

Заручившись
глубоководным
организатору р/х науки
и просто замечатель-
ному человеку
М

На правах рукописи

Темных Ольга Сергеевна

**Азиатская горбуша в морской период жизни:
биология, пространственная дифференциация,
место и роль в пелагических сообществах**

03.00.10 — ихтиология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Владивосток, 2004

Работа выполнена в лаборатории прикладной биоценологии
Федерального государственного унитарного предприятия
«Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр»
(ФГУП «ТИНРО-Центр»)

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор
Шунтов Вячеслав Петрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
член-корреспондент РАН, профессор
Парин Николай Васильевич

доктор биологических наук, профессор
Иванков Вячеслав Николаевич

доктор биологических наук, ст.н.с.
Каев Александр Михайлович

Ведущая организация: Институт биологических проблем
Севера ДВО РАН

Защита состоится 24 декабря 2004 г. в 10⁰⁰ на заседании диссертационного совета
Д 307.012.01 при Тихоокеанском научно-исследовательском рыбохозяйственном
центре (ТИНРО-Центр) по адресу:
690950, Владивосток, ГСП, тупик Шевченко, 4, факс: (42-32)300-751.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ТИНРО-Центра.

Автореферат разослан 23 ноября 2004 г.

Ученый секретарь диссертационного
совета, доктор биологических наук



Е.П. Дулепова

Общая характеристика работы

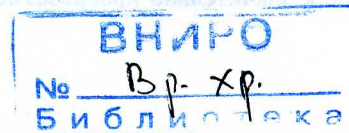
Актуальность темы. Тихоокеанские лососи – одни из ценнейших промысловых рыб Северной Пацифики. Многие вопросы биологии тихоокеанских лососей, и в частности горбуши – самого массового их вида, к настоящему времени хорошо изучены и обобщены в большом количестве сводок (Takagi et al., 1981; Бирман, 1985; Гриценко и др., 1987; Heard, 1991; Алтухов и др., 1997; Карпенко, 1998; Атлас распространения в море..., 2002; Гриценко, 2002; Рослый, 2002; Черешнев и др., 2002; и др.).

В то же время, несмотря на многолетнюю историю исследований, целый ряд вопросов биологии всех видов лососей (особенно в морской период их жизни) остаются недостаточно изученными. По многим из них, в частности о факторах, определяющих закономерности количественного распределения и миграций, пространственной дифференциации, пищевой конкуренции и обеспеченности пищей, причинах изменений размерного состава и роста, экологической емкости пелагиали субарктической Пацифики для лососей, высказываются даже альтернативные взгляды.

С начала 1980-х гг. в познании морского периода жизни лососей наступил принципиально новый этап, связанный с внедрением в исследования крупномасштабных комплексных траловых съемок. Наиболее масштабно такие исследования были развернуты на базе ТИНРО-Центра, в результате чего вся область морского и океанического обитания лососей в приазиатских водах Северной Пацифики была охвачена наблюдениями во все сезоны года. Это позволило в отличие от прежнего «дрифтерного периода» за короткие сроки получать неселективную информацию как по самим лососям и их биологическому состоянию и численности, так и по их океанографическому и гидробиологическому окружению, а также питанию и трофическим связям лососей в пелагических биоценозах. Собранные во время этих исследований обширные данные по многим сторонам биологии горбуши и других видов тихоокеанских лососей относятся и к указанным выше недостаточно изученным вопросам.

Цели работы.

- Выявить особенности количественного распределения и морфоэкологической пространственной дифференциации горбуши в морской период жизни; обосновать новые представления о лимитирующих факторах и адаптациях азиатской горбуши на основных этапах морского периода ее жизни.
- Определить место горбуши в nektonных сообществах эпипелагиали в различных районах дальневосточных морей и северо-западной Пацифики и показать ее роль в функционировании пелагических сообществ.



- Обосновать современный статус основных стад азиатской горбуши в пелагических сообществах и выявить соответствие ее численности экологической емкости Северной Пацифики.

Для достижения этих целей сформулированы следующие задачи:

- ♦ Провести критический анализ многолетней информации, с привлечением больших массивов новой оригинальной информации описать особенности биологии азиатской горбуши на всех этапах морского периода ее жизни с учетом влияния океанологического и гидробиологического фона и его изменчивости.
- ♦ Разработать схемы количественного распределения горбуши для всей акватории дальневосточной экономической зоны России и западной части субарктического фронта с учетом сезонной и межгодовой динамики. С использованием экологических и морфологических подходов дифференцировать миграционные потоки горбуши по биологическому состоянию и крупным регионально-зональным группировкам.
- ♦ Определить тотальную численность и биомассу азиатской горбуши и на этой базе ранжировать районы по ее представленности в структуре эпипелагических нектонных сообществ различных районов.
- ♦ На базе данных о рационе горбуши и его динамике выполнить расчеты потребления ею пищи на разных этапах морского периода жизни и вписать ее в трофическую структуру эпипелагических нектонных сообществ.
- ♦ Для выяснения значения при современном статусе значения фактора плотности в морской экологии горбуши и других лососей провести сопоставление данных о ее росте на разных этапах морского периода жизни с показателями, характеризующими условия нагула (обеспеченность пищей, межвидовая и внутривидовая конкуренция, величина, состав и динамика рационов, численность горбуши, а также других видов лососей и групп нектона, состав, биомасса и динамика макропланктона).

Исходя из результатов решения поставленных задач **на защиту выносятся следующие основные положения:**

- Вопреки широко распространенным представлениям поверхностная температура воды в пределах ее «лососевого диапазона» не является основным фактором, непосредственно обуславливающим границы морского ареала горбуши (и других лососей) и их сезонное положение, при этом не является причиной ее миграций и не определяет их сроки. Географическое распространение и количественное распределение горбуши, а также их сезонная и межгодовая динамика определяются комплексным влиянием ландшафтно-гидрологических и гидробиологических факторов, а характер их воздействия зависит от ее биологического состояния. Горбуша весьма эвритерна, особенно к низким значениям температуры в ее видовом диапазоне. Ее обитание в значительно прогреваемых летом поверхностных водах юж-

ных районов, кроме того, может быть обеспечено пониженной температурой подповерхностных слоев.

- Основная жизненная стратегия горбуши, как экологически пластичного и подвижного неососяного вида, в морской период жизни направлена на освоение ресурсов обширных морских и океанических акваторий. Реализацией этой стратегии являются ее перераспределения в рассредоточенном состоянии и миграции широким фронтом, занимающие по времени преобладающую часть морского периода жизни данного вида.

Основную часть морского периода жизни горбуша (и другие виды лососей) проводит в глубоководных районах, занятых океаническими или сходными с ними по характеристикам водными массами. Таким путем достигается исторически сформировавшаяся разобщенность ее с имеющими высокую численность и биомассу рыбами шельфовых ихтиоценов. На большей части морской области распространения лососей за пределами шельфовых вод они являются одними из основных компонентов нектонных сообществ верхней эпипелагиали.

Кормовые ресурсы лососей в дальневосточных морях и Северной Пацифике находятся на значительно более высоком уровне в сравнении с имеющими широкое распространение взглядами, согласно которым пища лимитирует рост лососей и нормальное функционирование их популяций. Это находится в соответствии с новыми представлениями о более мощном биопродукционном потенциале Северной Пацифики в целом и ресурсами макропланктона и мелкого нектона в частности. В связи с этим только за некоторыми исключениями не получили подтверждения широко распространенные выводы об однофакторной зависимости роста горбуши от численности поколений, а также о взаимном лимитирующем влиянии на базе конкуренции за пищу как между поколениями, так и между планктоноядными видами лососей в целом.

Новые данные о составе и структуре пелагических сообществ, а также об их продукционном потенциале свидетельствуют о более значительной экологической емкости Северной Пацифики для лососей, в частности горбуши. В период последнего многолетнего подъема численности лососей (1980–2000-е гг.) кормовые ресурсы пелагиали не играли резко лимитирующую численность лососей роль, т.е. не отмечалось переполнения субарктической Пацифики лососями. Наблюдавшиеся в 20-м столетии многолетние волны численности лососей в целом хорошо вписываются в глобальную циклику геофизических и климато-океанологических явлений. На этом фоне формирование периодов повышенной и пониженной численности конкретных популяций горбуши и других лососей во многом происходило под влиянием местных, т.е. локальных, условий обитания.

Научная новизна. Внесены существенные коррективы в представления о границах ареала горбуши и факторах, обуславливающих их положение, сезонную и межгодовую динамику.

Впервые с привлечением ГИС-технологий разработаны и составлены карты количественного распределения и определены численность и доля горбуши (и в целом тихоокеанских лососей) в суммарной биомассе нектона эпипелагиали и ее верхних слоев в различных районах в пределах всей дальневосточной экономической зоны России с учетом сезонной и межгодовой изменчивости.

На основе обширных данных по питанию лососей и других видов нектона прослежена динамика величины и состава рационов горбуши, определены объемы потребления ею пищи с учетом региональных, сезонных и межгодовых особенностей, показано место горбуши и других видов лососей в трофической структуре пелагических сообществ в различных районах дальневосточных морей.

Многолетние количественные данные по динамике численности горбуши и других компонентов нектона в эпипелагиали, а также их питание и кормовой базе позволили прийти к заключению о, как правило, хорошей и удовлетворительной обеспеченности пищей лососей по существу на всех этапах морского и океанического периодов их жизни после выхода из прибрежно-эстуарной зоны. Таким образом, судя по параметрам, характеризующим напряженность пищевых отношений, условия роста и в целом экологическую емкость дальневосточных морей и Северной Пацифики для лососей, в течение всего периода последней волны их численности (1980-е — начало 2000-х гг.) фактор плотности в морской период жизни не имел решающего значения в эффективности воспроизводства и формировании их численности. Эти и другие данные не подтверждают многочисленные высказывания о переполнении пелагиали лососями, а также о кризисных явлениях, происходящих с середины 1990-х гг. в макроэкосистемах дальневосточных морей и Северной Пацифики.

Прикладные следствия. В процессе исследований обозначились и затем получили развитие и практическое применение два направления: а) тотальные учеты численности и дифференциация молоди горбуши в осенние месяцы в местах совместного обитания ее различных стад по структуре чешуи и другим признакам; б) тотальные учеты численности половозрелой горбуши и выделение ее миграционных преданадромных потоков к основным районам воспроизводства по экологическим (ГСИ, соотношение полов, размерная структура) и морфологическим (структура чешуи, морфометрия) признакам.

Данные о структуре миграционных потоков горбуши при летних макросъемках оперативно использовались при выработке решений для ориентации промысла и корректировки квот вылова, данные о численности молоди

горбуши и структуре ее скоплений в осенний период — при обосновании квот вылова горбуши на путину следующего года (Шунтов, 1995, 1996; Шунтов и др., 1999, 2000; Темных, 2001а, б; Темных и др., 2002а; Шунтов, Темных, 2003, 2004). Сформулированные на этой базе представления о масштабах и характере подходов горбуши в очередную предстоящую путину в целом соответствовали результатам путин по их завершении.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы (помимо ежегодных отчетных сессий Ученого совета ТИНРО-Центра и НТО «ТИНРО» в период 1994-2003 гг.) докладывались или представлялись на следующих симпозиумах и конференциях: «Вид и его продуктивность в ареале» (Свердловск, 1984); Первый Конгресс ихтиологов России (Астрахань, 1997); II, III, IV и X конференции PICES (Сиэтл, США, 1993; Немуро, Япония, 1994; Циндао, Китай, 1995; Виктория, Канада, 2001), — а также на рабочем совещании PICES по Охотскому морю и прилегающим водам (Владивосток, 1995); Втором и Четвертом Всемирном Конгрессах по рыболовству (Брисбен, Австралия, 1996; Ванкувер, Канада, 2004); Международной конференции «Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход» (Владивосток, 2003); Международном симпозиуме NPAFC (Джуно, США, 1999); Рабочих совещаниях NPAFC (Ванкувер, Канада, 1998; Саппоро, Япония, 2004).

Публикации: по теме диссертации опубликовано 60 работ (в том числе 3 монографии в соавторстве).

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 466 страницах и состоит из введения, 9 глав текста, выводов и списка цитированной литературы, включающего 466 наименований, из них 95 работ — на иностранных языках. Работа иллюстрирована 137 таблицами, 169 рисунками.

Благодарности. Представленная работа не была бы возможной без помощи и поддержки моих коллег и друзей. Прежде всего благодарю всех сотрудников ТИНРО-Центра, и особенно коллег из лабораторий прикладной биоценологии и планктона дальневосточных морей, принимавших участие в сборе и предварительной обработке материалов непосредственно в комплексных экспедициях в 1980–2000-е гг. Выражаю благодарность сотрудникам КамчатНИРО, СахНИРО, МагаданНИРО, Хабаровского филиала ТИНРО-Центра, предоставившим мне сборы чешуи горбуши из основных районов размножения.

Мои особые слова благодарности высказываю д.б.н., профессору В.П. Шунтову — основателю экосистемного направления изучения биологических ресурсов дальневосточных морей России, придавшему в начале 1990-х гг. новый импульс изучению морского периода жизни лососей. Его постоянное внимание и консультативная помощь внесли неоценимый вклад в развитие моих исследований, особенно на завершающем этапе написания данной работы.

Научная новизна. Внесены существенные коррективы в представления о границах ареала горбуши и факторах, обуславливающих их положение, сезонную и межгодовую динамику.

Впервые с привлечением ГИС-технологий разработаны и составлены карты количественного распределения и определены численность и доля горбуши (и в целом тихоокеанских лососей) в суммарной биомассе нектона эпипелагиали и ее верхних слоев в различных районах в пределах всей дальневосточной экономической зоны России с учетом сезонной и межгодовой изменчивости.

На основе обширных данных по питанию лососей и других видов нектона прослежена динамика величины и состава рационов горбуши, определены объемы потребления ею пищи с учетом региональных, сезонных и межгодовых особенностей, показано место горбуши и других видов лососей в трофической структуре пелагических сообществ в различных районах дальневосточных морей.

