечернее или ночное время и выбирали через 9–10 часов застоя; промысловые порядки (ячейя 65 мм) иногда выдерживали более длительный период. Местоположение сетедрейфов определяли с помощью спутниковой радионавигационной аппаратуры. Улов в дрейферных сетях просчитывали, взвешивали на динамических весах (до 100 кг) и определяли улов на усилие (или СРУЕ, экземпляр/сеть, или экз./сеть).

Для характеристики питания лососей в море были собраны трофологические материалы из дрейферных уловов в мае–сентябре 1995–2003 гг. (рис. 1). Методика их сбора и обработки также была единой. У исследуемых рыб производили полный биологический анализ по стандартной методике (Правдин, 1966) и отбирали желудки для лабораторного анализа. Пробы фиксировали в 5–10% растворе формальдегида и доставляли в КамчатНИРО. Каждая проба включала около 10–20 желудков. Если рыб в улове было менее 10 экз., тогда желудки отбирали у всех пойманных особей. Камеральную обработку проб проводили в лабораторных условиях по общепринятой методике (Инструкция..., 1971; Методическое пособие..., 1974).

При лабораторной обработке определяли вид, фактический вес, количество и размеры организмов, составляющих содержимое желудка, а также учитывали степень переваренности пищи. В результате того, что пробы отбирали, как правило, из дрейферных порядков с застоём около 9–10 часов (выставленных на ночь), в уловах присутствовали рыбы с разной степенью переваренности пищи в желудке. Это создавало определенные трудности при определении видовой принадлежности организмов в пищевом комке и точной оценке веса отдельных компонентов.

Следует отметить, что пробы желудков во всех случаях отбирались у рыб, имеющих близкие размерно-весовые показатели, поэтому мы анализировали состав пищи всех особей из взятой пробы без разделения на размерные группы. Статистический анализ полученных данных проводили

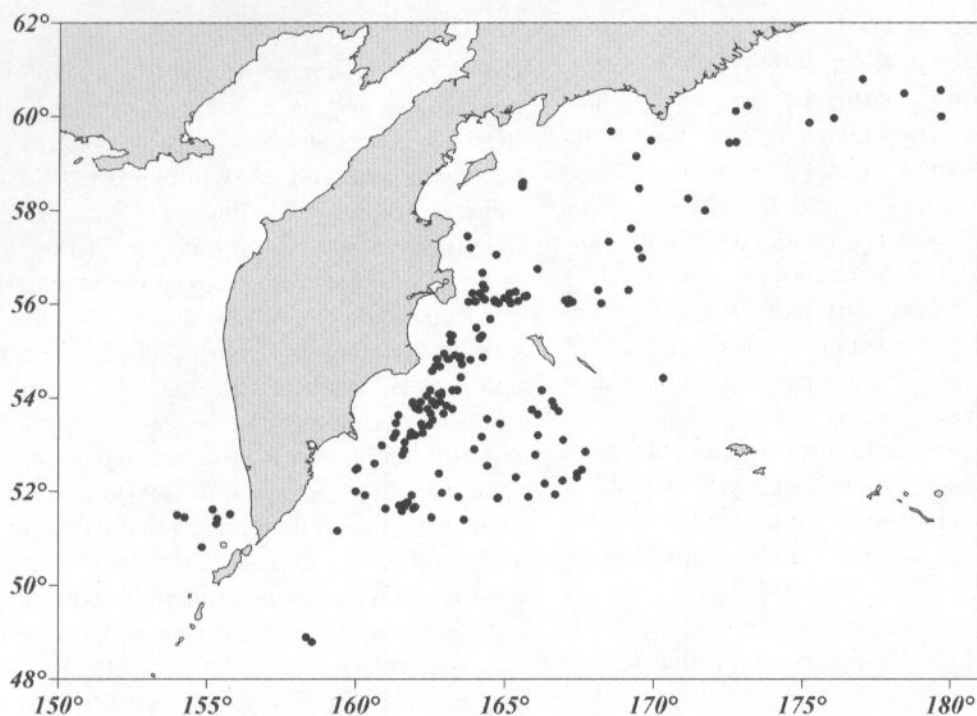


Рис. 1. Районы сбора материалов по питанию лососей в водах, прилегающих к Камчатке, в мае–сентябре 1995–2003 гг.

стандартными методами, принятыми в российских трофологических исследованиях (Инструкция..., 1972; Методическое пособие ..., 1974).

В процессе исследований был определен состав пищи 4148 экз. пяти видов тихоокеанских лососей, из них горбуши — 857; кеты — 1528; нерки — 1485; чавычи — 152; кижуча — 126 (табл. 1).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Состав пищи и интенсивность питания

По данным дрейферных исследований, проведенных КамчатНИРО в весенне-осенний период 1994–2004 гг., первые уловы мигрирующей нерки и кеты начинают отмечаться в тихоокеанских водах Камчатки еще в марте–апреле, а в мае начинается их активная миграция в Охотское и Берингово моря.

На рисунке 2 приведена динамика изменения среднего улова на усилие (CPUE, экз./сеть) тихоокеанских лососей в марте–октябре 1994–2004 гг. в прикамчатских водах, построенная на основании данных из уловов промысловых дрейферных сетей (ячейка 65 мм). Несомненно, что на представленную схему в значительной степени накладываются особенности распределения лососей в те или иные годы, связанные как с ходом развития конкретной гидрологической обстановки, так и с общей флуктуацией численности различных лососевых стад (в четные и нечетные годы), когда значение CPUE у одного и того же вида, но в разных районах, может

существенно различаться. Вместе с тем, приведенная схема, по нашему мнению, дает общее представление о соотношении отдельных видов лососей в уловах в период их преданадромных миграций и летнего нагула в прикамчатских водах. Как видно из рисунка 2, кета и нерка встречаются в уловах дрейферных сетей в течение весенне-осеннего сезона. Горбуша и кижуч присутствуют в уловах только в отдельные периоды. Чавыча в прикамчатских водах на протяжении всего весенне-летнего периода малочисленна, что связано с относительной малочисленностью ее азиатских стад.

В результате многолетних исследований питания тихоокеанских лососей в период преданадромных миграций и летнего нагула показано, что в пище этих рыб, как и в период зимовальных миграций и зимовки, преобладают представители зоопланктона и мелкого нектона (Андриевская, 1958, 1966, 1975; Бирман, 1985; Волков, 1994; Чучукало и др., 1994; Волков и др., 1997; Дулепова, 2002; Коваль, 2006, 2007; Karpenko, Koval, 1998).

Также отмечено, что в весенне-летний период состав пищи лососей в отдельных районах прикамчатских вод существенно различается, что, вероятно, напрямую зависит как от концентрации кормовых объектов в местах нагула, так и от пищевой избирательности отдельных видов. Вместе с тем, наиболее массовыми видами зоопланктона и нектона, составляющими основу пищи горбуши и нерки в течение всего морского периода жизни,

Таблица 1. Встречаемость отдельных компонентов пищи у тихоокеанских лососей в период преданадромных миграций и летнего нагула в прикамчатских водах в мае–сентябре 1995–2003 гг.

Компоненты пищи	Горбуша	Кета	Нерка	Чавыча	Кижуч
ALGAE	+	+	–	–	+
COELENTERATA	+	+	+	–	–
<i>Aglantha digitale</i>	+	+	+	–	–
<i>Corine princeps</i>	–	+	–	–	–
CTENOPHORA	+	+	+	–	–
<i>Beroë cucumis</i>	–	+	+	–	–
OSTRACODA	+	–	–	–	–
CLADOCERA	–	–	–	–	+
POLYCHAETA	+	+	+	–	–
<i>Krohnia excellata</i>	+	+	+	–	–
<i>Tomopteris sp.</i>	+	+	+	+	–
<i>Callisoma sp.</i>	–	–	+	–	–
COPEPODA	+	+	+	–	+
<i>Neocalanus cristatus</i>	+	+	+	–	–
<i>N. plumchrus</i>	+	+	+	–	+
<i>Calanus glacialis</i>	+	+	+	–	+
<i>Eucalanus bungii</i>	+	+	+	–	–
<i>Pseudocalanus minutus</i>	+	–	–	–	–
<i>Metridia pacifica</i>	+	+	+	–	–
<i>Pareuchaeta japonica</i>	+	+	+	–	–
<i>Epilabidocera longipedata</i>	–	–	+	–	–
HYPERIIDAE	+	+	+	+	+
<i>Themisto japonica</i>	+	+	+	+	+
<i>Th. pacifica</i>	–	+	+	–	–
<i>Th. libellula</i>	–	+	+	–	–
<i>Primno macropa</i>	+	+	+	–	–
<i>Hyperia galba</i>	+	+	+	–	+
<i>H. medusarum</i>	+	+	+	–	–
<i>H. spinigera</i>	–	+	–	–	–
<i>Hyperoche medusarum</i>	–	+	–	–	–
<i>Phronima sedentaria</i>	–	+	–	–	–
<i>Vibilia sp.</i>	–	+	–	–	–
GAMMARIDAE	+	+	+	–	–
<i>Chyphocaris shallengeri</i>	+	–	–	–	–
ISOPODA	+	–	+	–	–
MYSIDACEA	+	+	+	–	–
<i>Gnatophausia gigas</i>	+	+	+	–	–
EUPHAUSIIDAE	+	+	+	+	+
<i>Thysanoessa longipes</i>	+	+	+	+	+
<i>Th. inermis</i>	+	+	+	+	–
<i>Th. raschii</i>	+	+	+	+	–
<i>Euphausia pacifica</i>	+	+	+	+	–
DECAPODA	+	+	+	+	+
<i>Macrura gen.sp. (larvae)</i>	+	+	+	–	–
<i>Brachyura gen. sp. (larvae)</i>	+	+	+	–	–
<i>Anomura gen.sp. (larvae)</i>	+	+	+	–	–
<i>Hymenodora frontalis</i>	+	+	+	+	+
PTEROPODA	+	+	+	–	+
<i>Limacina helicina</i>	+	+	+	–	+
<i>Clione limacina</i>	+	+	+	–	–
GONATIDAE	+	+	+	+	+
OCTOPODA (larvae)	+	+	+	–	–
CHAETOGNATHA	+	+	+	–	–
<i>Sagitta elegans</i>	+	+	+	–	–

## Продолжение таблицы 1

Компоненты пищи	Горбуша	Кета	Нерка	Чавыча	Кижуч
TUNICATA	+	+	+	-	-
<i>Oikopleura</i> sp.	+	+	+	-	-
PISCES	+	+	+	+	+
<i>Cololabis saira</i>	-	-	-	-	+
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	-	-	-	-	+
<i>Ammodytes hexapterus</i> (juv.)	+	+	+	+	+
<i>Theragra chalcogramma</i> (juv.)	+	+	+	+	+
<i>Gadus macrocephalus</i> (juv.)	-	+	-	-	-
Hexagrammidae gen. sp. (juv.)	+	+	+	+	+
<i>Leuroglossus schmidti</i> (juv.)	-	-	-	+	-
<i>Hemilepidotus</i> sp. (juv.)	+	+	+	+	+
<i>Sebastes</i> sp. (juv.)	+	+	+	-	-
Macrouridae gen. sp. (larvae)	+	-	-	-	-
Pleuronectidae gen. sp. (larvae)	+	+	-	-	-
Myctophidae gen. sp.	+	+	+	+	+
INSECTA (imago)	+	-	+	-	-
Количество компонентов	55	58	54	18	23
Средний индекс наполнения, ‰	59,2	46,1	39,4	72,4	60,7
Количество рыб, экз.	857	1528	1485	152	126
Пустых желудков, %	16,3	10,8	9,3	24,4	18,4
Средняя длина рыб, см	47,4	59,0	56,4	65,7	56,8
Средний вес рыб, г	1397,9	2724,2	2692,3	4574,0	2793,0

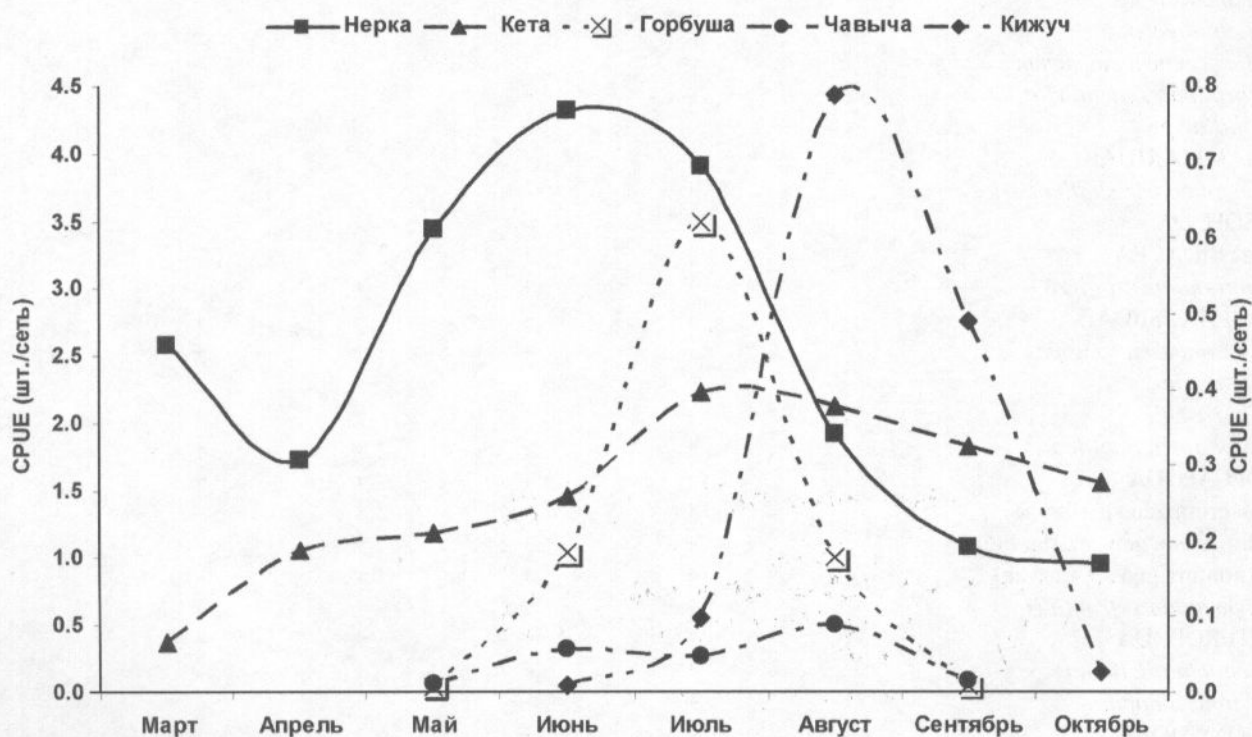


Рис. 2. Динамика изменения среднего улова на усилие (CPUE, шт./сеть) тихоокеанских лососей в водах, прилегающих к Камчатке в марте–октябре 1994–2004 гг. (по данным из уловов промысловых сетей, ячея 65 мм; по основной оси — нерка и кета; по вспомогательной оси — горбуша, чавыча и кижуч)

являются бореальные интерзональные виды ракообразных *Thysanoessa longipes*, *Themisto japonica*, *Neocalanus cristatus*, молодь кальмаров и мезопелагических рыб Mucrophidae. Эта группа животных наиболее постоянна в составе пищи взрослой горбуши и нерки в открытых водах Тихого океана, а также в Охотском и Беринговом морях.

Для кеты, как наиболее пластичного в пищевом отношении вида лососей, характерен более широкий пищевой спектр, при этом она способна активно потреблять животных, которые у горбуши и нерки отмечаются значительно реже (например, крылоногих моллюсков *Limacina helicina* и *Clione limacina*, аппендикулярий *Oikopleura* sp., щетинко-челюстных *Sagitta elegans*, медуз и гребневиков).

В пище взрослых особей чавычи и кижуча в открытых районах прикамчатских вод полностью преобладают кальмары и рыбы (как правило, это миктофиды и серебрянка *Leuroglossus schmidti*, молодь терпугов Hexagrammidae и получешуйного бычка *Hemilepidotus* sp.), а в районе шельфа — молодь массовых пелагических рыб (минтай, сельдь, песчанка, мойва и др.).

В таблице 1 представлены сводные данные о встречаемости отдельных компонентов пищи у различных видов лососей в период преданадромных миграций и летнего нагула в водах, прилегающих к Камчатке. Как показывают результаты наших исследований, несмотря на довольно широкий пищевой спектр (который, может включать у горбуши, кеты и нерки более 50 компонентов) в питании лососей, в целом наблюдается преобладание небольшого количества видов и групп кормовых организмов. На соотношение этих групп в пище, прежде всего, влияют особенности питания отдельных видов лососей, а также пространственные, сезонные и межгодовые колебания состава и обилия кормовой базы рыб, которые определяются совокупностью климато-океанологических факторов.

Так, в открытых водах Тихого океана (район восточнее 163° в.д.) в начальный период преданадромных миграций в мае исследуемых лет основу пищи кеты и нерки составляли светящиеся анчоусы (Mucrophidae) (рис. 3). Доля этой группы nekтона в питании лососей могла достигать около 70% массы пищи. Вместе с тем в отдельные годы в пище кеты и нерки в данном районе встречались в значительном количестве и другие животные. Например, в 1998 и 2002 гг. в желудках кеты помимо миктофид отмечено также значительное количество крылоногих моллюсков (20–25%), а в 2001 г. — эвфаузиид (33%). В питании нерки в от-

крытых водах Тихого океана в мае, помимо светящихся анчоусов, заметную долю составляли также мелкие кальмары (до 25% в 2000 г.) и крупные планктонные ракообразные: копеподы, гипериды и эвфаузииды. Индексы наполнения желудков (ИНЖ) у мигрирующих лососей в мае были мак-