Многолетние количественные данные по динамике численности горбуши и других компонентов нектона в эпипелагиали, а также их питанию и кормовой базе позволили прийти к заключению о, как правило, хорошей и удовлетворительной обеспеченности пищей лососей по существу на всех этапах морского и океанического периодов их жизни после выхода из прибрежно-эстуарной зоны. Таким образом, судя по параметрам, характеризующим напряженность пищевых отношений, условия роста и в целом экологическую емкость дальневосточных морей и Северной Пацифики для лососей, в течение всего периода последней волны их численности (1980-е — начало 2000-х гг.) фактор плотности в морской период жизни не имел решающего значения в эффективности воспроизводства и формировании их численности. Эти и другие данные не подтверждают многочисленные высказывания о переполнении пелагиали лососями, а также о кризисных явлениях, происходящих с середины 1990-х гг. в макроэкосистемах дальневосточных морей и Северной Пацифики.

Прикладные следствия. В процессе исследований обозначились и затем получили развитие и практическое применение два направления: а) тотальные учеты численности и дифференциация молоди горбуши в осенние месяцы в местах совместного обитания ее различных стад по структуре чешуи и другим признакам; б) тотальные учеты численности половозрелой горбуши и выделение ее миграционных преданадромных потоков к основным районам воспроизводства по экологическим (ГСИ, соотношение полов, размерная структура) и морфологическим (структура чешуи, морфометрия) признакам.

Данные о структуре миграционных потоков горбуши при летних макросъемках оперативно использовались при выработке решений для ориентации промысла и корректировки квот вылова, данные о численности молоди

горбуши и структуре ее скоплений в осенний период — при обосновании квот вылова горбуши на путину следующего года (Шунтов, 1995, 1996; Шунтов и др., 1999, 2000; Темных, 2001а, б; Темных и др., 2002а; Шунтов, Темных, 2003, 2004). Сформулированные на этой базе представления о масштабах и характере подходов горбуши в очередную предстоящую путину в целом соответствовали результатам путин по их завершении.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы (помимо ежегодных отчетных сессий Ученого совета ТИНРО-Центра и НТО «ТИНРО» в период 1994-2003 гг.) докладывались или представлялись на следующих симпозиумах и конференциях: «Вид и его продуктивность в ареале» (Свердловск, 1984); Первый Конгресс ихтиологов России (Астрахань, 1997); II, III, IV и X конференции PICES (Сиэтл, США, 1993; Немуро, Япония, 1994; Циндао, Китай, 1995; Виктория, Канада, 2001), — а также на рабочем совещании PICES по Охотскому морю и прилегающим водам (Владивосток, 1995); Втором и Четвертом Всемирном Конгрессах по рыболовству (Брисбен, Австралия, 1996; Ванкувер, Канада, 2004); Международной конференции «Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход» (Владивосток, 2003); Международном симпозиуме NPAFC (Джуно, США, 1999); Рабочих совещаниях NPAFC (Ванкувер, Канада, 1998; Саппоро, Япония, 2004).

Публикации: по теме диссертации опубликовано 60 работ (в том числе 3 монографии в соавторстве).

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 466 страницах и состоит из введения, 9 глав текста, выводов и списка цитированной литературы, включающего 466 наименований, из них 95 работ — на иностранных языках. Работа иллюстрирована 137 таблицами, 169 рисунками.

Благодарности. Представленная работа не была бы возможной без помощи и поддержки моих коллег и друзей. Прежде всего благодарю всех сотрудников ТИНРО-Центра, и особенно коллег из лабораторий прикладной биоценологии и планктона дальневосточных морей, принимавших участие в сборе и предварительной обработке материалов непосредственно в комплексных экспедициях в 1980–2000-е гг. Выражаю благодарность сотрудникам КамчатНИРО, СахНИРО, МагаданНИРО, Хабаровского филиала ТИНРО-Центра, предоставившим мне сборы чешуи горбуши из основных районов размножения.

Мои особые слова благодарности высказываю д.б.н., профессору В.П. Шунтову — основателю экосистемного направления изучения биологических ресурсов дальневосточных морей России, придавшему в начале 1990-х гг. новый импульс изучению морского периода жизни лососей. Его постоянное внимание и консультативная помощь внесли неоценимый вклад в развитие моих исследований, особенно на завершающем этапе написания данной работы.

Глава 1. Материалы и методика

Методика проведения траловых съемок и анализ уловов нектона.

Настоящая работа основана на данных, полученных во время комплексных экспедиционных исследований ТИНРО-Центра в пелагиали Охотского, Берингова и Японского морей, а также сопредельных океанических вод Курильских островов, восточной Камчатки и открытых вод северо-западной части Тихого океана в период с 1984 по 2004 г. Эти исследования проводились в рамках тематического плана ТИНРО-Центра (раздел «Экосистемное изучение биологических ресурсов дальневосточных морей»). Более 40 экспедиций имели «лососевую» направленность, т.е. представляли серию съемок верхней эпипелагиали дальневосточных морей. Во всех экспедициях выполнялись стандартные синхронные траловые, планктонные, гидрологические и гидрохимические съемки, данные которых обрабатывались с использованием как широко известных, так и разработанных в процессе исследований методик, в том числе экспресс-методик.

Обобщение всей информации по нектону, планктону и питанию рыб и кальмаров проводилось по стандартным биостатистическим районам, обобщенным и принятым на начальных этапах экосистемных исследований ТИНРО-Центра (Шунтов, 1986; Шунтов и др., 1993а). Количественные данные по лососям и их нектонному окружению в верхней (0–50 м) и эпипелагиали в целом (0–200 м) до 1999 г. собирались разноглубинным тралами РТ/ТМ-108/528 и РТ/ТМ-119/450, а с 2000 г. – РТ/ТМ-80/396 с мелкоячейной (10 мм) вставкой в его кутцовой части. «Лососевые траления» продолжительностью 1 ч осуществлялись при положении распорного щитка на поверхности (в редких случаях в дневное время в слое 0–25 м) при скорости тралений 4,5–5,0 уз. Таким образом облавливался слой до глубины 50–70 м. Траловые уловы обрабатывались по принятым в комплексных экспедициях ТИНРО-Центра методикам с определением численности и биомассы каждого вида нектона и медуз. Биомасса и численность рассчитывались площадным методом (Аксютин, 1968; Волвенко, 1998, 2003).

При расчетах численности и биомасс использовались принятые в биоценологических исследованиях ТИНРО-Центра коэффициенты уловистости трала: мелкие мезопелагические рыбы, кальмары, сайра, японский анчоус, сеголетки минтая и сельди – 0,1; сеголетки терпуга – 0,2; лососи крупнее 30 см – 0,3; молодь лососей до 30 см длиной, минтай, сельдь, дальневосточная сардина, взрослый терпуг – 0,4; лососевая акула – 0,5 (Шунтов и др., 1993а).

В каждом траловом улове производилось определение всех видов нектона и выполнялись полные биологические анализы (ПБА) массовых видов. В общей сложности за период исследований биологическому анализу подвергнуто 63400 экз. горбуши, а на массовый промер взято 118500 экз.

Морфометрический анализ. Параллельно со сбором биологической и экологической информации, в 1992–1996 гг. в комплексных экспедициях ТИНРО-Центра выполнялся сбор морфометрических данных половозрелой горбуши в районах основных скоплений в период ее преданадромных миграций. Общий объем собранного материала составил 3780 экз. Модифицированная схема морфометрических промеров горбуши и методологические подходы при анализе морфометрических данных заимствованы у М.К.Глубоковского (1990, 1995). Схема промеров включала 20 пластических признаков.

Для нивелирования аллометрической изменчивости признаков, возникающей при росте и развитии брачного наряда горбуши, рассчитывали индексы данных признаков по формуле (Ihssen et al., 1981; Beachem, 1985; Глубоковский, 1990, 1995; Згуровский и др., 1992; Карпенко, 1995; Темных, 1994, 1997):

$$M_c = M_o(AC/AC_o)^b,$$

где M_o – непреобразованный индекс, AC – средняя длина особей в выборке, AC_o – длина особи, b – коэффициент аллометрии, рассчитанный из соотношения $M_o = a(AC_o)^b$.

С учетом половой изменчивости признаков значения коэффициентов рассчитывали отдельно для самок и самцов.

Анализ склеритогрaмм. Чешуя использовалась для изучения особенностей роста и дифференциации региональных группировок горбуши в районах совместного обитания. Кроме больших массивов сборов чешуи в морских экспедициях, были обработаны также пробы из речных уловов в основных районах воспроизводства. Общий объем проанализированного материала составил около 16 тыс. препаратов.

Препараты чешуи анализировали на компьютеризированной электронно-оптической системе анализа изображений (Optical Pattern Recognition System (OPRS), BioSonics, Inc., Seattle, WA). Идентификация региональных группировок горбуши в смешанных морских скоплениях проводилась с использованием метода склеритогрaмм. Данная методика была разработана и использована нами при исследовании популяционной структуры минтая (Темных, 1984, 1989, 1991; Шунтов и др., 1993а). Одним из существенных методических приемов при сравнительном анализе склеритогрaмм первой годовой зоны (ПГЗ) на чешуе горбуши различных районов явилась их нормировка, позволяющая нивелировать изменчивость размеров чешуи (Темных, 1989, 1997, 1998). В результате нормировки описание каждой склеритогрaммы вне зависимости от радиуса исследуемой зоны на чешуе и числа склеритов в ней сводилось к последовательности 20 точек ($A_1, A_2, \dots, A_{20}$), описывающих конфигурацию кривой. Полученные таким образом обобщенные нормированные кривые явились исходными данными для последующей статистической обработки.

Дифференциацию горбуши в соответствии с ее морфологическими особенностями и особенностями строения чешуи в смешанных скоплениях в период преданадромных и посткатадромных миграций проводили с использованием многомерных статистических методов (Афифи, Эйзен, 1982; Статистические методы..., 1986). Классификацию выборок по комплексу 20 морфометрических признаков и 22 признаков склеритограммы ПГЗ осуществляли с помощью кластер-анализа. В качестве меры различий между выборками использовали Евклидово расстояние. Дендрограммы построены методом средней связи. Идентификация горбуши региональных стад в смешанных морских скоплениях по морфометрическим и чешуйным признакам производилась на базе пошагового дискриминантного анализа с использованием пакетов статистических программ BMDP, SYSTAT, STATISTICA.

Методика гидробиологических исследований. При сборе и обработке проб планктона также применяли стандартные для экспедиций ТИНРО-Центра методики (Волков, 1996). Планктон облавливали сетью Джели (площадь устья 0,1 м², капроновое сито с ячейей 0,168 мм). Биомассу определяли с использованием волюмометра. При расчетах биомассы планктона принимали дифференцированные коэффициенты уловистости (Волков, 1996; Шунтов и др., 1993а): для мелкой фракции (менее 1,5 мм) — 1,5; средней (1,5–3,5 мм) — 2,0; крупной (более 3,5 мм): для эвфаузиид и хетогнат длиной тела менее 10 мм — 2,0, 10–20 мм — 5,0, крупнее 20 мм — 10,0; для гипериид длиной до 5 мм — 1,5; 5–10 мм — 3,0; крупнее 10 мм — 5,0; для копепод длиной до 5 мм — 2,0, крупнее 5 мм — 3,0.

Трофологические исследования проводились по стандартной методике, принятой в ТИНРО-Центре и неоднократно уже изложенной во многих публикациях (Горбатенко, Чучукало, 1989; Волков, 1996; Дулепова, 2002). Пробы на питание массовых видов нектона отбирали из трала по 20–25 экз. каждой размерной группы у исследуемых видов рыб. Желудки обрабатывали сразу же после вскрытия. Содержимое желудков взвешивали, определили массу каждого пищевого компонента, степень переваренности отдельных компонентов в пищевом комке. Индекс наполнения желудков (ИНЖ, ‰) рассчитывали как отношение массы пищи, содержащейся в одном желудке, к массе тела рыбы (с вычетом массы пищевого комка), умноженное на 10000. Суточные пищевые рационы были определены по методикам Ю.Г.Юровицкого (1962), А.В.Коган (1963), модифицированным В.И.Чучукало (1996).

Огромные массивы информации, полученные гидробиологами по составу и величине рационов, применялись в настоящей работе для расчетов объемов потребления пищи горбушей и степени выедания ею кормовых объектов. При этом использовались тотальные оценки численности как горбуши и сопутствующих видов нектона, так и потребляемых ею объектов.

Глава 2. Общая характеристика среды обитания горбуши в морской период жизни

В настоящей главе рассмотрена общая характеристика среды обитания горбуши в морской период жизни. По литературным данным приводится описание основных черт циркуляции вод в субарктической Пацифике, включая дальневосточные моря, структуры водных масс, термического режима, а также межгодовой и сезонной динамики этих характеристик. С позиций новой информации об экологии горбуши (более значительные эвритермность и диапазон вертикальных миграций) особый интерес представляет приводимая информация о потенциальной области распространения горбуши, включающая помимо акваторий, ограниченных изотермами оптимальных поверхностных температур обитания, области с «лососевыми температурами» в подповерхностных слоях, где горбуша (и другие лососи) также может встречаться. Это особенно важно для ситуаций с неблагоприятными условиями на поверхности, а именно: при сильном охлаждении вод зимой и, напротив, прогреве летом. Помимо гидрологических условий обитания горбуши приводятся данные исследований ТИНРО-Центра по продукционным характеристикам дальневосточных морей и прилегающих тихоокеанских вод, свидетельствующие о более высоком, чем это считают многие иностранные и некоторые российские исследователи, продукционном потенциале (и кормовой базе лососей) дальневосточных морей и вод западной части Северной Пацифики, являющихся основным районом морского нагула азиатской горбуши.

Глава 3. Ареал горбуши

В настоящей главе на основании ревизии литературных данных и новой информации, полученной в ходе исследований, приводится уточнение границ ареала горбуши, указанных в последних сводных работах (Takagi et al., 1981; Heard, 1991). По данным И.А.Черешнева с соавторами (2001, 2002), горбуша более многочисленна, чем считалось ранее, в некоторых реках Чукотки. Присутствие горбуши в крайних отдаленных арктических частях ареала (в частности, к западу от Чаунской губы) носит эпизодический характер.