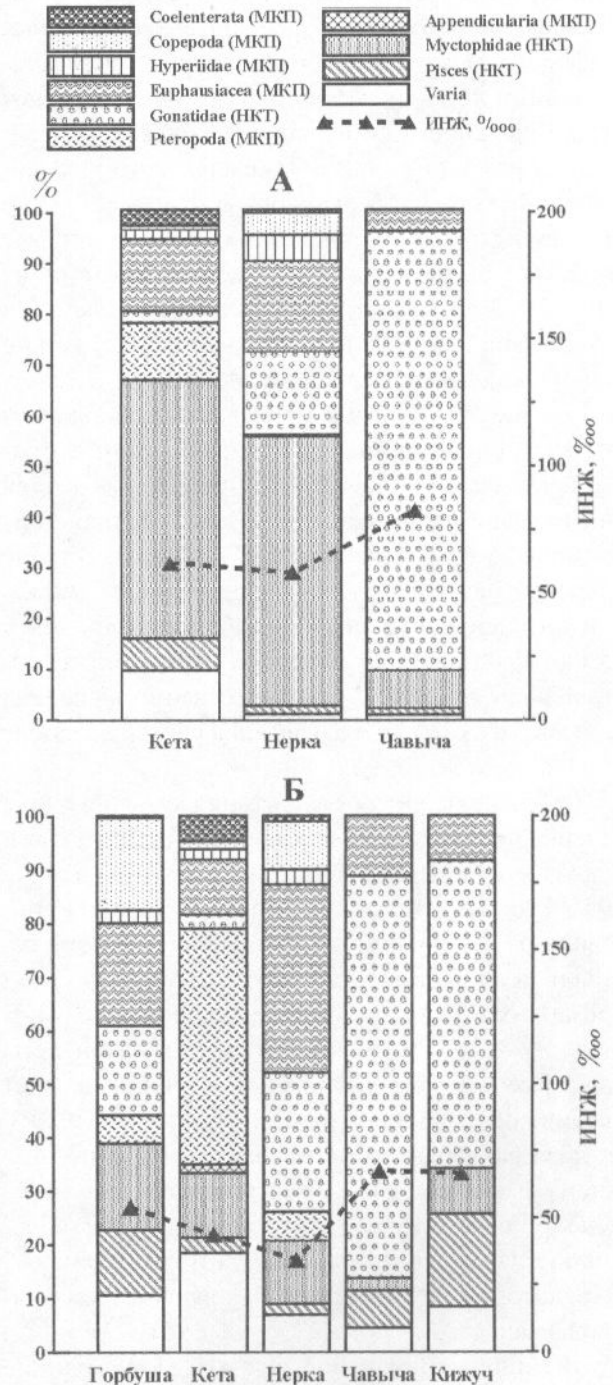


Рис. 3. Состав пищи (% массы) и интенсивность питания (‰) лососей в открытых водах Тихого океана в мае (район восточнее 163° в.д.) (А) и в водах, прилегающих к Камчатке (район западнее 163° в.д.) (Б) в июне–июле 1995–2003 гг. (обозначения в легенде: МКП — макропланктон; НКТ — нектон). Примечание: данные по кижучу на рисунке Б только за июль

симальны за весь весенне-летний период и составляли, в среднем, 64,9‰ у кеты и 57,8‰ у нерки. Средняя доля рыб с пустыми желудками в мае была невысока и не превышала у этих видов 5%.

Установлено, что по мере миграции кеты и нерки в воды, прилегающие к побережью Камчатки, изменяется спектр питания этих видов, а в их пище начинают преобладать бореальные ракообразные (эвфаузииды, гиперииды и калянусы), кроме того, в питании кеты также основную роль начинают играть крылоногие моллюски, а в отдельных районах — аппендикулярии. Отмечено, что общая интенсивность питания рыб при этом снижается, несмотря на то, что на локальных участках она все же может быть достаточно высока. Так, в июне 1995–2003 гг. в тихоокеанских водах Камчатки (район западнее 163° в.д.) средние ИНЖ у кеты и нерки составляли, в среднем, 54,3 и 40,9‰, соответственно, то есть были почти на 10‰ ниже, чем в мае (район восточнее 163° в.д.). Рыбы с пустыми желудками в июне отмечались в уловах сетей значительно чаще, чем в мае, и их средняя доля составляла 8,4% у кеты и 8,8% у нерки. В июле исследуемых лет отмечено еще большее снижение интенсивности питания рыб, по отношению к июню. Средние ИНЖ у кеты и нерки в июле составили 29,3 и 27,4‰, соответственно, а средняя доля рыб с пустыми желудками в уловах возросла до 16,8% у кеты и 13,7% у нерки.

Сходные особенности питания кеты и нерки в течение преданадромных миграций отмечаются и в других районах прикамчатских вод. Так, в июне 1996–2000 гг. в водах юго-западной части Берингова моря основу пищи нагуливающейся кеты составляли крылоногие моллюски и миктофиды, а кроме них в 1997 г. и аппендикулярии (рис. 4). В июле 1998–2001 гг. доля миктофид в питании кеты была уже значительно ниже, чем в июне, за счет увеличения доли эвфаузиид. В августе 1998 и 2000 гг. доля ракообразных в пище кеты была по-прежнему высока, однако для августа 1998 г. было отмечено также активное потребление кетой кишечнорастных животных (медуз и гребневиков), доля которых в этот период в желудках кеты приближалась к 20%.

В пище нерки в Беринговом море в июне 1996–2002 гг. доминировал мелкий нектон: миктофиды и молодь кальмара (рис. 4). В июле указанных лет доля нектонной составляющей в питании нерки значительно снизилась по отношению к июню, а первостепенное значение принадлежало уже эвфаузиидам (до 87% в 2001 г.), гипериидам (до 52% в 1999 г.) и калянусам (до 69% в 1996 г.). В

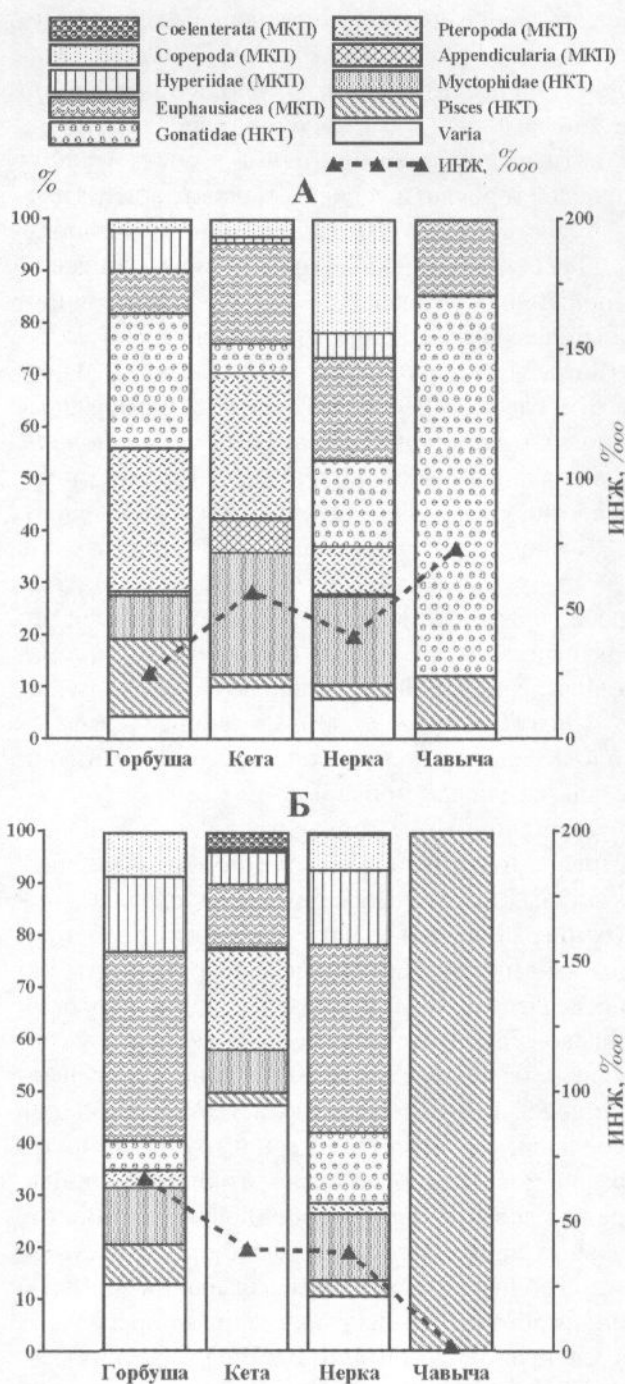


Рис. 4. Состав пищи (% массы) и интенсивность питания (‰) лососей в Западноберинговоморском (А) и в Карагинском районе (Б) Берингова моря в июне–июле 1996–2002 гг. (обозначения в легенде: МКП — макропланктон; НКТ — нектон)

августе 2000 г. в Карагинском районе Берингова моря в пище половозрелой нерки доминировали гиперииды (44%), миктофиды (21%) и молодь кальмара (10%).

Необходимо отметить, что накормленность кеты и нерки в прикамчатских водах Берингова моря в целом ниже, чем в тихоокеанских водах, что, вполне вероятно, связано с общим состояни-

ем кормовой базы в этом районе. Поэтому интенсивность питания рыб в юго-западной части Берингова моря в июне и июле имеет практически равные значения. Так, в июне 1996–2002 гг. средние показатели ИНЖ у кеты и нерки составляли 44,9 и 39,7‰ соответственно, а в июле 1996–2001 гг. — 46,2 и 37,5‰. Доля кеты и нерки с пустыми желудками в июньских уловах в 1996–2002 гг. составляла 7–10% от общего количества исследованных рыб, а в июле — 6–11%. В августе 2000 г. уже 25% исследованных особей кеты имели пустые желудки. У нерки в этот период отмечено 20% рыб с пустыми желудками.

Основу пищи горбуши в июне–июле 1995–2003 гг. в тихоокеанских водах Камчатки (район западнее 163° в.д.) формировало несколько основных групп животных, а именно: копеподы, гиперииды, эвфаузииды, молодь рыб и кальмаров, а также миктофиды (рис. 3). Суммарная доля указанных компонентов во все годы наблюдений в пище половозрелой горбуши составляла более 80%. При этом планктонные ракообразные в пище горбуши составляли в этом районе 30–40% массы пищевого комка. Отмечено также, что доля копепод в пище горбуши в тихоокеанских водах Камчатки и общая накормленность рыб (также как у кеты и нерки) снижались от июня к июлю. Так, в июне 1995–2003 гг. средний ИНЖ у горбуши в Петропавловск-Командорском районе Тихого океана составил 65,1‰, а в июле 1995–2001 гг. — 39,3‰. Несмотря на это, средняя доля рыб с пустыми желудками в уловах в июле практически не изменилась, даже несколько возросла, по сравнению с июнем, и составила 17,8%, тогда как в июне она была 16,5%. Это может свидетельствовать о продолжающемся интенсивном преданадромном нагуле горбуши в тихоокеанских водах Камчатки в течение июля на фоне общего ухудшения состояния кормовой базы, по сравнению с июнем.