Согласно наиболее распространенным взглядам, границы ареала горбуши, как зонального вида рыб, в морской период ее жизни определяются оптимальными для данного вида температурами — 3–17 °C (Manzer et al., 1965; Бирман, 1967, 1985; Takagi et al., 1981; Pearcy, 1992). Обширная информация комплексных съемок ТИНРО-Центра не дает оснований для столь однозначной оценки приоритетности влияния поверхностной температуры на распределение лососей в море в силу следующих фактов:

А) западную часть Берингова и северные части Охотского и Японского морей молодь горбуши покидает, когда поверхностная температура находится еще в пределах оптимальных значений (Шунтов, 1989а, б);

Б) неоспоримы многочисленные данные о зимнем обитании горбуши в Охотском море при отрицательных значениях температуры (Радченко и др., 1991; Шунтов, 1994);

В) установлено зимнее обитание горбуши в северной части Японского моря, где по прежним представлениям граница распространения в это время проходит в районе 40° с.ш.

Новая информация позволяет внести коррективы в известные схемы морского ареала горбуши в зимний период (северная граница морского распространения горбуши сдвигается на несколько сотен километров севернее) и сделать заключение, касающееся «экологического профиля» данного вида, о том, что горбуша более эвритермна, чем это представлялось ранее. Поверхностная температура воды, считающаяся главным фактором, определяющим распространение, причины и сроки сезонных миграций горбуши, может рассматриваться, на наш взгляд, только как косвенный показатель комплекса ландшафтно-гидрологических условий, определяющих контуры границ ее распространения в Северной Пацифике. Требуемый для обитания горбуши, как и для других видов лососей, комплекс условий отражает их адаптации к определенным биотопам и ландшафтам. Биотопом тихоокеанских лососей за пределами прибрежных вод являются различные модификации субарктических водных масс и субарктического фронта в эпипелагиали, а ландшафтом – Субарктический северо-тихоокеанский макрокруговорот с пограничной с Субтропическим круговоротом с юга зоной смешения вод и зоной трансформированных вод над нижней половиной шельфа и свалом глубин со стороны берегов. Границы биотопов и ландшафта подвержены сезонным и межгодовым изменениям, что и определяет контуры областей распространения лососей.

Миграциям горбуши (как и других видов лососей) через области, выходящие за пределы оптимальных условий обитания, способствует их экологическая пластичность. В частности, в конце лета при максимальном прогреве вод, когда многочисленная молодь горбуши отходит в открытые воды, она активно мигрирует в более холодные воды на север. При анадромных миграциях через южнобореальные районы, где в конце лета и начале осени наблюдаются самые высокие температуры в пределах ее ареала, горбуша имеет возможность избежать неблагоприятных термических условий, погружаясь в более глубокие слои.

Глава 4. Пресноводный и раннеморской периоды жизни горбуши

В данной главе проанализирована и систематизирована обширная литературная информация по пресноводному периоду жизни азиатской горбуши. Приведена характеристика ее нерестовых биотопов, особенностей нерестового хода, сроков размножения, ската молоди и особенностей раннеморского периода ее жизни в основных районах воспроизводства. Составлены генерализованные схемы сроков нерестовых подходов горбуши (рис. 1) и

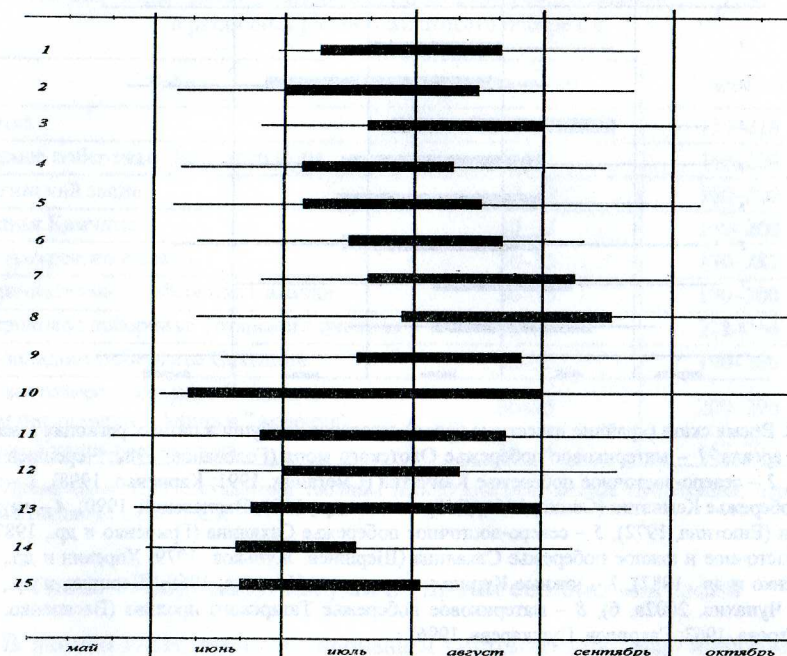


Рис. 1. Сроки нерестовых подходов горбуши к берегам в различных районах дальневосточных морей. Толстой линией выделено время основного хода: 1 – чукотско-анадырский район (Черешнев, 1981; Черешнев, Агапов, 1992; Черешнев и др., 2001, 2002), 2 – карагинско-олиторский район (Семко, 1939; Кагановский, 1949; Бирман, 1985), 3 – юго-восточное побережье Камчатки (Бирман, 1985), 4 – материковое побережье Охотского моря (Кагановский, 1949; Голованов, 1982; Ионов, 1987; Марченко, 1999, 2001; Марченко, Голованов, 2001; Черешнев и др., 2002), 5 – западная Камчатка (Кузнецов, 1928; Семко, 1939; Правдин, 1940; Кагановский, 1949; Кузичин и др., 2000), 6 – северные Курильские острова (Кагановский, 1949; Гриценко, 2000), 7 – о. Уруп (Гришин и др., 2000), 8 – о. Итуруп (Иванков, 1968; Чупахин, 1973, 1975; Каев, Чупахин, 2002а), 9 – северо-восточное побережье Сахалина (Двинин, 1952; Гриценко и др., 1987), 10 – зал. Терпения (Двинин, 1952; Гриценко и др., 1987; Никифоров и др., 1997), 11 – зал. Анива (Двинин, 1952; Ефанов, Хоревин, 1978; Гриценко и др., 1987), 12 – северо-западное побережье Сахалина (Двинин, 1952; Гриценко и др., 1987), 13 – юго-западное побережье Сахалина (Двинин, 1952; Гриценко и др., 1987), 14 – Амурский бассейн (Кузнецов, 1928; Кагановский, 1949; Енютина, 1972), 15 – материковое побережье Татарского пролива (Миловидова-Дубровская, 1937; Кагановский, 1949; Пушкарева, 1975а, 1981; Гаврилов, Пушкарева, 1996)

ската молоди (рис. 2) с выделением основных периодов с учетом широтных и региональных особенностей. Отрицаются однофакторные зависимости нерестового хода и ската молоди от температуры, синоптических условий, уровня вод, паводков и других факторов. На характер нерестового хода кроме общей климато-гидрологической ситуации и развития фенологических явлений накладывают отпечаток и факторы биотической природы, в том числе связанные с условиями нагула в море.

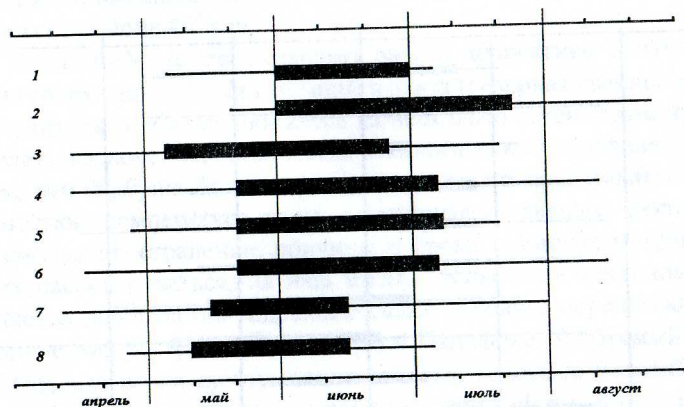


Рис. 2. Время ската (крайние известные сроки) сеголеток горбуши в разных регионах азиатской части ареала: 1 – материковое побережье Охотского моря (Голованов, 1982; Черешнев и др., 2002), 2 – северо-восточное побережье Камчатки (Сметанин, 1991; Карпенко, 1998), 3 – западное побережье Камчатки (Семко, 1954; Добрынина и др., 1988; Варнавский, 1990), 4 – амурский регион (Енютина, 1972), 5 – северо-восточное побережье Сахалина (Гриценко и др., 1987), 6 – юго-восточное и южное побережье Сахалина (Шершнев, Жульков, 1979; Хоревин и др., 1981; Гриценко и др., 1987), 7 – южные Курильские острова (Иванков, 1968; Шершнев и др., 1982; Касев, Чупахин, 2002а, б), 8 – материковое побережье Татарского пролива (Василенко, 1959; Пушкарева, 1967; Гаврилов, Пушкарева, 1996)

Рассредоточение молоди горбуши из прибрежья в открытые воды происходит в среднем при длине особей 8,0–9,5 см. Более детально этот процесс прослежен в южной части Охотского моря, куда попадает молодь наиболее сложно структурированных стад. В июле в неритической зоне большая часть молоди имеет длину 3,7–7,5 см, а в глубоководной котловине моря – 8–17 см. Смена биотопов (пресноводные—полуморские—морские—океанические) сопровождается сменой морфофизиологических, экологических и поведенческих характеристик и адаптаций (косвенным показателем в данном случае является и размер молоди), которые в сумме и формируют определенный экологический тип (жизненную форму). Пройдя все этапы перехода к океаническому типу, горбуша в неритической зоне в норме появляется только через год во время миграций на нерест.

Данные по срокам нерестовых подходов горбуши и ската молоди, а также по биологическим характеристикам покатников горбуши в различных районах размножения (табл. 1) в последующих главах работы рассматриваются как отправные при анализе продолжительности и сроков морских миграций молоди и половозрелых особей горбуши в отдельных регионах и при анализе ее роста.

Таблица 1

Наиболее характерные диапазоны средних размеров покатников горбуши в различных районах азиатского побережья

Район	Длина, мм	Масса, мг
Чукотка	30–32	134–218
Северное побережье Охотского моря	30–32	140–204
Карагинский залив	30–33	160–200
Западная Камчатка	30–32	160–200
Реки Амурского лимана	30–35	190–287
Северо-восточное побережье Сахалина	30–35	190–300
Материковое побережье Татарского пролива	33–35	228–264
Юго-западное побережье Сахалина	32–35	190–260
Юго-восточное побережье Сахалина (в том числе заливы Анива и Терпения)	30–35	200–290
Южные Курильские острова	32–34	167–272

Примечание. При составлении таблицы использовались данные публикаций, перечисленных в подписях к рис. 1 и 2.

Глава 5. Биология горбуши во время осенних миграций

В данной главе проанализирована и систематизирована информация летне-осенних траловых съемок ТИНРО-Центра, существенно уточняющая существующие представления о посткатадромных миграциях горбуши в дальневосточных морях.

На базе 20-летних данных траловых съемок ежемесячно (июль—декабрь) прослежена картина перераспределения сеголеток горбуши в Охотском море от момента откочевки их из прибрежной зоны до выхода в открытые воды северо-западной части Тихого океана. В летний период от материкового побережья Охотского моря основным направлением рассредоточения сеголеток является южное, в западнокамчатском и сахалино-курильском районах весьма четко выражено распространение молоди и в северном направлении.

Начало массовых миграций горбуши из Охотского моря в океан приходится на ноябрь. Во всех случаях, когда удавалось проследить выход молоди в океан, в авангарде отходящей в океан горбуши преобладала молодь с мень-

шими размерами (возможно, представители популяций Камчатки и материкового побережья моря). Выход сеголеток в океан происходит главным образом через глубоководные проливы средней части Курильской гряды. Таким образом, многочисленные съемки ТИНРО-Центра не подтверждают массовые миграции молоди горбуши через прол. Екатерины и через северокурильские проливы, что следует из схем Такаги с соавторами (Takagi et al., 1981).

Плотность концентраций горбуши в зимний период на юге моря сопоставима с таковой для осени (рис. 3). Факты обнаружения больших концентраций молоди горбуши на юге моря в зимний период, вплоть до ранней весны (Радченко и др., 1991; Шунтов, 1994), принципиально изменили прежние представления о зимнем ареале горбуши, в который ранее Охотское море не включалось (Takagi et al., 1981; Бирман, 1985; Heard, 1991). Но возможно, что обилие молоди в разгар зимы может быть свойственно только определенным периодам лет с характерной океанологической и гидробиологической обстановкой.

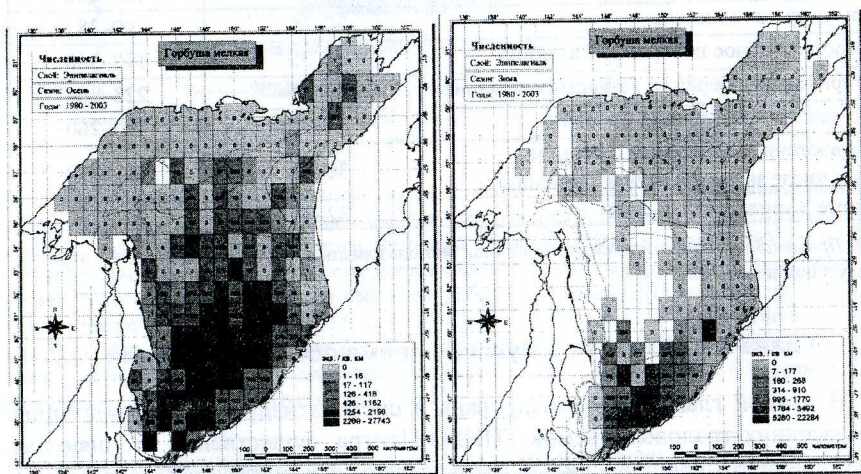


Рис. 3. Пространственное распределение сеголеток горбуши в эпипелагиали Охотского моря в осенний и зимний периоды (Атлас количественного распределения nekтона в Охотском море, 2003)

Выявлены особенности пространственной размерной структуры молоди охотоморской горбуши в линиях четных и нечетных лет. В 1990-е гг. в нечетные годы учетов, когда в Охотском море была высокая численность молоди горбуши западнокамчатских и сахалино-южнокурильских стад, в водах, прилегающих к северокурильским островам и юго-западному побережью Камчатки, сеголетки в целом были мельче (Темных, 1998; Ерохин, 2002а, б; Темных и др., 2002б; Шунтов, Темных, 2003), что связано с преоб-

ладанием здесь более мелких особей западнокамчатских стад. Как показали результаты идентификации по склеритограммам чешуи горбуши северных (североохотоморско-западнокамчатских) и южных (сахалино-курильских) группировок в скоплениях молоди в этот период, в выборках, расположенных в тихоокеанских водах и в восточном районе съемок, доминировала горбуша с «камчатско-североохотоморским» типом строения чешуи (72–88 % численности выборок) (Темных, 1998).

Анализ межгодовой изменчивости средних размеров сеголеток в Охотском море показал, что горбуша нечетных поколений (четные годы учетов) в целом крупнее. Это может быть связано как с преобладанием в Охотском море в четные годы учетов сахалинских и южнокурильских стад, представители которых характеризуются более крупными размерами, так и с общей численностью горбуши в море. Сравнение размеров горбуши и количественных данных по ее кормовой обеспеченности какой-либо четкой зависимости между ними не обнаруживает.

В западноберинговоморском районе в начале морского периода жизни (сентябрь) сеголетки горбуши частично также мигрируют на север. Миграции в океан происходят на 1–2 мес раньше, чем в охотоморском регионе. По сравнению с Охотским морем, горбуша не задерживается в глубоководных водах западной части Берингова моря до зимы, несмотря на более благоприятные здесь гидрологические условия. Одной из возможных причин быстрого отхода горбуши из Берингова моря в открытые воды океана, по всей видимости, могут быть не столь благоприятные по сравнению с Охотским морем условия нагула. В западной части Берингова моря в целом биомасса планктона на единицу площади ниже по сравнению с Охотским морем в 1,2–1,5 раза (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). Высокочисленные поколения нечетных лет заметно меньше по размерам низкочисленных четных поколений. Но четкой связи размеров с конкретным уровнем численности среди высокочисленных поколений не просматривается. Не обнаружена зависимость средних размеров горбуши с количественными данными по ее кормовой обеспеченности в западной части Берингова моря.

Для япономорской горбуши впервые детально прослежены осенние миграции сеголеток к районам зимнего обитания в пределах российской экономической зоны. Несмотря на массовый характер осенних миграций сеголеток на юг, горбуша япономорских стад частично может оставаться на зимовках в южной части Татарского пролива. В январе–марте горбуша была зафиксирована в придонных горизонтах на краю шельфа и верхней части свала глубин у юго-западного побережья Сахалина, а также в российских водах банки Кита-Ямато. Приведенные данные существенно меняют прежние представления о зимнем распространении горбуши в Японском море, согласно которым считалось, что ее зимовки находятся в его южной части между 40 и 36° с.ш.

Глава 6. Биология горбуши в зимне-весенний период

Обобщение результатов экспедиций ТИНРО-Центра в зоне субарктического фронта в период с февраля по май 1986–1991 гг. позволило детализировать некоторые особенности морского периода жизни горбуши азиатских стад в зимний период и период начала миграций к районам воспроизводства. Большая часть станций и тралений в российских экспедициях в зимне-весенний период выполнялась в двух обширных районах зоны субарктического фронта: А — 39–45° с.ш. 152–172° в.д. и Б — 39°30'–46° с.ш. 174° в.д.–170° з.д. Судя по данным мечения (Ogura, 1994; Атлас распространения в море..., 2002), а также по данным результатов исследований особенностей строения чешуи в период ее зимнего обитания в СЗТО (Рослый, 2002), в районе А встречаются все охотоморские группировки горбуши. Район Б является основным местом зимовок западноберингоморских и восточнокамчатских стад.

Основные концентрации горбуши в зимний период в океане, как и отмечалось в большинстве публикаций по океаническому периоду жизни (Manzer et al., 1965; Бирман, 1967, 1985; Takagi et al., 1981; Heard, 1991), были приурочены к фронтальной зоне. Однако плотность концентраций и численность горбуши в западном районе съемок была в целом гораздо выше, чем восточнее — в районе Б. В связи с этим вывод И.Б.Бирмана (1985) о том, что районы к западу от 170–175° в.д. для зимовок горбуши имеют второстепенное значение в силу высокоградиентности температурных полей и минимальной ширины зоны субарктического фронта в этом районе, неточен.

Не нашли подтверждения и широко распространенные взгляды об основополагающем влиянии узкого диапазона поверхностной температуры (4–10 °С) на северные и южные границы распространения горбуши в зимний период (Бирман, 1967, 1985; Ерохин, 1990; Welch et al., 1994, 1998; Nakoyama, Sakamoto, 1995; Карпенко, 1998; Ueno et al., 1999; Ishida et al., 2000; Nagasawa, 2000). В разные годы районы основных скоплений молоди горбуши различались относительно положения изотерм поверхностных температур, при этом в нечетные годы горбуша в целом держалась при более низких температурах, чем в четные. Однако, по данным экспедиций ТИНРО-Центра, границы южного и северного распространения охватывали более широкий диапазон поверхностных температур в зоне фронта — 0,5–11,0 °С. Более того, горбуша в зимний период в большом количестве встречается даже в Охотском море при температуре, достигающей отрицательных значений.

Ошибочны, на наш взгляд, и выводы о плохой обеспеченности лососей пищей в океане зимой и слабом их питании (Nagasawa, 2000). По данным съемок ТИНРО-Центра, средние биомассы планктона зимой находились на уровне, характерном для умеренных вод дальневосточных морей (нескольких сотен

миллиграммов на 1 м³) (Шунтов, 2001), т.е. многократно выше, чем это отмечается в ряде публикаций (Mackas, Frost, 1993; Цейтлин и др., 1994; Taguchi, 1995; Mackas, Tsuda, 1999). Отсутствие зависимости количественного распределения горбуши от распределения биомасс планктона, а также ее высокие суточные рационы — 5–10 % (Тутубалин, Чучукало, 1992) — могут рассматриваться как факты хорошей обеспеченности пищей в зимний период.

В начале весны происходит перераспределение горбуши из районов ее зимнего обитания в направлении районов ее воспроизводства. Уже в начале весны в местах зимнего обитания в зоне субарктического фронта соотношение полов изменяется в пользу самок. Это однозначно объясняется тем, что в авангардных частях миграционных потоков преобладают самцы. При анадромных миграциях охотоморских и берингоморских стад горбуши присутствуют компоненты «север—юг» и «запад—восток». Время начала весенних миграций горбуши совпадает с перестройкой эндогенных процессов в организме. В это время (в апреле) наблюдается некоторое увеличение темпа линейного роста и значительное увеличение темпа роста массы, что происходит в первую очередь за счет белкового и генеративного роста, а также жира накопления.

Биомасса и численность зоопланктона в верхней половине эпипелагиали Северной Пацифики весной увеличиваются в 2–3–4 раза. Несмотря на несомненное улучшение обеспеченности пищей величины рационов горбуши и ее накормленность при этом, как правило, заметно не увеличиваются и сохраняются примерно на зимнем уровне — 7 %. В то же время в весенне-летний период происходит интенсивный рост горбуши, в первую очередь белковый, генеративный и усиливается жира накопление. Отсюда следует вывод о достаточности пищевого рациона, по объему соответствующему зимнему, для обменных процессов и миграций к берегам. Зимнее же потребление пищи, судя по всему, является избыточным, по крайней мере, превышающим поддерживающий уровень. В связи с этим заключения некоторых авторов о «голодных» зимних условиях тем более следует признать несоответствующими действительности.

В общем плане полученная картина о темпе роста горбуши в течение всего онтогенетического цикла соответствует прежним представлениям, согласно которым в конце осени и начале зимы во время выхода молоди в океан происходит снижение темпа линейного и весового роста. Это замедление, однако, не следует считать признаком неблагоприятности зимних условий обитания, как это происходит у многих рыб высоких и умеренных широт (напомним: даже зимой при очень низкой температуре воды задержавшиеся сеголетки горбуши в Охотском море по существу не отличаются по размерам от ушедших в океан). Замедление роста в данном случае является проявлением этапности роста, а именно: проявлением эндогенных ритмов в раз-

витии и смене биологического состояния в связи со сменой физиологических циклов (Швыдкий, Вдовин, 1999).

Глава 7. Биология горбуши в период летних миграций

Весенне-летние миграции горбуши к берегам проходят широким фронтом от Чукотки до Японских островов. Однако в разные годы в зависимости от численности региональных стад и складывающихся фоновых условий могут наблюдаться заметные различия в конкретных сроках и дислокации основных миграционных потоков. Темпоральная эшелонированность миграционных потоков горбуши в дальневосточных морях обусловлена главным образом региональными различиями сроков нерестовых подходов к берегам: массовые подходы горбуши западноберинговоморских и североохотоморских группировок приходятся на июнь–июль, западнокамчатских – на третью декаду июля. Наиболее растянут нерест на Сахалине, что связано с особой сложностью популяционной структуры горбуши в данном регионе: наличие более ранненерестящихся япономорской и летнеохотоморской группировок и горбуши поздненерестящейся охотоморской осенней группировки (Гриценко, 1981; Takagi et al., 1981).

В летний период в соответствии с количественным распределением уловов горбуши просматривается два мощных генеральных направления ее миграций из районов зимнего обитания к местам воспроизводства: в нечетные годы в сахалино-курильский и западно-беринговоморский регионы (Шунтов и др., 1992, 1993б, в, 1995а, б; Шунтов, 1994а, б, 1996; Темных, 1996; Шунтов, Темных, 1996, 1997а, б), в четные – в сахалино-курильский и западнокамчатский (Темных и др., 1994, 1997, 2003; Темных, 1996, 1997; Радченко и др., 1997а, б). Выделенные в соответствии с количественным распределением генеральные направления подходов горбуши к районам размножения просматривались и по изменению соотношения полов (в головных частях миграционных потоков отмечалось доминирование самцов, а в тыльных частях – самок), динамике коэффициентов зрелости самок (тенденция увеличения доли самок с высоким гонадо-соматическим индексом в авангардных частях каждого миграционного потока), изменению размерного состава уловов (увеличение размеров горбуши в направлении север-юг). Экобиологический подход при дифференциации структуры морских группировок горбуши при выполнении крупномасштабных съемок в дальневосточных морях в 1991–2002 гг. позволил получить широкую картину ее сезонных перемещений на больших акваториях открытых вод относительно основных районов ее воспроизводства.

В нечетные годы заход большей части горбуши в Охотское море происходит через проливы средней части Курильских островов (Фриза, Бусоль, Крузенштерна) между 45 и 48° с.ш. В некоторые годы (1991 г.) при

очень высокой численности сахалино-курильских стад усиливаются миграции и через северные проливы. В районе Курильских островов, судя по всему, происходит перераспределение горбуши разных регионов. К Сахалину горбуша проходит через всю южную часть Охотского моря, сначала продвигаясь на северо-запад, а затем спускаясь южнее и огибая обширное мелководье перед зал. Терпения.

Значительная часть западноберинговоморской горбуши из приалеутских океанических вод заходит в глубоководную центральную часть Берингова моря, откуда в дальнейшем через Командорскую котловину мигрирует в Карагинский залив (Шунтов и др., 1992, 1993б, 1995а; Шунтов, 1994а, б; Шунтов, Темных, 1996, 1997а, б).

В четные годы горбуша западнокамчатских стад перед заходом в прибрежную зону и в реки почти не осваивает открытые воды центральной части Охотского моря, а тяготеет к шельфу и зоне свала глубин Камчатки. В связи с пониженным уровнем численности сахалинских стад и, напротив, повышенным уровнем южнокурильских стад более значительные концентрации горбуши как в разгар хода, так и на его завершающей стадии наблюдаются в южной части моря, сопредельной с южными Курильскими островами. Как и в нечетные годы, просматривается наряду с западным северо-западное направление миграций (Темных и др., 1994, 1997; Темных, 1996, 1997; Радченко и др., 1997а, б).

Согласно результатам исследований, выполненных в дрейтерных (Семенченко и др., 1997а, б; Поздняков и др., 1998; Назаров и др., 1999, 2000; Ohkuma et al., 2000; Дударев и др., 2001; Дударев, Горяинов, 2002) и траловых съемках, весенне-летние миграции горбуши в Японском море происходят широким фронтом, однако основная масса ее все же тяготеет к глубоководным районам (за исключением периода завершающей стадии северных миграций, когда она подходит к берегам).

Результаты пространственной морфологической (включая особенности строения чешуи) дифференциации горбуши в период преданадромных миграций в общих чертах соотносятся с выводами о направлениях, особенностях и тенденциях перераспределения различных группировок, полученные при анализе биологических и экологических показателей во время подходов рассматриваемого вида к азиатским берегам (Темных и др., 1994, 1997; Темных, 1996, 1997; Шунтов, Темных, 1996, 1997а, б).