В Беринговом море в июне 1996–2002 гг. доля ракообразных в пище горбуши была несколько выше, чем в тихоокеанских водах Камчатки в аналогичный период, и составляла в среднем 50–60% массы пищи (рис. 4). Помимо ракообразных, в питании горбуши в эти годы также велика была доля мелкого нектона и крылоногих моллюсков (в сумме около 40%). Средняя интенсивность питания горбуши в этот период составляла 82,9‰, а доля рыб с пустыми желудками приближалась к 8%. Отмечено, что в водах Берингова моря в процессе преданадромных миграций доля зоопланктона в пище горбуши значительна в течение всего летнего сезона, несмотря на общее снижение интен-

сивности питания рыб. Так, в июле 1999 и 2001 гг. встречаемость копепод, гипериид и эвфаузиид в желудках горбуши была по-прежнему высока, а их суммарная доля оставалась в пределах 50–60% массы пищи, однако средняя накормленность рыб в июле понизилась, по сравнению с июнем, более чем в 5 раз и составила уже 16,4‰. На фоне общего снижения ИНЖ у горбуши возросло и среднее количество рыб с пустыми желудками — до 31,2%.

Как отмечают многие исследователи, характерной особенностью питания взрослых лососей в Охотском море в летний период является преобладание в их пище гипериид, эвфаузиид и крылоногих моллюсков (Андриевская, 1975; Кловач, 2003; Старовойтов, 2003). Этот вывод подтверждается и результатами наших трофологических исследований (рис. 5). Кроме того, по личным наблюдениям, на локальных участках в прикамчатских водах Охотского моря в желудках рыб, как правило, доминирует один из видов кормовых организмов. Это может быть, например, гипериида *Th. japonica*, эвфаузиида *Th. longipes*, а также один из двух видов крылоногих моллюсков (*L. helicina* или *C. litmacina*). Как было установлено нами ранее, указанные виды могут образовывать в эпипелагиали Охотского моря четко выраженные массовые скопления (Коваль, 2007). Судя по всему, в местах подобных скоплений и происходит интенсивный на-

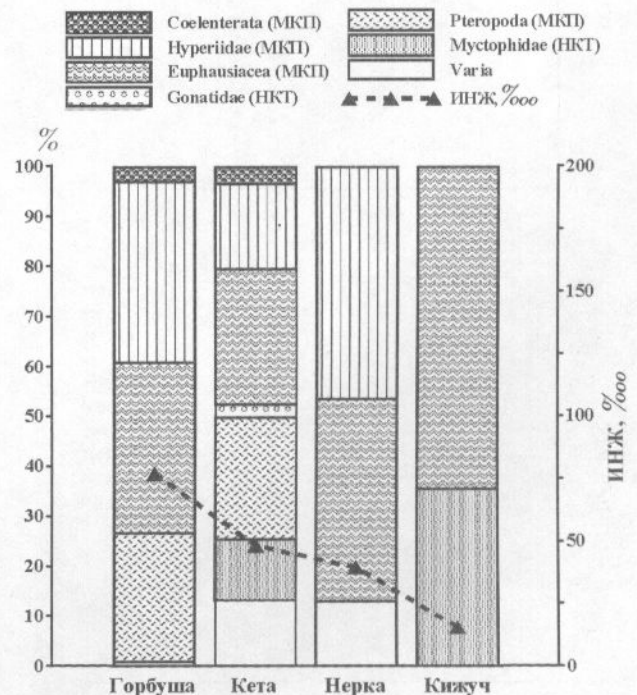


Рис. 5. Состав пищи (% массы) и интенсивность питания (‰) лососей у юго-западного побережья Камчатки в июле 1998–2002 гг. (обозначения в легенде: МКП — макропланктон; НКТ — нектон)

гул мигрирующих лососей в Охотском море. Как показывают наши данные, интенсивность питания горбуши, кеты и нерки в водах Охотского моря в июле 1998–2002 гг. имела существенные межгодовые отличия, что, вполне вероятно, может быть связано с небольшой выборкой.

Таким образом, в течение преданадромной миграции у горбуши, кеты и нерки наблюдается общее снижение интенсивности питания, которая достигает минимальных значений в прибрежных водах Камчатки, перед заходом рыб в реки, — то есть на финальном этапе морского периода жизни (рис. 6). К

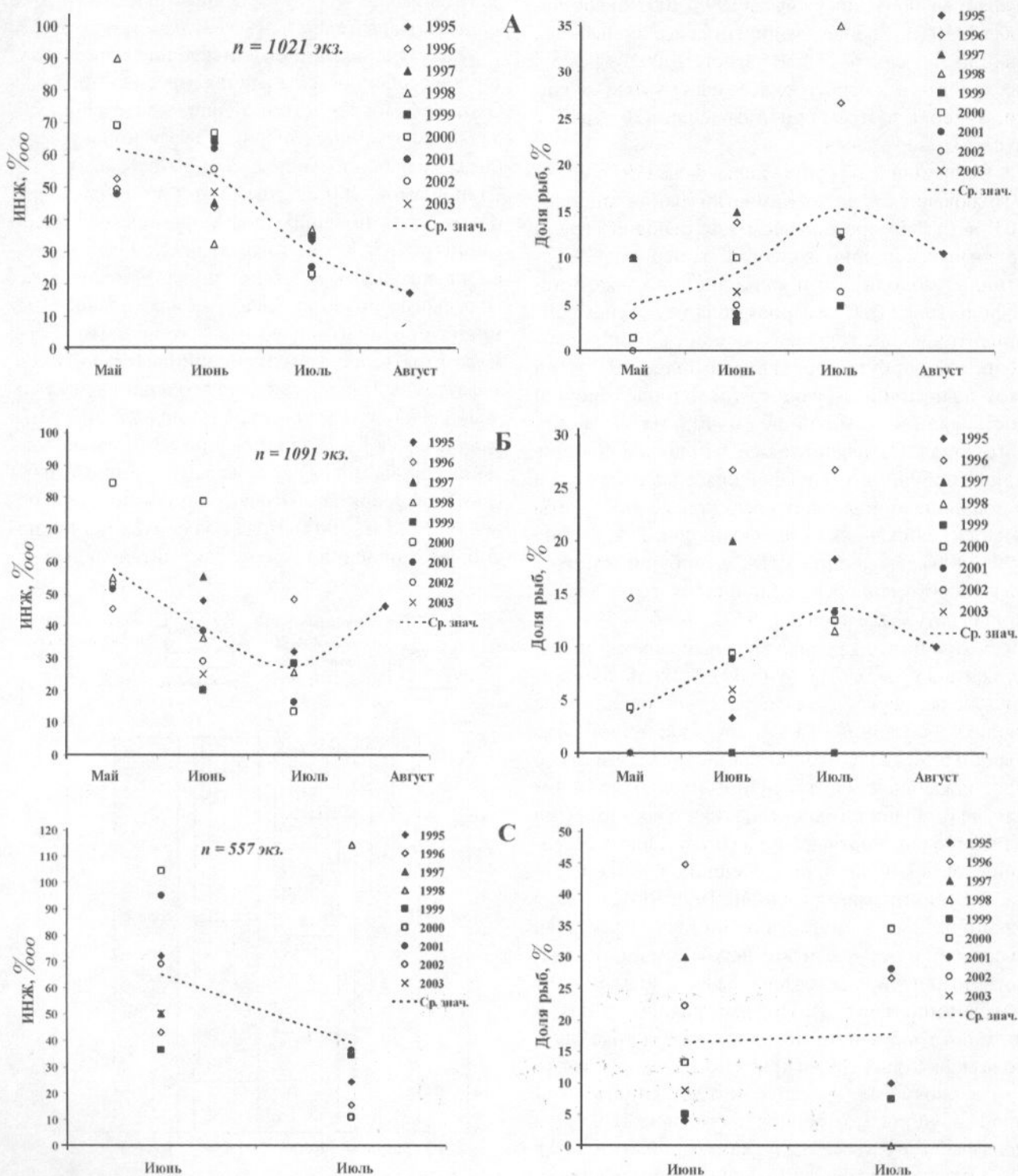


Рис. 6. Динамика изменения интенсивности питания кеты (А), нерки (Б) и горбуши (С) в тихоокеанских водах Камчатки в мае–июле 1995–2003 гг. (левые рисунки — индексы наполнения желудков, ‰; правые рисунки — доля рыб с пустыми желудками, % от общего числа рыб)

примеру, Л.Д. Андриевская (1975) отмечала, что с переходом тихоокеанских лососей в прибрежные воды в конце морской миграции (июль–август), у значительной части половозрелых особей кеты и нерки (до 70%) желудки пусты, и лишь на небольших участках, где рыбы встречают скопления молоди минтая, их накормленность может увеличиваться. Согласно нашим наблюдениям, в августе, по отношению к июлю, в прикамчатских водах может отмечаться некоторое повышение ИНЖ у нерки и кеты за счет увеличения в уловах доли незрелых рыб, интенсивность питания которых остается высокой в течение всего периода летнего нагула (рис. 6).

По данным В.И. Чучукало (2006), небольшая часть анадромной горбуши (не более 2–5%) заканчивает питаться ещё в море. При этом ее желудок сильно сокращается, его цвет из интенсивно бордового становится бледно-желтым, полость желудка заполняется слизистой пробкой, а в редких случаях он почти полностью рассасывается. Резкое снижение интенсивности питания япономорской горбуши перед заходом в реки отмечала ранее Н.Ф. Пушкарёва (1951). Однако в реки о. Итуруп горбуша заходит с желудками, в которых содержится морской планктон (Иванков, 1964).

Аналогичный факт был отмечен нами в районе р. Озерная (Западная Камчатка) в летний период 2006 г. Так, в желудках половозрелых горбуши и нерки, выловленных в конце июля и в начале августа на речной рыбалке почти в километре от устья р. Озерная, в значительном количестве присутствовали типично морские планктонные организмы (гиперииды, личинки крабов, молодь и личинки минтая, мойвы, песчанки). Значительно более редко в питании рыб отмечались животные прибрежного комплекса (придонные гаммариды и кумовые раки). С учетом того, что пища в желудках присутствовала у 11% исследованных особей нерки (у отдельных рыб наполнение желудка составляло 2 балла) и у 40% горбуши (максимальное наполнение желудка составило 3 балла), можно утверждать, что интенсивность питания у лососей планктофагов может быть достаточно высока вплоть до захода производителей в нерестовые реки. В отдельных случаях в реки могут заходить рыбы с желудками, которые наполнены пищей.