Согласно результатам кластер-анализа векторов средних значений 22 признаков склеритограммы первой годовой зоны на чешуе (рис. 4), в период анадромных миграций выборки горбуши сахалино-курильского и западнокамчатского миграционных потоков образуют обособленные кластеры. Характерной особенностью чешуи горбуши сахалино-курильского региона является наличие эстуарного кольца (локальный минимум на склеритограм-

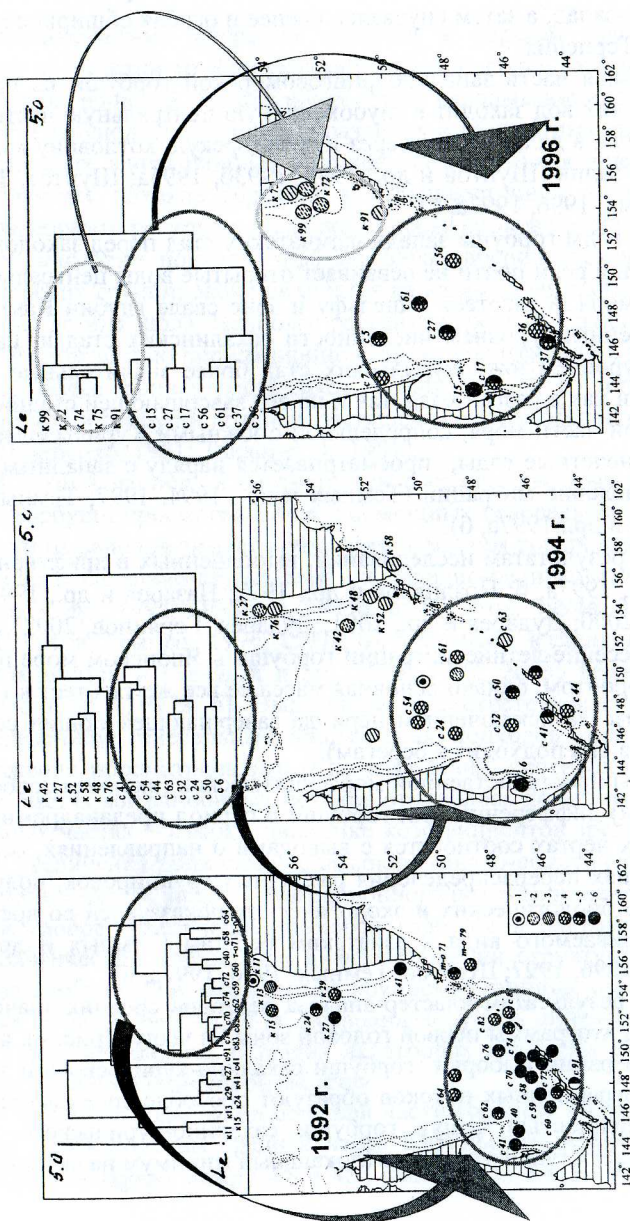


Рис. 4. Среднее число склеритов в первой годовой зоне на чешуе и дендрограммы сходства выборок по склеритограммам чешуи горбуши четных поколений в период анадромных миграций. Число склеритов: 1 — менее 19,0, 2 — 19,1–20,0, 3 — 20,1–21,0, 4 — 21,1–22,0, 5 — 22,1–23,0, 6 — более 23,0

ме ПГЗ). Довольно высокие (более 73 % для западнокамчатского и более 86 % для сахалино-курильского регионов) средние показатели точности классификации горбуши в соответствии с особенностями строения ПГЗ по результатам дискриминантного анализа свидетельствуют о достаточно выраженной пространственной разобщенности основных ее миграционных потоков в Охотском море.

Высокодостоверны различия горбуши сахалино-курильского и западнокамчатского миграционных потоков и по морфометрическим признакам. Показано, что морфологические различия между выборками горбуши из разных районов тем отчетливее, чем более пространственно разобщены миграционные потоки. Как правило, в районах совместного нагула нескольких группировок (воды южной котловины Охотского моря — для сахалинских, курильских, хоккайдских группировок, тихоокеанские воды северных Курильских островов — для сахалино-курильских, западнокамчатских и, возможно, восточнокамчатских группировок) наблюдается большее морфологическое сходство различных выборок горбуши. Различия векторов средних морфологических признаков по критерию Хотеллинга для выборок данных районов статистически недостоверны (Темных и др., 1994; Темных, 1998).

Комплексный анализ пространственной дифференциации горбуши в период преданадромных миграций не подтверждают распространенные взгляды о дискретности миграционных волн, соответствующим темпоральным и региональным группировкам горбуши (Каев, Шершнева, 1999; Шубин, Коваленко, 2000; Каев, 2001, 2002).

На основании новых данных о сезонном распределении азиатской горбуши, показанных в главах 5–7, уточнены ее миграционные схемы (рис. 5), представленные ранее в обобщающих работах (Takagi et al., 1981; Heard, 1991; Шунтов, 1994). Как в осенне-зимний, так и в весенне-летний периоды для горбуши характерны миграции широким фронтом протяженностью в сотни километров и более, а также на сотни километров в глубину. Ставятся под сомнение попытки объяснить закономерности количественного распределения и особенности миграций в связи с отдельными факторами среды (температурой, течениями, фронтальными и циркуляционными образованиями, распределением продуктивных зон и концентрациями кормовых организмов и т.д.), как это следует из огромного количества опубликованных работ (Андриевская, 1975, 1998; Takagi et al., 1981; Бирман, 1985; Николаев, Новак, 1987; Ерохин, 1990; Heard, 1991; Мороз, 1994, 2003; Коваль, 2002; Фещенко, 2002; Smorodin et al., 2002). Показано, что горбуша при миграциях свободно проходит через градиентные зоны, районы холодных апвеллингов, вне зависимости от направления течений. После выхода в открытые воды горбуша, как и другие лососи, обитает в основном в рассредоточенном состоянии. В связи с этим не правомочно,

как это принято многими исследователями, переносить на них закономерности, выявленные при аутоэкологическом изучении косячных рыб, в том числе мнение о приуроченности их нагульных концентраций к локальным высокопродуктивным районам.

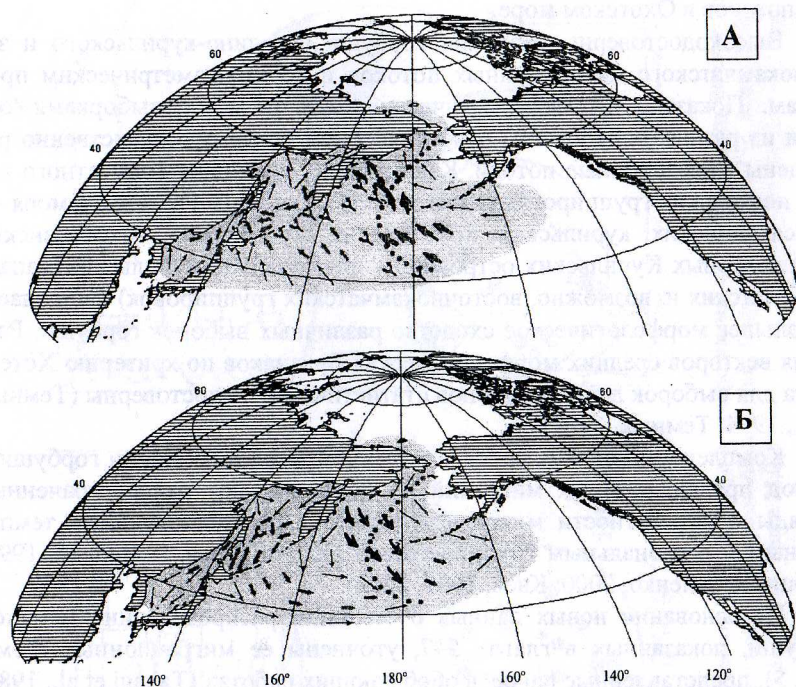


Рис. 5. Генерализованная схема весенне-летних (А) и осенне-зимних (Б) миграций азиатской горбуши. Серыми стрелками показаны основные пути миграций охотоморских и япономорских стад, черными – западноберинговоморских; пунктир – граница распространения американских стад горбуши, серый контур – граница распространения азиатских стад горбуши

Помимо анализа особенностей летних миграций, в настоящей главе приведены данные о росте азиатской горбуши в различных регионах дальневосточных морей (в том числе в условиях ее разной численности), а также об особенностях ее питания в этот период.

Анализ сезонного роста горбуши в период анадромных миграций позволяет констатировать факт сохранения высоких темпов линейного роста у горбуши охотоморских – до конца июля (табл. 2), у беринговоморских стад – в среднем до конца июня.

Таблица 2

Средние для всех охотоморских стад размеры горбуши в зимне-весенне-летние сезоны 1987–2003 гг.

Показатель	Февраль–март	Апрель–май	Июнь (вторая половина)	Июль (вторая половина)	Август
Средняя длина, см	30,8	36,0	42,5	46,6	47,9
Прирост (мес/сут), см	2,0/0,07	4,3/0,14		4,1/0,14	1,3/0,04
Средняя масса, г	300	523	955	1340	1400
Прирост (мес/сут), г	42/1,4	223/7,4		385/12,8	60/2,0

Величины показателей накормленности и суточного рациона горбуши в Охотском море и прикурильских водах океана в июле и августе в среднем для периода 1991–2003 гг. составили соответственно 68–85 ‰ и 2,9–3,6 ‰. Накормленность и суточные рационы в период летних миграций в Беринговом море сходны с таковыми для Охотского моря.

В Охотском море в питании горбуши наблюдается значительная избирательность. Летний нагул половозрелой горбуши охотоморского бассейна происходит в основном за счет пелагических амфипод, эвфаузиид, мелкой рыбы, птеропод и кальмаров. В целом в период 1991–2003 гг. пищевая избирательность беринговоморской горбуши касалась в первую очередь эвфаузиид, рыб и птеропод. Избирательность питания горбуши, в том числе в отношении относительно немногочисленных в планктоне групп, наряду с фактом питания ее в светлое время суток, является аргументом в пользу достаточно благоприятных кормовых условий горбуши в дальневосточных морях. Поэтому в данном случае трудно предположить, что кормовая база, включающая помимо излюбленных и «резервные» объекты питания горбуши в виде копепод и сагитт, а также других групп (гребневиков, кишечноротовых, аппендикулярии, декаподы), является фактором, лимитирующим рост лососей, как это следует из многочисленных публикаций на эту тему (Ishida et al., 1993; Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996).

Об этом косвенно свидетельствуют результаты анализа зависимости размерных показателей горбуши азиатских стад от их численности. Сопоставление размеров горбуши и динамики этого показателя в различные периоды и при разной численности обнаруживают неоднозначную картину. Статистически значимые отрицательные корреляционные связи средних размеров горбуши и общей численности подходов в период летних миграций были найдены только для охотоморского региона (табл. 3) (главным образом для сахалино-курильских группировок).

Таблица 3

Корреляционная матрица зависимости некоторых показателей, характеризующих обилие и размеры горбуши охотоморских стад, интенсивности ее питания и концентраций кормовых организмов в 1991–2003 гг.

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1	-0,66	-0,64	0,19	-0,22	-0,35	-0,12	-0,01
2	-0,66	1	0,62	-0,17	0,23	-0,23	-0,44	0,45
3	-0,64	0,62	1	0,30	0,36	-0,19	-0,31	0,19
4	0,19	-0,17	0,30	1	-0,24	-0,05	-0,04	-0,13
5	-0,22	0,23	0,36	-0,24	1	-0,19	-0,28	0,23
6	-0,35	-0,23	-0,19	0,05	-0,19	1	0,81	-0,33
7	-0,12	0,44	-0,31	-0,04	-0,28	0,81	1	-0,37
8	-0,01	0,45	0,19	-0,13	0,23	-0,33	-0,37	1

Примечание. 1 – биомасса горбуши, тыс. т; 2 – средняя масса горбуши в Охотском море, кг; 3 – средняя масса горбуши в прикурильских океанических водах, кг; 4 – интенсивность питания в Охотском море, ‰; 5 – интенсивность питания в прикурильских водах, ‰; 6 – биомасса макропланктона в южной части Охотского моря, т/км²; 7 – биомасса эвфаузиид, гипериид и иперопод, т/км²; 8 – биомасса мелкого нектона (рыбы, кальмары), т/км². Жирным шрифтом выделены статистически значимые ($p < 0,05$) корреляционные связи.

Для горбуши восточнокамчатских стад зависимость между численностью общих подходов и средними размерами особей в линии как четных, так и нечетных лет отсутствует (рис. 6). В Беринговом море, исходя из известных данных о более низких концентрациях планктона и обилии в этом море лососей, фактор плотности должен работать более определенно. Однако в результате роста численности горбуши восточнокамчатского района, наблюдаемого с конца 1970-х, но особенно в 1990-е гг., не произошло снижения ее размерных показателей вследствие действия фактора плотности. Более того, можно говорить даже о некотором увеличении средней массы производителей горбуши этого района в период ее наибольшей численности в 1990-е гг. Не просматривается какая-либо однозначная зависимость размеров и питания восточнокамчатской горбуши с величиной концентраций макропланктона (табл. 4).

Весьма специфичен характер изменения средних размеров в зависимости от уровня численности и для япономорской горбуши. Так, в период 1971–2002 гг. в линии доминирующих по численности нечетных лет просматривались положительные (статистически значимые для амурского стада, для остальных – незначимые) корреляционные зависимости средней массы особей от величины общей численности, т.е. увеличение размеров особей во всех япономорских стадах в годы повышенной численности. В линии менее многочисленных четных лет, напротив, наблюдались отрицательные корреляционные связи между средними размерами горбуши каждого стада и общей численностью их в Японском море. Однако наиболее тесные корреляционные связи ($R = -0,54$ – $-0,85$ при $p < 0,05$) средних

размеров горбуши в каждом из трех япономорских стад отмечаются не по отношению к общей численности их в Японском море, а по отношению к численности каждого из них.

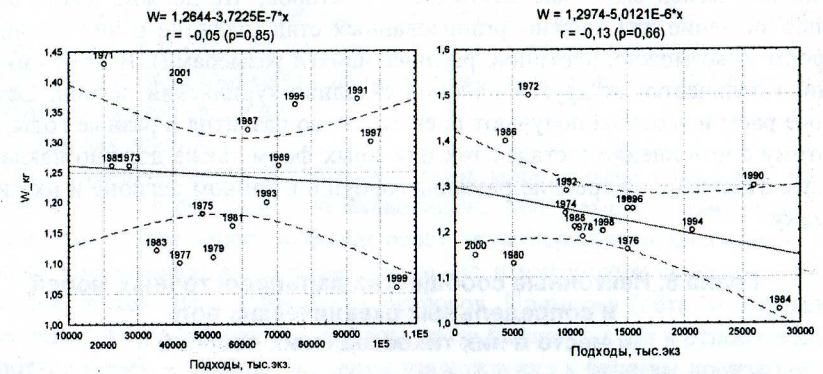


Рис. 6. Зависимость массы производителей горбуши в восточнокамчатском районе и численности ее подходов в нечетные (слева) и четные (справа) годы в период 1971–2002 гг.

Таблица 4

Некоторые показатели, характеризующие обилие и размеры горбуши, интенсивность ее питания и концентрации кормовых организмов в юго-западной части Берингова моря

Показатель	1991	1992	1993	1995	2003
Биомасса горбуши, тыс. т	128,0	12,5	80,3	102,1	138,6
Средняя масса, кг	1,37	1,29	1,20	1,36	1,40
Интенсивность питания, ‰	107	78	104	98	51
Биомасса макропланктона (0–200 м), мг / м ³	443	1065	967	797	742
В том числе эвфаузииды и амфиподы, мг / м ³	49	122	113	89	42
Биомасса макропланктона (0–50 м), мг / м ³	Н.д.	2308	1205	1407	1534
В том числе эвфаузииды и амфиподы, мг / м ³	Н.д.	229	251	107	43

Примечание. В 1992 и 2003 гг. съемки выполнялись на завершающей стадии хода горбуши (снижение интенсивности питания). В 1991, 1993 и 1995 гг. съемка выполнялась во время подходов основной массы горбуши.

Неоднозначная картина зависимости размеров горбуши от величины численности стад может свидетельствовать о том, что размеры горбуши зависят не только от конкретных условий роста, определяемых, например, обеспеченностью пищей и гидрологическими условиями. Здесь, несомненно, важен вклад наследственных факторов, что должно иметь большое значение для сложноорганизованных стад (наличие в них сезонных форм и, возможно, экотипов, различающихся размерами). В этом смысле явно отличается от других районов сахалино-курильский регион. Сезонные расы и экотипы получают преимущество развития в разные годы, поэтому соотношение в стадах тех или иных форм также должно накладывать отпечаток на средние размеры горбуши в данном регионе и их динамику.

Глава 8. Нектонные сообщества дальневосточных морей и сопредельных океанических вод и место в них тихоокеанских лососей

В данной главе на базе обобщения многочисленных данных траловых съемок эпипелагиали дальневосточных морей приводятся количественные оценки численности и биомассы лососей и соотношения их с другими компонентами нектона с учетом сезонной и межгодовой динамики для периода 1980–2000-х гг. Анализ обширной информации по количественному соотношению тихоокеанских лососей в эпипелагиали (0–200 м) и ее верхнем слое (0–50 м) в шельфовых и глубоководных районах для различных этапов периода 1980–2003 гг. позволил прийти к ряду заключений относительно места лососей в нектонных сообществах эпипелагиали.

Доля лососей в нектоне верхней эпипелагиали в несколько раз (2–5 и более) выше, чем в нектоне всей эпипелагиали. Для большинства биостатистических районов в верхней эпипелагиали в периоды присутствия в российских водах значительных концентраций лососей на их долю приходится чаще всего 5–40 % и более, а в эпипелагиали в целом обычно 1–10 % общей биомассы нектона. На этом основании вполне возможно говорить о том, что при освоении морской среды лососи занимали наименее заселенную вертикальную зону морей и океанов, а именно — верхнюю эпипелагиаль. В причинной основе этой эволюционной адаптационной ориентации, вероятно, лежали межвидовые отношения с морским нектоном (конкуренция за пищу и уменьшение пресса хищников).

Это направление адаптации вполне просматривается и при сопоставлении данных о количестве лососей и их доле, с одной стороны, в нектоне шельфовых пелагических биотопов, а с другой — в глубоководных или океанических биотопах. В шельфовых биотопах, в том числе прибрежных, в течение ограниченных отрезков времени лососи могут скапливаться в больших количествах — на стадии покатников или перед заходами произ-

водителей в реки. Однако эти биотопы в жизненных циклах всех видов тихоокеанских лососей являются транзитными. Лососи до созревания в течение от двух до нескольких лет в основном обитают в глубоководных районах субарктической Пацифики и сопредельных морей умеренной зоны.

Основные места концентраций тихоокеанских лососей в российских водах подразделяются на несколько групп, различающихся видовым составом, величиной биомассы лососей и продолжительностью периода их повышенных концентраций.

Первая группа:

а) глубоководные районы Берингова моря. Кроме симы, все виды лососей здесь имеют высокую численность. Массовые или многочисленные в этом районе неполовозрелые особи кеты, нерки, чавычи и кижуча не только принадлежат к местным стадам, но и мигрируют сюда из других районов, в том числе с Японских островов, Приморья (кета) и с Аляски (все виды). Горбуша здесь на первом месте бывает только в относительно короткое время, а именно: во время прохождения к берегам производителей высокоурожайных поколений. В целом по биомассе здесь преобладают кета и нерка. В общей сложности период повышенных концентраций лососей составляет в данном районе не менее 6 мес (со второй половины мая по ноябрь). В 1990 — начале 2000-х гг. во время летне-осенних съемок биомасса всех видов лососей здесь обычно учитывалась в пределах 300–450 тыс. т;

б) глубоководные районы Охотского моря. Период повышенных концентраций лососей здесь составляет до 8–9 мес, с июня по январь–февраль. Во время учетных съемок здесь также учитывалось по несколько первых сотен тысяч тонн (300–450 тыс. т) всех видов лососей. Абсолютно в течение этого времени над всеми видами доминируют горбуша и кета (сначала идущие на нерест производители, затем сеголетки).

Вторая группа:

а) прикурильские океанические воды. Северокурильские проливы имеют большое значение для миграций на нерест западнокамчатских стад нерки, кижуча и чавычи. В основном через проливы северной части Курильских островов уходят в океан и их покатники. Более многочисленная молодь (сеголетки) горбуши и кеты для миграций используют в основном проливы средней части гряды (в том числе прол. Фриза). Период повышенных концентраций в этом районе составляет до 9–10 мес (со второй половины мая до февраля). Однако это характерно только для южнокурильского района, через который проходят в начале зимы пути в океан сеголеток кеты и горбуши. В северокурильском районе выход в океан мигрантов заканчивается осенью, поэтому здесь период повышенных концентраций лососей меньше примерно на два месяца.

В прикурильских водах, как и в Охотском море, абсолютно доминируют горбуша и кета, но здесь несколько больше других видов. Через эти воды проходят охотоморские и часть японских стад лососей. Однако при учетных съемках в данном районе обычно учитывалось до 100–200 тыс. т всех видов лососей. Из этого можно заключить, что в прикурильских водах концентрации лососей по сравнению с берингоморским и охотоморским глубоководными районами имеют более транзитный характер;

б) глубоководные океанические воды камчатско-командорского района. В этом районе, как и в юго-западной части Берингова моря, время повышенных концентраций составляет около 6 мес – со второй половины мая по ноябрь – частично декабрь. В теплое время года здесь обычно учитывается 50–150 тыс. т всех видов лососей, т.е. сравнительно небольшая биомасса, что свидетельствует, во-первых, о транзитности для лососей этого района, а во-вторых, о том, что в Берингово море основная часть лососей из океана проникает через проливы Ближний и Алеутские. По биомассе здесь в среднем преобладают кета и нерка, затем идут чавыча и кижуч. Иногда во время прохода значительной части карагинской горбуши к берегам южнее Командорских островов она временно выходит среди лососей на первое место;

в) глубоководные районы северной части Японского моря. Они, как и прикурильские воды, в основном являются транзитными для лососей при их миграциях: в апреле–июле (на нерест — сима и горбуша) и в октябре–декабре (на нерест — осенняя кета, на осенне-зимний нагул — молодь горбуши и симы). Наиболее многочисленна здесь горбуша. Японское море является важным нагульным водоемом для в целом малочисленной симы. В связи с развитием искусственного воспроизводства (Япония, Республика Корея, в меньшей степени Россия) высокую численность в Японском море имеет осенняя кета. Однако для нее это в основном транзитный водоем. На нагул она остается здесь в очень ограниченном количестве. В связи с этим, а также в целом с невысокой численностью горбуши и симы при учетных съемках в Японском море учитывалось до 10–20 тыс. т, редко немного больше, всех видов.

Третья группа:

Шельфовые районы дальневосточных морей. Так как эти акватории для нагула лосося в основном не используют, значительные концентрации их здесь бывают только при подходах производителей и во время перераспределения в открытые воды покатников. В целом этот период занимает около 4 мес – с июня по сентябрь. Величина концентраций и видовой состав лососей в конкретных шельфовых районах в основном определяются размерами нерестового фона конкретных видов именно в этих районах воспроизводства.

На рис. 7 приведена градация изученных районов по соотношению в них лососей для всего периода исследований начиная с первой половины 1980-х гг., т.е. без учета сезонной и межгодовой изменчивости.

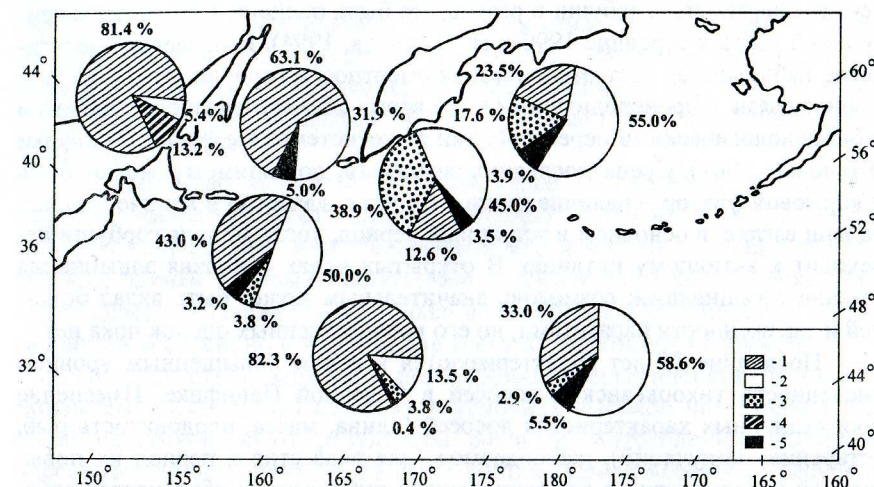


Рис. 7. Соотношение (% от общей биомассы) тихоокеанских лососей в различных районах субарктической Пацифики и сопредельных дальневосточных морях. Осредненные данные для периода начала 1980-х — 2003 гг. (без учета сезонной динамики): 1 — горбуша, 2 — кета, 3 — нерка, 4 — сима, 5 — чавыча и кижуч

Изложенные выше данные об использовании тихоокеанскими лососями морских и океанических биотопов, хотя и в предположительной форме, позволяют говорить о том, что при их освоении основополагающую роль играли: а) дислокация районов происхождения и изначального размножения, а также формирования видов лососей и их групп, б) климато-океанологические особенности разных районов Северной Пацифики, в) заселенность nekтоном различных районов и биотопов, а также межвидовая конкуренция за пищу в пределах рода *Oncorhynchus*.

Глава 9. Роль лососей в пелагических сообществах эпипелагиали

Являясь одним из высокочисленных компонентов ихтиоценоза эпипелагиали, тихоокеанские лососи играют важную роль в функционировании пелагических сообществ, представляя промежуточное звено в их трофической структуре. Как в пресных, так и в морских водах лососи находятся под влиянием комплекса абиотических и биотических факторов. Из абиотических факторов жестко лимитирующее влияние на выживаемость, рост и численность могут оказывать в первую очередь климато-

гидрологические условия. Влияние биотического окружения принято подразделять на факторы, лимитирующие жизнедеятельность и численность «сверху» (в первую очередь хищники) и «снизу» (продуктивность вод и кормовые условия). На основании анализа литературных данных, океаническая смертность горбуши в результате была оценена в 48–55 % с тенденцией роста к середине 1990-х гг. (Шунтов, 1994). В последнее десятилетие наблюдается рост океанической смертности горбуши до 71–75 % и выше в связи с происходившими в это время климато-океанологическими и биоценологическими перестройками в экосистемах Северной Пацифики (Радченко, 2001). Среди последних значимым, по-видимому, может быть и кормовой фактор – наличие пищи, ее состав, качество и количество, но, на наш взгляд, в основном в эстуарный период, когда молодь горбуши переходит к активному питанию. В открытых водах основная элиминация связана с хищниками; возможно, значительным может быть вклад болезней и зараженности паразитами, но его количественных оценок пока нет.

Последние 25 лет характеризуются в целом повышенным уровнем численности тихоокеанских лососей в Северной Пацифике. Изменение продукционных характеристик лососей (длина, масса, плодовитость рыб, «старение» популяций), наблюдаемое для ряда стад в период их повышенной численности, в многочисленных публикациях объясняется работой фактора плотности, при этом основными лимитирующими через кормовую базу факторами называются крупномасштабное разведение кеты в Японии и высокая численность горбуши (Ishida et al., 1993, 1995; Ogura, Ito, 1994; Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996; Волобуев В., Волобуев М., 2000; Гриценко и др., 2000, 2001; Azumaya, Ishida, 2000; Klovatch, 2000; Volobuev, 2000; Кловач, 2002, 2003; Каев, 2003; Ruggerone et al., 2003).

Особое внимание в этом контексте уделяется конкурентным отношениям кеты и горбуши. Крайний взгляд на эту проблему — данные виды представляют пример принципа конкурентного исключения Гаузе, при этом более сильным видом является горбуша, подавляющая кету (Волобуев В., Волобуев М., 2000). На наш взгляд, для таких заключений достоверных оснований по существу нет. Многочисленные исследования трофических отношений лососей в азиатских водах в период 1980–2000-х гг. свидетельствуют о том, что, как правило, у рассматриваемой пары наблюдается расхождение спектров питания и основных трофических связей (Волков, 1996; Дулепова, 1998а, б; Найденко, 2002, 2003; Найденко, Кузнецова, 2002; Старовойтов, 2003; Дулепова, Дулепов, 2004; Кузнецова, 2004; Максименков, Максименкова, 2004; Темных и др., 2004).

При обсуждении современного статуса лососей и пищевых отношений в нектонных сообществах в целом ряде работ подчеркивается,

что крупномасштабное искусственное воспроизводство лососей, особенно японской кеты, превысило экологическую емкость Северной Пацифики для этих рыб. Это привело к усилению действия фактора плотности, что в свою очередь привело к изменению продукционных характеристик лососей, деградации лососевых стад, принципиальной перестройке трофической структуры нектонных сообществ пелагиали Северной Пацифики и вызвало кризисные явления в них (Bigler et al., 1996; Волобуев В., Волобуев М., 2000; Гриценко и др., 2000б, 2001; Кловач, 2002, 2003).