Основной особенностью питания чавычи и кижуча в период преданадромных миграций и летнего нагула является то, что в водах, удаленных от побережья Камчатки, основными их жертвами являются головоногие моллюски, тогда как в водах над шельфом и материковым склоном в их желудках

преобладают молодь и взрослые рыбы различных видов (терпуг, песчанка, минтай, бычки и др.). Несмотря на хищный характер питания чавычи и кижуча, который наблюдается у этих видов в течение всего морского периода жизни, отмечено, что в период преданадромных миграций и летнего нагула в прикамчатских водах они легко могут переходить с питания nektonом на потребление крупного макропланктона (в основном, эвфаузиид). Вполне вероятно, что это происходит в местах массовых концентраций планктонных ракообразных.

Отмечено, что в глубоководных районах молодь и взрослые особи кальмаров могут составлять до 100% суточного рациона чавычи. Значительно меньшую роль, по сравнению с другими лососями, в питании чавычи в открытых водах Тихого океана играют светящиеся анчоусы. Согласно нашим данным, доля миктофид в пище чавычи в тихоокеанских водах Камчатки за весь период исследований в 1995–2002 гг. была незначительной, и лишь в мае 2001 г. она составила 17,6% массы пищи, а в июне 2002 г. — 10,8%. В другие годы наблюдений миктофиды в питании этого вида или полностью отсутствовали, или их доля не превышала 5%. Кроме того, в июле 1999 г. в питании чавычи в данном районе существенной (около 45% массы пищи) была также доля эвфаузиид. Необходимо отметить, что получить четкую картину изменений интенсивности питания чавычи в течение весенне-летнего нагула крайне затруднительно, т. к. ее общая численность невелика, что, соответственно, создает трудности для сбора массовых трофологических материалов для этого вида. Так, например, в мае 1996 и 1998 гг. в открытых водах Тихого океана (район восточнее 163° в.д.) интенсивность питания 19 исследованных экземпляров чавычи была очень высока, и их ИНЖ приближались к 100‰ (95,4 и 122,8‰, соответственно). Однако в мае 2001 г. в том же районе средний ИНЖ чавычи (18 экз.) составлял всего лишь 27,6‰. В другие месяцы колебания показателей ИНЖ у чавычи также были значительны.

Основу пищи кижуча, как и чавычи, в глубоководных районах тихоокеанских вод в июле–августе 1995–2000 гг. составляли почти исключительно головоногие моллюски. Доля этих животных в желудках взрослых рыб могла достигать 100% массы их содержимого, что, например, наблюдалось в июле 1998 г. В июле 1999 г. в пище кижуча отмечено незначительное количество (около 25% массы пищи) эвфаузиид, что было также характерно и для чавычи, нагуливающейся в этом районе в 1998 г. Ранней осенью (сентябрь 1997 г.) характер

питания кижуча в водах у юго-восточного побережья Камчатки имел существенные отличия, по сравнению с открытыми водами. Так, доля кальмаров в пище рыб не превышала в этом районе 3%, а в их желудках полностью преобладала молодь терпугов (*Hexagrammidae*), составившая около 80% массы пищи. Значительно реже в питании кижуча в сентябре 1997 г. отмечались также сайра (6,5%), трехглая колюшка (5,2%) и молодь минтая (3,9%). В юго-западной части Берингова моря в июле–августе 1997 г. основу пищи кижуча также составлял мелкий нектон. В Охотском море (у юго-западного побережья Камчатки) в июле 2001 г. в питании кижуча отмечено только два компонента — эвфаузииды (64,5%) и миктофиды (35,5%).

Интенсивность питания кижуча в прикамчатских водах, по нашим наблюдениям, имеет существенную пространственную и межгодовую изменчивость, что вполне может быть обусловлено небольшим количеством наблюдений. Так, максимальная накормленность кижуча за весь период исследований, достигавшая 141,2‰, отмечена нами в июле 1998 г. в Петропавловск-Командорском районе Тихого океана. Однако в июле 1999 г. в этом же районе накормленность рыб составляла всего лишь 17,4‰. Высокие значения ИНЖ отмечены также в сентябре 1997 г. в водах у юго-восточного побережья Камчатки — 116,3‰. Минимальная интенсивность питания рыб зарегистрирована в водах Охотского моря (юго-западное побережье Камчатки) в конце июля 2001 г., составившая 15,5‰.

### Пищевые отношения

Известно, что пищевые отношения животных складываются из отношений двоякого рода: отношений хищник и жертва (т. е. отношений потребителей и их кормовых организмов) и отношений, известных под терминами «конкуренции» или «косвенных пищевых отношений», т. е. отношений, возникающих между потребителями в результате использования ими общих пищевых ресурсов (Методическое пособие ..., 1974). При исследованиях пищевых взаимоотношений рыб российскими учеными помимо термина «конкуренция» широко используется также термин «напряженность пищевых отношений», который был предложен Г.В. Никольским (1947). О напряженности пищевых отношений рыб в естественных условиях судят по их сходной экологии, по спектрам питания, а также по относительным размерам конкурентов, непосредственно влияющим на величину их рациона (Fausch, White, 1986; Bremest, Heggenes, 2001; Максименков, 2007). Некоторые исследователи изучают состав пищи и

другие характеристики питания рыб в аллопатрических и симпатрических скоплениях и по разнице этих показателей судят о пищевой конкуренции (Nordhote, 1995; Sturdevanth, Hulbert, 1999).

Отечественные ученые для характеристики пищевых отношений рыб чаще всего используют индекс пищевого сходства (или СП-коэффициент), который дает возможность количественно оценить, по терминологии А.А. Шорыгина (1946, 1946а, 1952), так называемый «объем конкуренции» (Методическое пособие ..., 1974; Чучукало, 2002; Чучукало, Дулепова, 2002; Чучукало, 2006; и др.). Кроме того, по мнению А.А. Шорыгина (1952) и В.С. Ивлева (1955), при изучении напряженности пищевых отношений необходимо также учитывать биомассу доступной пищи в местах обитания рыб, знание которой необходимо для расчета индекса избирания (ИИ) (Шорыгин, 1952), или индекса элективности (*E*) (Ивлев, 1955). Индекс ИИ представляет собой отношение процентного значения кормового организма в пище рыб к процентному значению этого организма в водоеме, индекс *E* — отношение разности процентных значений компонентов в пище и в кормовой базе к их сумме. Оба индекса широко используются в исследованиях на внутренних водоемах. Вместе с тем, наш опыт показывает, что в водоемах уровня Охотского и Берингова морей, а также в северной части Тихого океана, любые попытки оценить биомассу доступной тихоокеанским лососям пищи весьма приближительны и вполне, вероятно, могут быть далеки от реальных оценок (Коваль, 2001). Это связано, прежде всего, с огромной величиной указанных водоемов, а также со сложностью выполнения точных гидробиологических наблюдений на их акватории.

Из изложенного выше очевидно, что оценка «селективного» потребления пищи является результатом совпадения или несовпадения большого числа характеристик, основными из которых являются, прежде всего, эффективность методов сбора материалов по кормовой базе и питанию лососей, а также особенности пищевого поведения каждого вида и их объектов питания. Что касается системы хищник–жертва, то, как известно, эти характеристики взаимосвязаны на всех стадиях пищевого поведения — от поиска и обнаружения и до заглатывания добычи. В.С. Ивлев (1955) хорошо понимал эту взаимосвязь и писал, что наблюдаемая селективность — результат предпочтения, оказываемого животным тому или иному типу пищи — наблюдается только в том случае, если все кормовые объекты находятся в равном положении при поиске и потреблении их хищником. По

его мнению, ни в естественных, ни в лабораторных условиях этого фактически никогда не бывает, поэтому независимое от плотности потребление жертв (элективность) следует рассматривать как функцию ряда возможных механизмов, действующих одновременно. Выводы о роли этих механизмов могут быть полезными в качестве гипотез, которые должны быть проверены путем проведения соответствующих экспериментов.

Таким образом, на настоящем этапе исследований о пищевых взаимоотношениях тихоокеанских лососей в море можно судить только на основании таких косвенных показателей как ширина пищевого спектра, СП-коэффициенты, величина суточного пищевого рациона, а также численность, распределение и биологические показатели рыб. Другие критерии для оценки напряженности пищевых отношений внутри рода *Oncorhynchus*, а также взаимоотношений лососей с другими видами, в настоящий момент крайне фрагментарны, и, несомненно, требуют дальнейших исследований.

В результате многолетних исследований, проводимых в лаборатории морских исследований лососей КамчатНИРО, было показано, что пищевые отношения, складывающиеся между совместно нагуливающимися видами тихоокеанских лососей, на различных этапах онтогенеза, являются важным, а иногда и решающим фактором в формировании численности и продукции отдельных поколений (Андриевская, 1975; Бирман, 1985; Карпенко, 1998; Ерохин, 2002; Максименков, 2007). Например, наличие достаточного количества доступной и энергетически ценной пищи обеспечивает снижение уровня элиминации и высокие приросты длины и массы тела рыб в ранний морской период жизни (Карпенко, 1998; Максименков, 2007). В последующие периоды обитания лососей в море основным фактором, влияющим на их пищевые взаимоотношения, становится фактор плотности, когда пищевое поведение лососей (по крайней мере, кеты и нерки) зависит от численно доминирующего вида — горбуши, которая является основным потребителем зоопланктона. В годы нагула многочисленных поколений горбуши у кеты и нерки расширяется пищевой спектр за счет потребления «второстепенных» кормовых организмов, снижаются накармливаемость и темп роста, а также изменяется распределение на акватории (Андриевская, 1975; Бирман, 1985; Карпенко, 1998; Ерохин, 2002).

На рисунке 7 представлены различия в составе пищи тихоокеанских лососей в период преданадромных миграций и летнего нагула, полученные нами на основании интегрированных данных 1995–2003 гг.

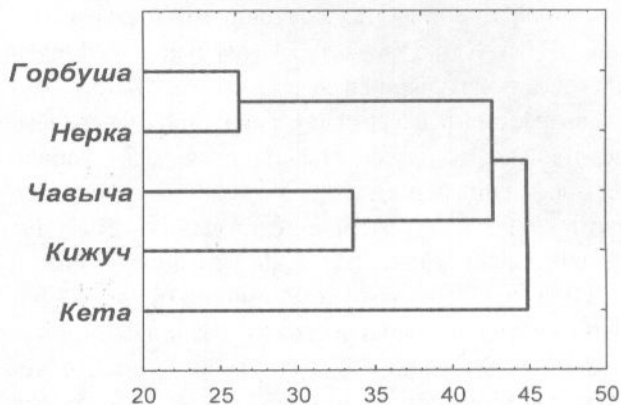


Рис. 7. Различия состава пищи тихоокеанских лососей в период преданадромных миграций и летнего нагула в водах, прилегающих к Камчатке, в мае–сентябре 1995–2003 гг. (по оси X — евклидово расстояние)

Как видно из рисунка, в период массового нагула лососей в прикамчатских водах в весенне-летний период степень пищевого сходства наиболее высока у горбуши и нерки, а также у чавычи и кижуча. У кеты на этом этапе морского периода жизни наблюдается существенное отличие спектра питания от других видов лососей, что связано, прежде всего, с обилием в ее пище крылоногих моллюсков, аппендикулярий и желетелого планктона. В целом, результаты, представленные на рисунке 7, подтверждают вывод многих исследователей о том, что из всех видов лососей именно кета обладает наибольшей пищевой пластичностью (Андриевская, 1975; Бирман, 1985; Кловач, 2003; Старовойтов, 2003; Чучукало, 2006).

### Пищевые потребности

Как было указано во вводной части данной работы, с весенним прогревом воды лососи начинают миграции из мест зимовки. В этот период в организме лососей происходит перестройка физиологических процессов, выражающаяся в увеличении массы за счет соматического и генеративного роста, а также жиронакопления (Швыдкий, Вдовин, 1999). Так, например, по данным В. Риккера (Ricker, 1964), в период нерестовой миграции у горбуши происходит наибольшее наращивание массы, которое примерно в 8 раз превосходит рост массы летом первого года. Понятно, что высокая скорость роста требует интенсивного питания.

Материалов, характеризующих пищевые потребности лососей на начальном этапе преданадромных миграций и летнего нагула, как и в случае с зимовкой, немного. Имеющиеся данные позволяют предположить, что в этот период интенсивность питания рыб существенно увеличивается,

при этом увеличиваются и суточные пищевые рационы (СПР). Как отмечает В.И. Чучукало (2006), в марте рацион горбуши в северной части Тихого океана возрастает в два раза, по сравнению с февралем, и составляет 10% массы тела. В апреле–мае он вновь несколько снижается, до 7%. У кеты СПР в феврале–марте 1989 г. в том же районе, по данным В.И. Чучукало, варьировал от 1,5 до 3,0%, а в апреле–мае — от 3,0 до 5,0% массы тела. Величина суточных рационов у крупной нерки в период начала анадромных миграций составляет 4,5% (Чучукало, 2006). Согласно данным Б.Г. Тутубалина и В.И. Чучукало (1992), в апреле–мае 1989 г. в районе 172° в.д. – 170° з.д., 40–46° с.ш. суточный рацион кижуча длиной 40–50 и 50–60 см составлял у первой размерной группы 4,0%, а у второй — 5,0% массы тела.

Установлено, что в летний период интенсивность питания лососей по прежнему высока, хотя относительные величины СПР у рыб при этом не так значительны, как на начальном этапе миграции из мест зимовки. По оценке трофологов ТИНРО-центра, СПР у горбуши в период преданадромных миграций летом варьирует от 0,5 до 4,6% массы тела (Кузнецова, 2004). В западной части Берингова моря величина рациона преднерестовой горбуши снижается от 3,1% в июне до 1,5% в первой половине июля, а в водах восточного побережья Камчатки — от 2,1% до 1,2% (Чучукало, 2006). У кеты старших возрастных групп в эпипелагиали дальневосточных морей в летний период суточные рационы составляют 2,0–4,5% массы тела, в осенний — 1,5–2,5%. В сентябре 2002 г. в юго-западной части Берингова моря величина СПР у половозрелой кеты длиной 36–54 см варьировала от 3,8 до 4,6% массы тела (Ефимкин, 2003). Суточный рацион крупноразмерной нерки оценивается в июне–августе 2,0–4,5%, при этом величина суточных рационов у крупной нерки изменяется от 4,5 в период начала анадромных миграций до 2,1% массы тела в заключительный период этих миграций. На североохотоморском шельфе суточный рацион чавычи колеблется в июле–августе в пределах 4,4–4,6% массы тела (Кузнецова, 2004). СПР половозрелого кижуча длиной 50–70 см в летний период (июнь–август) оценивается в пределах 2,0–3,5% массы тела (Чучукало, 2006).

По данным Н. Дэвис с соавторами (Davis et al., 1998), выполнивших оценку пищевых потребностей лососей на основе биоэнергетических моделей, суточные рационы лососей в период нагула в водах северной части Тихого океана и в центральной части Берингова моря в июне–июле составляют: у кеты возрастом 1+ (361–568 г, 5–9°C) — 3,6–4,1% массы тела; у

кеты возрастом 2+ (1042–1547 г) — 3,3–3,9%; у половозрелой горбуши (912–1313 г) — 2,7–3,1%; у половозрелого кижуча (1909–2975 г, 9–11°C) — 2,6–2,9%.

В табл. 2 приведены суточные рационы горбуши, нерки и кеты, рассчитанные нами по материалам, собранным на суточных станциях, выполненных в период дрейферных исследований КамчатНИРО в водах Восточной Камчатки в июне–июле 1999 и 2001 гг. Как видно из представленных данных, рационы горбуши на отдельных суточных станциях варьировали от 1,4 до 5,1% массы тела (22,7–74,0 г/экз. в сут.), а среднее значение этого показателя у нее было равно 3,1% (44,1 г/экз. в сут.). Рационы нерки в период исследований колебались в пределах от 0,4 до 4,4% массы тела, но в среднем были почти в 2 раза ниже, чем у горбуши (1,5%), однако общее количество суточного потребления пищи у этого вида было почти таким же и составляло от 11,3 до 125,0 (в среднем 41,6) г/экз. в сут. Это было связано с тем, что средняя масса исследованных особей горбуши на станциях составляла около 1,5 кг, а нерки — 2,8 кг. Соответственно, на одну единицу массы тела у горбуши приходилось почти в 2 раза больше пищи, чем у нерки.

Наибольшие колебания суточного рациона на отдельных станциях отмечены нами у кеты: минимальный СПР составил 0,7% массы тела, максимальный — 9,4%. Причем «абсолютное» суточное потребленной пищи у кеты было почти в 2 раза выше (17,7–303,0 г/экз. в сутки, в среднем — 93,2), чем у других видов. Так, у горбуши этот показатель на суточных станциях варьировал от 22,7 до 74,0 г/экз. в сутки (в среднем — 44,1), а у нерки от 11,3 до 125,0 (в среднем, — 41,6) (табл. 2). Общее количество пищи, приходящееся на единицу массы у кеты за сутки, было ниже, чем у горбуши, что, опять же, определялось весовыми показателями исследованных рыб (у кеты средняя масса в период исследований составила около 3,0 кг, у горбуши — 1,5 кг, у нерки — 2,8 кг).

Значительные колебания показателей СПР кеты на суточных станциях были обусловлены, по нашему мнению, общей ошибкой, которая возникает при его оценке по индексам наполнения и скорости переваривания у этого вида. Известно, что кета — наиболее пластичный в пищевом отношении вид лососей, и для нее характерен более широкий пищевой спектр, при этом она способна активно потреблять животных, которые у горбуши и нерки отмечаются значительно реже (например, крылоногих моллюсков, аппендикулярий, медуз и гребневиков) (Андриевская, 1957, 1958, 1966, 1975; Кловач, 2003; Коваль, 2007; Davis, 2003). Также

Таблица 2. Суточные пищевые рационы тихоокеанских лососей в период преданадромных миграций и летнего нагула в водах Восточной Камчатки в июне–июле 1999 и 2001 гг.