Приводимые в заключительной главе диссертации результаты изучения трофических отношений массовых видов нектона в эпипелагических сообществах дальневосточных морей и роли лососей в них позволили прийти к иному заключению относительно экологической емкости Северной Пацифики не только в отношении горбуши, кеты и других видов лососей, но и в целом для всего их нектонного окружения.

Об отсутствии коренной перестройки энергетических потоков в экосистемах Северной Пацифики в условиях высокой численности лососей свидетельствуют результаты расчетов потребления планктона массовыми видами нектона на фоне общих оценок кормовых ресурсов дальневосточных морей. Так, потребление горбушей кормовых организмов в годы повышенной ее численности (1990–2000) по сравнению с 1980-ми возросло и составило в Охотском море в летние сезоны 204–232 тыс. т. Около 83–85 % летнего рациона горбуши в этом районе слагали гиперииды, эвфаузииды и рыбы. Общее потребление горбушей кормовых организмов осенью значительно выше, чем летом, — 1340 тыс. т, что связано с более высокими рационами молоди, а также длительным ее нахождением в глубоководной части моря. Сеголетки как горбуши, так и кеты в Охотском море осенью замыкаются на гипериид, эвфаузиид и копепоид, но у кеты равнозначное место с эвфаузиидами и копеподами занимают также сагитты и желетелые.

В Беринговом море объемы потребляемой горбушей пищи летом (около 270 тыс. т) только в отдельные периоды бывают сопоставимы с тем, что наблюдается в Охотском море. Гораздо ниже потребление пищи в Беринговом море и молодь горбуши — 120 тыс. т — в связи с не очень высокой численностью и ограниченным сроком ее пребывания здесь. Основу питания взрослой горбуши в Беринговом море составляют эвфаузииды, рыбы, гиперииды, копеподы, птероподы и кальмары, а молоди — гиперииды, эвфаузииды, птероподы и копеподы.

Общее потребление кормовых объектов всеми видами тихоокеанских лососей в Беринговом море за осенний сезон в 2000-х гг. по отношению к 1980-м гг. увеличилось до 806 тыс. т (рис. 8). В первой половине 1990-х гг. в абсолютном выражении потребление пищи лососями

увеличилось незначительно, но доля в общем рационе nekтона поднялась в несколько раз (до 9 %). На таком же уровне (8 %) она осталась и в последние годы (рис. 8), хотя в абсолютном выражении увеличилась примерно в три раза, что явилось следствием роста суммарной численности кеты. Основным потребителем кормовых ресурсов в Беринговом море как в 1980-е, так и 2000-е гг. оставался минтай (рис. 8). Потребление минтаем зоопланктонных организмов в западной части Берингова моря за осенний сезон достигало в 1980-е гг. 84,4–88,0 %, в 2000-е гг. — 43,9 % от суммарного рациона массовых видов рыб в эпипелагиали.

В Охотском море, как и в Беринговом, объемы потребления пищи лососями в 1990-е гг. значительно увеличились, особенно к концу десятилетия (рис. 9). Это явилось следствием увеличения численности горбуши и в меньшей степени кеты. Доля же лососей в общем потреблении кормовых объектов nekтоном оставалась низкой (около 1 %), хотя фактически она увеличилась в два раза – с 0,7 до 1,5 %. Эта относительная стабильность вклада лососей в общий nekтонный рацион связана с характерной динамикой численности других массовых видов nekтона. В первой половине 1990-х гг. уменьшение в Охотском море количества минтая (а следовательно, и потребление им пищи) компенсировала сельдь, а во второй половине 1990-х гг. при сохранении повышенного количества и минтая, и сельди заметно больше стало мойвы и серебрянки.

Сравнение пищевых потребностей лососей с общими объемами кормовых ресурсов дальневосточных морей показывает весьма незначительную роль лососей с точки зрения вклада в трофические отношения массовых видов nekтона, слагающих основу пищевых цепей пелагических сообществ северо-западной части Пацифики.

В 1980-е гг. суммарная биомасса зоопланктона в эпи- и мезопелагиали дальневосточных морей составляла 1,4–1,5 млрд т летом, 1,2 млрд т – осенью (Шунтов и др., 1993а). Суммарная продукция зоопланктона при этом достигала 6–7 млрд т (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). Основным потребителем зоопланктона в пелагиали дальневосточных морей в целом как в 1980-е гг., так и в настоящее время является минтай. Потребление им зоопланктона в период его высокой численности в 1980-х гг. варьировало от 80 (Японское море) до 250 млн т (Берингово море) (Шунтов и др., 1993а). При этом в эпипелагиали северобореальных районов из потребляемого рыбами планктона на долю минтая обычно приходилось 80–90 %. В южнобореальных районах, где в это время было много сардины иваси (*Sardinops melanostictus*), доля минтая в потреблении планктона оказалась ниже – 40–45 %. Доля лососей в 1980-е гг. в общем потреблении пищи nekтоном в целом не превышала 1–2 % (Темных и др., 2004).

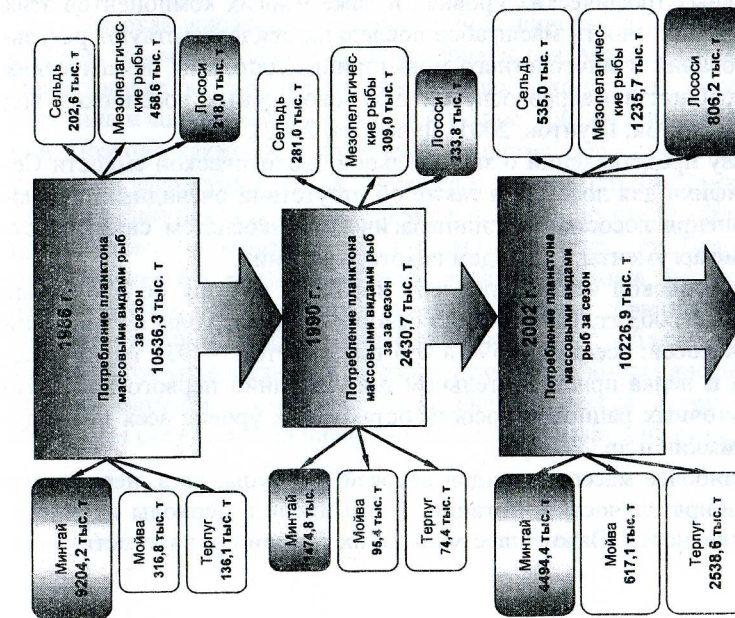


Рис. 8. Потребление (тыс. т) зоопланктона массовыми видами рыб в эпипелагиали в западной части Берингова моря в осенний период (Темных и др., 2004)

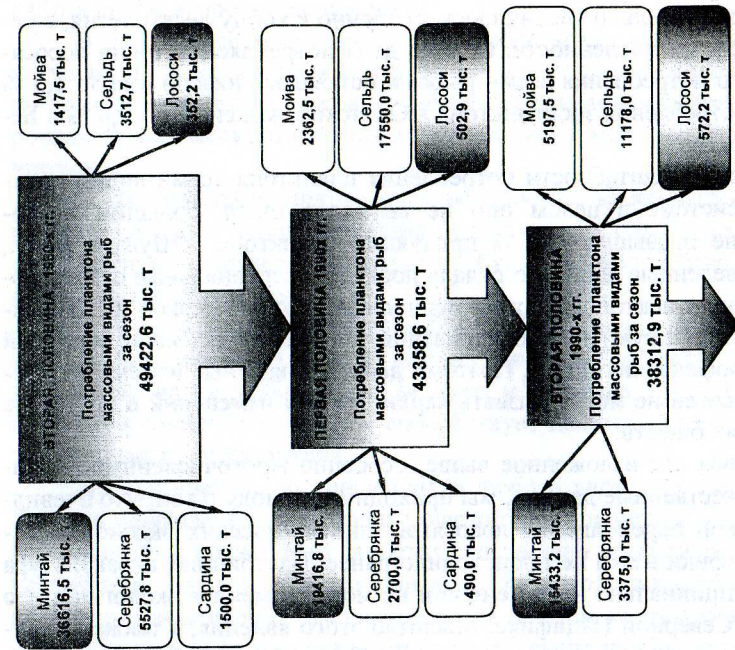


Рис. 9. Потребление (тыс. т) зоопланктона массовыми видами рыб в эпипелагиали Охотского моря в летний период (Темных и др., 2004)

В 1990-е гг. общее потребление пищи лососями по сравнению с 1980-ми гг. значительно увеличилось, особенно к концу десятилетия, в результате роста их численности. Однако доля потребляемой пищи лососями от общего потребления всеми рыбами оставалась низкой (около 1,5 % от общего потребления зоопланктона в Охотском, максимум – 9,0 % в Беринговом море).

При всей масштабности потребления планктона всеми видами nekтона в экосистеме в целом оно не выглядит очень большим и, по видимому, не превышает 10 % продукции планктона (Шунтов и др., 1993а). Приведенные данные о вкладе лососей в региональные суммы потребления пищи nekтоном, даже в периоды наиболее высокой их численности, свидетельствуют только о заметной, но в целом далеко не основной роли их в трофических цепях. Поэтому даже 2–3-кратные изменения численности лососей не могут вызвать кардинальных изменений в структуре nekтонных сообществ.

Учитывая все изложенное выше, особенно многочисленные фактические количественные данные, мы приходим к выводу о том, что очевидных признаков переполнения лососями эпипелагических экосистем Северной Пацифики нет и не происходило ранее. Пастбищная аквакультура лососей принципиально не изменила и не могла изменить экологическую ситуацию в Северной Пацифике. Масштаб этого явления, а также естественный рост численности многих популяций лососей в 1980–1990-е гг. несопоставим с масштабами не только пелагических экосистем в целом, но также отдельных трофических уровней и даже многих компонентов этих уровней. О грандиозности масштабов последних свидетельствуют результаты исследований и многолетнего мониторинга состояния пелагических и донных сообществ макроэкосистем дальневосточных российских вод (Шунтов и др., 1993а; Шунтов, 2001; Дулепова, 2002).

В пользу представлений о значительной экологической емкости Северной Пацифики для лососей, а также об отсутствии очевидных признаков переполнения лососями ее эпипелагических экосистем свидетельствуют и другие аргументы. Приведем некоторые из них.

А. В российской части Берингова моря при работах по программе BASIS в 2002 и 2003 гг. было учтено рекордное за все годы наблюдений количество лососей: осенью — 594 и 465 тыс. т, летом — 936 тыс. т (в основном кета и нерка при значительном преобладании первого вида). Но величины суточных рационов лососей остались на уровне всех предыдущих лет (Ефимкин и др., 2004).

Б. У наиболее массовых видов лососей (горбуша, кета, нерка) ясно выражена избирательность в питании, в том числе в периоды их максимальной численности. Важнейшее место в их питании, в частности, зани-

мают гиперииды и птероподы, которые в планктонных сообществах играют в целом второстепенную роль.

В. Все лососи могут питаться в любое время суток, хотя основной нагул их происходит днем и в вечернее время. При необходимости они легко могут восполнить рацион в ночное время, когда концентрации макропланктона и мелкого nekтона в верхних слоях моря значительно увеличиваются.

Г. За пределами прибрежных вод лососи не являются косячными рыбами. Обитая в рассредоточенном состоянии на обширных акваториях, они имеют возможность «набрать» необходимое количество пищи и при низких ее концентрациях.

Е. В рационе всех лососей важное место принадлежит мелкому nekтону (рыбы, кальмары). Поедая его, лососи «освобождают» значительное количество не съеденного ими мелкого и среднего планктона, который при своем соматическом росте способствует некоторому повышению общей биомассы зоопланктона.

Ж. При увеличении численности любого вида рыб и других гидробионтов наблюдается расширение, часто очень значительное, их ареалов. В частности, в конце 20-го столетия это хорошо прослежено на примере увеличения морской области обитания японской индустриальной кеты при росте масштабов ее воспроизводства. В этом контексте в определенной степени доводом в пользу отсутствия переполнения лососями Северной Пацифики являются факты слабой освоенности ими некоторых районов.

Высокая численность лососей большинства азиатских стад в настоящее время обусловлена благоприятными условиями их обитания. Планктонные ресурсы в российских водах находятся на высоком уровне, величина и состав рационов лососей не претерпели значительных изменений. Поэтому каких-либо признаков, свидетельствующих о кризисных ситуациях в макроэкосистемах в пределах дальневосточных морей и Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей (в том числе и искусственного воспроизводства), на данный момент нет. Тем не менее лососи относятся к флуктуирующим видам. Динамика численности крупных азиатских стад находится в соответствии с динамикой глобальных климато-океанологических процессов. Возможно, наблюдаемое снижение численности тихоокеанских лососей некоторых американских стад является показателем начавшегося глобального процесса, который в ближайшее время скажется и на численности лососей азиатских стад.

Выводы

1. Уточнено географическое распространение горбуши, в том числе морские границы ее ареала в зимний период, и количественное распределение в азиатских водах во все сезоны года. Выявлено зимнее обитание горбуши в южной части Охотского моря и в северной части Японского, что поднимает известную северную границу распространения в этот сезон на несколько сотен километров.

2. Горбуша более эвритермна, чем это представлялось ранее, — от 2–3 до 15–17 °С. Показано обитание в значительных количествах этого вида при температуре воды около 0 °С и даже при отрицательных значениях (–0,5 °С). Установлено, что поверхностная температура воды, считающаяся главным фактором, определяющим распространение, причины и сроки сезонных миграций, может рассматриваться только как косвенный показатель комплекса ландшафтно-гидрологических условий, определяющих не только контуры границ распространения, но и закономерности количественного распределения в сезонном аспекте. Встречаемость горбуши в сильно прогреваемых летом и, напротив, в значительно охлаждающихся зимой районах обеспечивается ее обитанием в подповерхностных слоях при температуре, входящей в диапазон ее оптимальных значений.

3. Проанализирована и систематизирована обширная информация по пресноводному периоду жизни горбуши (нерестовый ход, размножение, скат молоди). Составлены генерализованные схемы подходов и ската молоди с выделением основных периодов с учетом широтных и региональных особенностей. Отрицаются однофакторные зависимости нерестового хода и ската молоди от температуры, синоптических условий, уровня вод, паводков и других факторов. На характер нерестового хода кроме общей климато-гидрологической ситуации и развития фенологических явлений накладывают отпечаток и факторы биотической природы, в том числе связанные с условиями нагула в море.