Год	Станция, даты	СПР, % массы тела	г/экз. в сутки	Ср. длина рыб, см	Ср. масса рыб, г	Температура, °С
Горбуша						
1999	26.06	1,9	30,4	47,9	1627	4,2
	08.07	1,4	22,7	47,8	1603	8,9
2001	16.06	4,1	54,1	49,3	1335	4,2
	18.06	5,1	74,0	46,6	1441	—
	28.06	3,8	49,9	45,0	1318	—
	14.07	2,5	33,6	47,7	1365	6,2
Среднее значение		3,1	44,1	47,3	1470	5,9
Кета						
1999	26.06	1,2	35,9	59,8	3091	4,2
	08.07	0,7	22,6	60,3	3279	8,9
2001	16.06	0,7	17,7	57,8	2541	4,2
	18.06	9,4	303,0	61,4	3233	—
	28.06	6,3	180,2	58,6	2866	—
	05.07	1,9	62,5	59,4	3278	5,5
	14.07	1,0	30,8	62,1	3167	6,2
Среднее значение		3,0	93,2	59,5	3017	5,8
Нерка						
1999	26.06	0,4	11,3	57,7	2728	4,2
	08.07	0,9	27,4	59,7	3165	8,9
2001	16.06	1,2	30,4	57,6	2623	4,2
	18.06	0,9	24,0	57,7	2672	—
	28.06	4,4	125,0	57,5	2853	—
	05.07	1,5	42,6	57,4	2897	5,5
	14.07	1,3	30,9	56,5	2580	6,2
Среднее значение		1,5	41,6	57,6	2750	5,8

было установлено, что в целом пищевая ценность кормовых объектов, составляющих основу пищи кеты, значительно ниже, чем у горбуши и у нерки. Например, средняя калорийность морских ракообразных составляет около 1100 кал/г (сырого вещества), а крылоногих моллюсков, аппендикулярий и кишечнополостных — лишь 270 кал/г (Шершнева, Коваль, 2005). По данным Н. Дэвис (Davis, 2003), изучавшей энергосодержание рационов взрослых лососей в центральной части Берингова моря методом калориметрии, средняя калорийность пищевого комка у кеты в летний период более чем в два раза ниже, чем у горбуши, нерки и чавычи.

Н.В. Кловач (2003) объясняет подобные отличия состава пищи кеты от других видов лососей особенностями строения ее пищеварительной системы и внутренних органов, в частности селезенки. Маленькая по размеру селезенка значительно ограничивает двигательную активность кеты (Кловач, 2003) и определяет ее меньшие возможности поиска и захвата кормовых объектов, тем более если жертвы являются хорошими пловцами, как, например, эвфаузииды и гиперииды. Крылоногие моллюски, аппендикулярии и кишечнополостные — менее подвижные животные, поэтому,

возможно, они и являются более доступным кормом для кеты, чем ракообразные.

Из-за значительной роли в питании кеты мягкотелых организмов с высоким содержанием воды (в сочетании с большим объемом желудка) этот вид способен потреблять и переваривать за короткое время большое количество пищи. Соответственно, суточный рацион у кеты должен быть значительно выше, чем у других видов. При этом продолжительность полной эвакуации пищи из желудка кеты дольше, чем у горбуши и нерки (из-за большей длины желудка), и поэтому пища может присутствовать в ее желудке практически в любое время суток (преимущественно в сильно переваренном виде). Это обстоятельство вызывает значительные трудности при оценке ее суточного рациона стандартными методами (Коган, 1963; Методическое пособие ..., 1974).

Согласно нашим наблюдениям, продолжительность полной эвакуации пищи из желудка у взрослой горбуши (47 см, 1,5 кг, 5,9°C) и нерки (58 см, 2,8 кг, 5,8°C) на суточных станциях, выполненных в водах Восточной Камчатки в июне–июле 1999 и 2001 гг., была весьма высокой и составляла около 8–12 ч. Такая продолжительность

опорожнения желудка у лососей хорошо соответствует их суточной ритмике питания в глубоководных районах: поскольку потребность в пище у рыб возникает по мере опорожнения желудка, рыбам необходимо его освободить к моменту очередного пика питания, который в летнее время наблюдается как раз через 8–12 часов (рис. 8).

Необходимо отметить, что у кеты (60 см, 3,0 кг, 5,8°C) период полного опорожнения желудка был в среднем на 2 ч больше, чем у других видов лососей, и составлял 10–14 ч. При этом скорость

переваривания пищи в желудке у этого вида была значительно выше — это хорошо видно из данных, представленных на рисунке 8Б.

Отличие скорости переваривания пищи у кеты от других видов лососей связано, несомненно, с особенностями ее питания и строения пищеварительной системы. Желудок кеты примерно в 3,5 раза больше, чем у других видов лососей (Кловач, 2003). По данным Араи с соавторами (Arai et al., 2003), полное переваривание гребневику в желудке взрослой кеты занимает около 1 ч, а чтобы пере-

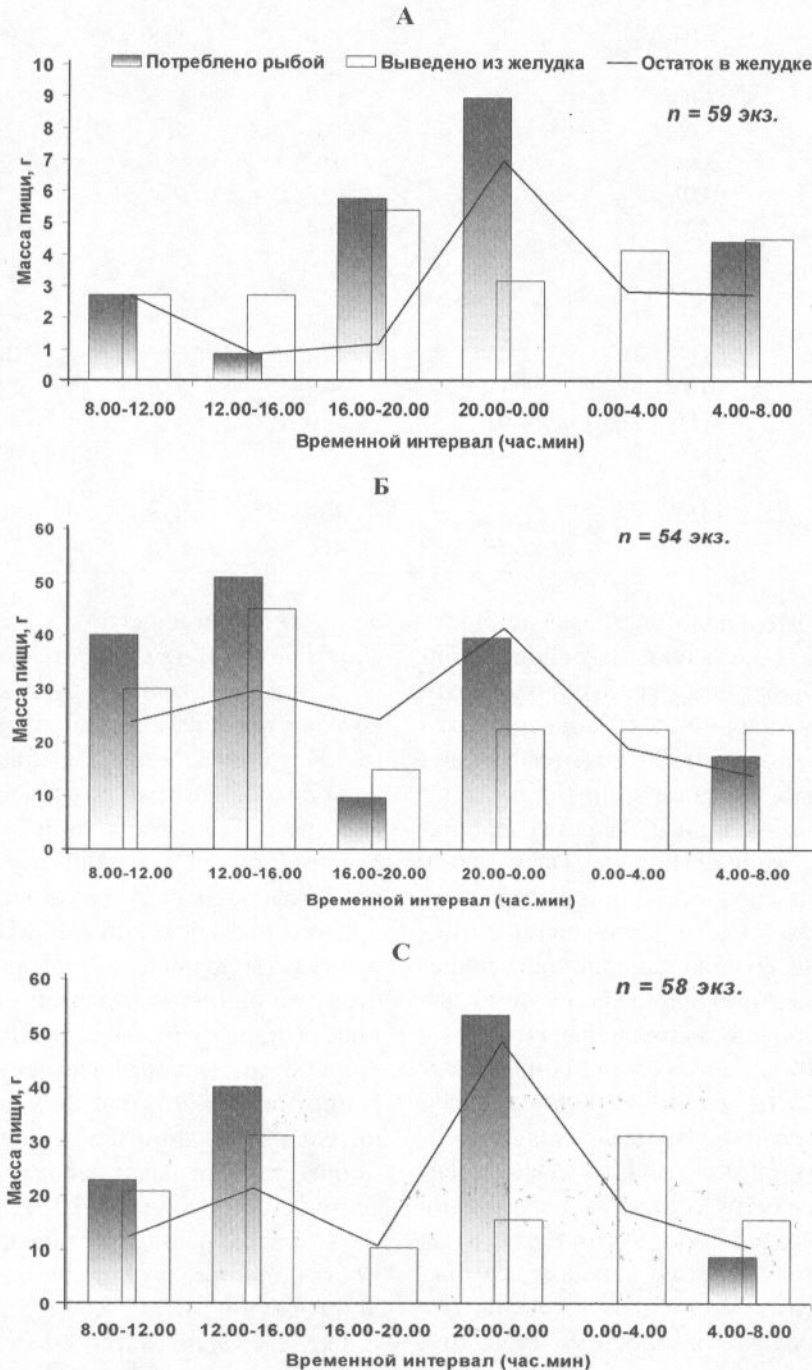


Рис. 8. Суточная динамика потребления и выведения пищи из желудка у взрослых горбуши (А), кеты (Б) и нерки (С) на суточных станциях в тихоокеанских водах Камчатки и в юго-западной части Берингова моря (А — 08.07.1999; Б, С — 28.06.2001)

варить 70% ракообразных (при 13°C) ей необходимо около 5 ч. Азума (Azuma, 1992), который исследовал суточную ритмику питания по индексам наполнения и по показателям рН внутренних стенок желудка у двух видов лососей в центральной части Берингова моря, показал, что в желудках кеты в течение суток доля пищи с высокой степенью переваренности была значительно выше, чем у нерки. Этот автор также установил, что показатель рН внутренних стенок желудка кеты значительно выше, чем у нерки (суточные колебания показателя рН у нерки составляли 2,5–4,0 против 4,0–5,5 — у кеты), что непосредственно сказывалось на скорости переваривания. Кроме этого, известно, что быстрее всего в желудках лососей в процессе пищеварения изменяются крылоногие моллюски (у вида *L. helicina* растворяется раковина, *C. limacina* начинает менять форму, сильно вытягиваться), а эти животные также являются одними из основных компонентов в пище кеты (Волков, 1994). Ракообразные, составляющие основу пищи горбуши и нерки, обладают мощным панцирем, соответственно, скорость их переваривания значительно ниже (LeBrasseur, Stephens, 1965). Этим обстоятельством, по нашему мнению, и было вызвано высокое содержание сильнопереваренной пищи в желудке кеты на суточных станциях, что непосредственно влияло на показатели индексов наполнения желудков у этого вида.

Из представленных данных можно видеть, что пищевые потребности разных видов лососей в период преданадромных миграций и летнего нагула значительно различаются, при этом отличается и их пищевая стратегия. Интенсивность питания в период нагула наиболее высока у горбуши и кеты. Горбуша потребляет меньшее по сравнению с кетой количество корма, однако его пищевая ценность более высока, чем у кеты. Кета в море также интенсивно питается, но в составе ее пищи преобладают малоподвижные животные с высоким содержанием воды в организме. Высокая скорость переваривания в сочетании с большим объемом желудка дает кете возможность потреблять за короткое время большое количество низкокалорийной пищи, чтобы обеспечить необходимый для нормальной жизнедеятельности, роста и созревания приток энергии. Это является адаптационным механизмом, позволяющим кете избежать пищевой конкуренции с другими видами лососей в местах массовых скоплений, где возможно обострение конкурентных отношений за общий ресурс.

Интенсивность питания нерки в летний период минимальна относительно других видов лососей, что, скорее всего, вызвано более низкими показателями общего обмена веществ в организме это-

го вида. Известно, что темп роста нерки в море значительно ниже, чем у других лососей (Бирман, 1985). Так как нерка — наиболее холодолюбивый вид среди тихоокеанских лососей, для нее характерны пониженные скорости энергетического обмена (в соответствии с кривой Крога) (Krogh, 1914). Пониженный уровень обмена у этого вида и отражается на величине ее суточных рационов, поскольку при общих равных условиях для получения необходимой энергии из пищи нерке достаточно потреблять меньшее количество корма на единицу массы тела, чем горбуше и кете.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, анализируя известные данные о пищевых потребностях тихоокеанских лососей в период весенне-летних миграций в водах, прилегающих к Камчатке, можно заключить, что на начальном этапе (март–май) суточные рационы лососей составляют 3–10% массы тела. В период интенсивных преданадромных миграций и летнего нагула (июнь–июль) средние значения СПР у лососей несколько ниже, чем в весенний период, и составляют 0,5–5,0% массы тела, а на заключительном этапе преданадромной миграции они могут снижаться до 0,5–2,0%. Рыбы, зашедшие на нерест в реки, перестают питаться полностью.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность всем сотрудникам КамчатНИРО, участвовавшим в сборе первичных материалов в морских экспедициях.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андриевская Л.Д. 1957. Летние миграции тихоокеанских лососей и их питание 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 биол. морского периода жизни дальневосточных лососей. М.: ВНИРО. С. 64–75.
- Андриевская Л.Д. 1966. Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 1. С. 84–90.
- Андриевская Л.Д. 1975. Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ТИНРО. Владивосток, 28 с.
- Бирман И.Б. 1985. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей. М.: Агропромиздат, 208 с.

- Бугаев А.В. 2003. Идентификация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* по чешуйным критериям в юго-западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период преднерестовых миграций // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 132. С. 178–203.
- Волков А.Ф. 1994. Особенности питания горбуши, кеты и нерки во время анадромных миграций // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 116. С. 128–137.
- Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Чучукало В.И. 1997. Региональные особенности питания азиатских лососей в летний период // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 122. С. 324–342.
- Дулепова Е.П. 2002. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 273 с.
- Ерохин В.Г. 2002. Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петропавловск-Камчатский, 24 с.
- Ефимкин А.Я. 2003. Питание лососей западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002 г. // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 134. С. 120–134.
- Иванков В.Н. 1964. Питание горбуши у северо-западного побережья о. Итуруп // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 55. С. 75–81.
- Ивлев В.С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 252 с.
- Инструкция по сбору и обработке материала для исследования питания рыб в естественных условиях. 1971. Часть I. М.: ВНИРО, 68 с.
- Инструкция по сбору и обработке материала для исследования питания рыб в естественных условиях. 1972. Часть II. М.: ВНИРО, 80 с.
- Карпенко В.И. 1998. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей. М.: ВНИРО, 165 с.
- Кловач Н.В. 2003. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. М.: ВНИРО, 164 с.
- Коваль М.В. 2001. Сравнительный анализ состава пищи тихоокеанских лососей и состава макропланктона (по уловам сети ИКС–80) в водах, прилегающих к Камчатке // Тез. докладов VII съезда гидробиол. общества РАН. Т. 1. Калининград. С. 135–137.
- Коваль М.В. 2006. Суточный ритм питания и рационы тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в период морских преднерестовых миграций // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 1. С. 87–100.
- Коваль М.В. 2007. Кормовая база и особенности питания тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского и Берингова морей и в северной части Тихого океана // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. КамчатГТУ. Петропавловск-Камчатский, 24 с.
- Коган А.В. 1963. О суточном рационе и ритме питания чехони Цимлянского водохранилища // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 4. С. 596–601.
- Кузнецова Н.А. 2004. Питание и пищевые взаимоотношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 24 с.
- Максименков В.В. 2007. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 278 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука, 254 с.
- Никольский Г.В. 1947. О пищевых отношениях пресноводных рыб и их динамике во времени и пространстве // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 127–136.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пушкарева Н.Ф. 1951. Питание горбуши в конце морского этапа миграционного пути // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 35. С. 33–39.
- Старовойтов А.Н. 2003. 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. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 133. С. 3–34.
- Темных О.С. 2004. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах // Автореф. дис. ... канд. докт. биол. наук. Владивосток. 47 с.
- Тутубалин Б.Г., Чучукало В.И. 1992. Питание тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* в северной части Тихого океана в зимне-весенний период // Биол. ресурсы Тихого океана. М.: ВНИРО. С. 77–85.
- Чучукало В.И. 2002. Трофологические предпосылки к усовершенствованию подходов рационального ведения промысла в дальневосточных морях // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 130. Ч. II. С. 562–569.

- Чучукало В.И. 2006. Питание и пищевые отношения nektona и nektoбентоса в дальневосточных морях // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 42 с.
- Чучукало В.И., Волков А.Ф., Ефимкин А.Я., Кузнецова Н.А. 1994. Питание и суточные рационы нерки (*Oncorhynchus nerka*) в летний период // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 116. С. 122–128.
- Чучукало В.И., Дулепова Е.П. 2002. Методы оценки пищевой обеспеченности промысловых объектов и ее роль в рыбохозяйственных исследованиях дальневосточных морей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 130. Ч. II. С. 465–473.
- Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. 1999. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиологии. № 2. С. 269–272.
- Шершнева В.И., Коваль М.В. 2005. Калорийность массовых видов зоопланктона и ихтиопланктона прикамчатских вод // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 139. С. 349–369.
- Шорыгин А.А. 1946. Количественный способ изучения пищевой конкуренции у рыб // Зоол. журн. Т. 25. Вып. 1. С. 45–58.
- Шорыгин А.А. 1946а. Сезонная динамика пищевой конкуренции рыб // Зоол. журн. Т. 25. Вып. 5. С. 28–33.
- Шорыгин А.А. 1952. Питание и пищевые отношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат, 200 с.
- Шубин А.О., Коваленко С.А. 2000. О современной структуре охотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в океане на путях ее преднерестовой миграции // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 5. С. 648–654.
- Шунтов В.П. 1993. Еще раз о проблеме глобального потепления и его влияния на биоту дальневосточных морей // Рыб. хоз-во. № 6. С. 39–41.
- Шунтов В.П. 1993а. Состав планктонных и nektonных сообществ верхней эпипелагиали сахалино-курильского региона в период анадромных миграций лососей // Биол. моря. № 4. С. 32–43.
- Шунтов В.П. 1994. Новые данные о перестройках в пелагических экосистемах дальневосточных морей // Вестник ДВО РАН. № 2. С. 59–56.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П. 1991. Экосистемы Берингова и Охотского морей // Рыб. хоз-во. № 6. С. 25–27.
- Шунтов В.П., Радченко В.И., Лапко В.В., Полтев Ю.Н. 1993. Распределение лососей в западной части Берингова моря и сопредельных водах Тихого океана в период анадромных миграций // Вопр. ихтиологии. Т. 33. Вып. 3. С. 337–347.
- Arai N., Welch D., Dunsmuir A., Jacobs M., Ladouceur A. 2003. Digestion of pelagic Ctenophora and Cnidaria by fish // Can. J. Fish. Aquat. Sci./J. Can. Sci. Halieut. Aquat. 60 (7). P. 825–829.
- Azuma T. 1992. Diel feeding habits of sockeye and chum salmon in the Bering sea during the summer // Nippon Suisan Gakkaishi 58 (11). P. 2019–2025.
- Bremest G., Heggenes J. 2001. Competitive interactions in young Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in lotic environments // Nordic. J. Freshw. Res. Vol. 75. P. 127–142.
- Davis N. 2003. Feeding ecology of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central North Pacific Ocean and central Bering sea, 1991–2000 // Ph.D. Dissertation. Hokkaido Univ. Japan. 190 p.
- Davis N., Aydin K., Ishida Y. 1998. Diel feeding habits and prey consumption of sockeye, chum, and pink salmon in the Bering Sea in 1997 // NPAFC Doc. 363. 24 p.
- Fausch K., White R. 1986. Competition among juveniles of coho salmon, brook trout, and brown trout in a laboratory stream, and implication for Great Lakes tributaries // Trans. Am. Fish. Soc. Vol. 115. No. 3. P. 363–381.
- Karpenko V., Koval M. 1998. Feeding of Pacific salmon during their anadromous migration in the Kamchatka waters // NPAFC Doc. 365. 11 p.
- Krogh A. 1914. The quantitative relation between temperature and standart metabolism in animals // Int. Z. Phys.-Chem. Biol. № 1. P. 491–508.
- LeBrasseur R., Stephens K. 1965. Relative rates of degradation of some organisms consumed by marine salmon // J. Fish Res. Bd. Canada. 22 (6). P. 1563–1564.
- Northcote T. 1995. Confessions from a four decades affair with Dolly Varden: a synthesis and critique of experimental tests for interactive segregation between Dolly Varden char (*Salvelinus malma*) and cut trout (*Oncorhynchus clarki*) in British Columbia // Nordic. J. Freshw. Res. Vol. 71. P. 49–67.
- Ricker W. 1964. Ocean growth and mortality of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Bd. Canada. Vol. 21. № 5. P. 905–931.
- Sturdevant M., Hulbert L. 1999. Diet overlap, prey selection, and potential food competition among allopatric and sympatric juvenile pink salmon, herring and sandlance in Prince William Sound, Alaska // Abstr. North Pacific Anadromous Fish Commission "Recent changes in ocean production of Pacific salmon". Juneau, Alaska. P. 40.