4. Рассредоточение молоди горбуши из прибрежья в открытые воды происходит в среднем при длине особей 8,0–9,5 см. Более детально этот процесс прослежен в южной части Охотского моря, куда попадает молодь наиболее сложно структурированных стад. В июле в неритической зоне большая часть молоди имеет длину 3,7–7,5 см, а в глубоководной котловине моря — 8–17 см. Смена биотопов (пресноводные — полуморские — морские — океанические) сопровождается сменой морфофизиологических, экологических и поведенческих характеристик и адаптаций (косвенным показателем в данном случае является и размер молоди), которые в сумме и формируют определенный экологический тип (жизненную форму). Пройдя все этапы перехода к океаническому типу,

горбуша в неритической зоне в норме появляется только через год во время миграций на нерест.

5. После выхода в открытые воды горбуша, как и другие лососи, обитает в основном в рассредоточенном состоянии. Будучи подвижной и пластичной в трофическом отношении рыбой и распространяясь на обширных пространствах субарктической зоны, она в состоянии обеспечить для себя необходимое количество пищи и при низких ее концентрациях. В связи с этим не правомочно, как это принято многими исследователями, переносить на нее закономерности, выявленные при аутоэкологическом изучении косячных рыб, в том числе заключение о приуроченности их нагульных концентраций к локальным высокопродуктивным районам.

6. На основании новых данных о сезонном распределении уточнены миграционные схемы азиатской горбуши. Показано, что абсолютизируемое в принятых схемах миграций круговое движение разных стад горбуши против часовой стрелки не имеет столь определенной выраженности. Как в осенне-зимний, так и весенне-летний периоды для горбуши характерны миграции широким фронтом протяженностью в сотни километров и более, а также на сотни километров в глубину. При такой ситуации бесперспективными оказываются все попытки объяснить закономерности количественного распределения и особенности миграций в связи с отдельными факторами среды (температурой, течениями, фронтальными и циркуляционными образованиями, распределением продуктивных зон и концентрациями кормовых организмов и т.д.). При миграциях горбуша свободно проходит через градиентные зоны, районы холодных апвеллингов, идет по течениям, против них или поперек. Каждое стадо горбуши при миграциях придерживается генерального направления между районами размножения и зимнего обитания, хотя индивидуальные траектории рыб могут очень сильно различаться.

7. По экобиологическим и морфологическим (в том числе и по структуре чешуи) признакам показано, что как во время осенне-зимнего перераспределения в океан, так и при анадромных миграциях наблюдается наложение миграционных потоков горбуши различной принадлежности. Наиболее выражено это в южной части Охотского моря и в прикурильских океанических водах. В связи с этим и отсутствием узкой локальности в распределении в открытых водах отдельных стад имеющие место попытки выделения обособленных миграционных волн, принадлежащим определенным региональным и темпоральным группировкам, мало обоснованы.

8. Основные направления адаптаций горбуши и других тихоокеанских лососей к морской среде связаны с освоением эпипелагических биотопов и ландшафтов глубоководных районов морей и субарктической Пацифики, обладающих огромными кормовыми ресурсами в виде макро-

планктона и мелкого нектона, а, кроме того, в основном верхней эпипелагиали этих районов, менее заселенной другими видами нектона. Доля лососей от общей биомассы нектона в верхней эпипелагиали обычно составляет 5–40 % и более, а в эпипелагиали в целом только 1–10 %. Таким путем, за исключением раннеморского этапа жизни и относительно непродолжительных периодов нерестовых подходов к берегам, достигается разобщенность ее с имеющими высокую численность и биомассу рыбами шельфовых ихтиоценов.

9. На базе данных большого количества комплексных съемок пелагиали в 1980–2004 гг. впервые определена доля (%) горбуши от общей биомассы тихоокеанских лососей в верхней эпипелагиали различных районов. В среднем она составляла в Японском море 81,4 %, в Охотском — 63,1 %, в Беринговом море — 23,5 %, в океанических водах Камчатки — 12,6 %, в прикурильских океанических водах — 43,4 %, в западной части субарктического фронта — 82,3 %, в центральной части зоны субарктического фронта — 33,0 %. Доля кеты в этих районах соответственно составила 5,4, 31,9, 55,0, 45,0, 50,0, 13,5, 58,6 %. Делается вывод о том, что современное количественное распределение лососей в Северной Пацифике не только связано с их экологией и дислокацией репродуктивных частей ареалов разных видов, но и отражает их взаимные адаптации (подразделенность жизненного пространства), возникшие при освоении морской пелагиали.

10. В зависимости от величины учитываемой при съемках биомассы горбуши и других лососей и продолжительности периода повышенных концентраций районы российских вод ранжированы на следующие группы:

а) глубоководные районы Берингова и Охотского морей — основные районы морского нагула лососей. Период повышенных концентраций лососей в данных районах составляет от 6 (Берингово море) до 8–9 мес (Охотское море). Средняя общая биомасса лососей в 1990–2000-х гг. здесь находилась в пределах 300–450 тыс. т. В Охотском море абсолютно доминируют горбуша и кета, в Беринговом море — кета и нерка, а горбуша — только в относительно короткое время анадромных подходов высокочисленных нечетных поколений;

б) океанические воды прикурильского и камчатско-командорского районов, глубоководные районы северной части Японского моря — транзитные районы с менее продолжительным сезонным пребыванием в них лососей. Средняя общая биомасса лососей в данных районах в 1990–2000-е гг. составляла от 10–20 тыс. т (Японское море) до 100–200 тыс. т (прикурильские тихоокеанские воды). Период повышенных концентраций — от 6 (Японское море, камчатско-командорский район) до 9–10 мес (прикурильские тихоокеанские воды). По биомассе среди лососей в прикуриль-

ском районе доминируют горбуша и кета, в камчатско-командорском районе — кета, нерка, в Японском море — горбуша;

в) шельфовые районы — акватории, в основном малоиспользуемые лососями для нагула. Значительные концентрации лососей здесь (общий период около 4 мес) бывают при подходах производителей и во время перераспределения в открытые воды покатников. Величина концентраций и видовой состав лососей в конкретных районах определяются размерами нерестового фонда конкретных видов.

11. При исследовании последствий работы фактора плотности отрицательные корреляции размеров горбуши и ее численности отчетливо отмечены только для сахалино-курильского района, где обитают сложноструктурированные группировки и где на размеры большее влияние должен оказывать генетический фактор.

12. Ни в одном из районов не установлена зависимость размеров горбуши от концентраций макропланктона. Это наряду с избирательностью питания наиболее многочисленных видов лососей (горбуша и кета) гипериидами и птероподами и относительно ограниченным потреблением ими наиболее массовой группы — копепод — свидетельствует о том, что кормовая обеспеченность пищей не является для лососей жестко лимитирующим их рост и функционирование популяций фактором. По этой же причине отсутствуют антагонистические конкурентные отношения между кетой и горбушей. Кроме того, при общем сходстве состава потребляемых организмов их рационы заметно различаются.

13. Рассчитаны объемы потребления горбушей и другими лососями в 1980–2000-е гг. макропланктона и мелкого нектона. Со второй половины 1990-х гг. в некоторых районах оно увеличилось в несколько раз — с 1–2 до 8–9 % от общего потребления пищи нектоном (например, в Беринговом море). На основании этих и других данных делается вывод о том, что современный рост численности лососей (в том числе в результате аквакультуры) не мог вызвать переполнение экологической емкости пелагиали и коренную перестройку трофической структуры нектонных сообществ.

14. Высокая численность лососей большинства азиатских стад в настоящее время определяется благоприятными условиями их обитания. Планктонные ресурсы в российских водах находятся на высоком уровне, величина и состав рационов лососей не претерпели изменений. Поэтому каких-либо признаков, свидетельствующих о кризисных ситуациях в макроэкосистемах в пределах российских вод дальневосточных морей в связи с высокой численностью лососей (в том числе и искусственного воспроизводства), на данный момент нет. Тем не менее лососи относятся к флуктуирующим видам. Динамика численности крупных азиатских стад находится в соответствии с динамикой глобальных климато-океанологических

процессов. Возможно, наблюдаемое снижение численности тихоокеанских лососей американских стад является показателем начавшегося глобального процесса, который в ближайшее время скажется и на численности лососей азиатских стад.

Основные работы, опубликованные по теме диссертации:

Монографии:

1. Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО, 1993. — 426 с.
2. Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Волвенко И.В., Иванов О.А., Глебов О.С., Темных О.С. и др. Атлас количественного распределения nekтона Охотского моря. — М.: Изд-во ФГУП «Национальные рыбные ресурсы», 2003. — 1040 с.
3. Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Волвенко И.В., Иванов О.А., Глебов О.С., Темных О.С. и др. Нектон Охотского моря: таблицы численности, биомассы и соотношения видов. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2003. — 643 с.

Статьи в реферируемых и приравненных к ним изданиях:

4. Темных О.С. Внутривидовая структура минтая северной части Японского моря // Биол. моря. — 1984. — № 4. — С. 59–64.
5. Темных О.С. Особенности строения первого годичного кольца чешуи минтая в различных районах Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1989. — Т. 29, вып. 6. — С. 921–930.
6. Шунтов В.П., Волков А.Ф., Абакумов А.И., Темных О.С. и др. Состав и современное состояние сообществ рыб эпипелагиали Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1990. — Т. 30, вып. 4. — С. 587–597.
7. Темных О.С. О популяционной структуре минтая в Охотском море // Рыб. хоз-во. — 1991. — № 6.
8. Згуровский К.А., Темных О.С., Мясников В.Г. Морфологическая дифференциация промысловых гребешков рода *Chlamys* (Pectinidae) в северо-западной Пацифике // Зоол. журн. — 1992. — Т. 71, № 9. — С. 22–32.
9. Темных О.С. Морфологическая дифференциация минтая в западной части Берингова моря и тихоокеанских водах Камчатки // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, вып. 2. — С. 204–212.
10. Temnykh O.S. Spatial Ecologo-Morphological Differentiation of Pink Salmon in the Sea of Okhotsk During Anadromous Migration: NPAFC Doc. 109. — Vladivostok, Russia, TINRO, 1994. — 17 p.

11. Темных О.С., Питрук Д.Л., Радченко В.И., Ильинский Е.Н. Морфологическая и биологическая дифференциация горбуши в период анадромных миграций // Изв. ТИНРО. — 1994. — Т. 116. — С. 60–74.
12. Temnykh O.S., Radchenko V.I. The growth of walleye pollack and structure of the scale in the first year of its life // NOAA Technical Report NMFS 126 "Ecology of the Juvenile Walleye Pollock, Theragra chalcogramma", 1996. — P. 105–108.
13. Темных О.С. Пространственная эколого-морфологическая дифференциация горбуши в Охотском море во время анадромных миграций // Биол. моря. — 1998. — Т. 23, № 2. — С. 107–114.
14. Темных О.С. Экология и пространственная дифференциация азиатской горбуши во время анадромных миграций // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 55–71.
15. Шунтов В.П., Темных О.С. Пространственная дифференциация азиатской горбуши во время анадромных миграций. Сообщение 1. Численность, распределение в море и миграции горбуши летом 1995 г. // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, вып. 6. — С. 808–816.
16. Шунтов В.П., Темных О.С. Пространственная дифференциация азиатской горбуши во время анадромных миграций. Сообщение 2. Региональные отличия в соотношении полов и гонадосоматическом индексе // Вопр. ихтиол. — 1997. — Т. 37, вып. 2. — С. 189–195.
17. Шунтов В.П., Темных О.С. Пространственная дифференциация азиатской горбуши во время анадромных миграций. Сообщение 3. Региональные различия размерно-весовых и морфометрических показателей горбуши // «Вопр. ихтиологии». — 1997. — Т. 37, вып. 3. — С. 307–315.
18. Темных О.С., Подлесных А.В., Малинина М.Е. Дифференциация анадромных миграционных потоков горбуши четных поколений в Охотском море // «Изв. ТИНРО». — 1997. — Т. 122. — С. 131–151.
19. Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С. Биологические ресурсы дальневосточных морей дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 3–15.
20. Temnykh O.S. Primorye Pink Salmon Growth at High and Low Abundance // NPAFC. Technical Report. — Vancouver, Canada, 1998. — P. 20–21.
21. Темных О.С. Рост приморской горбуши (*O. gorbuscha*) в периоды высокой и низкой ее численности // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, вып. 2. — С. 219–223.

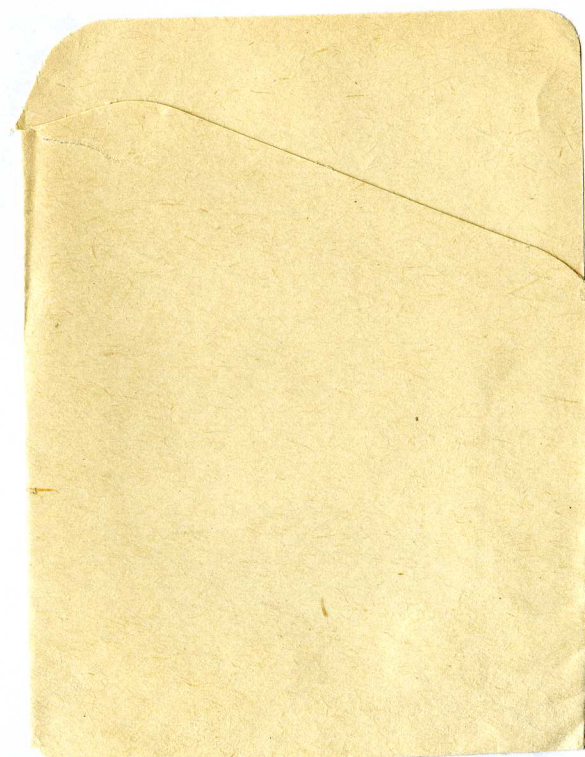
22. **Темных О.С.** Региональная и межгодовая изменчивость склеритограмм чешуи азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 375–391.
23. Шунтов В.П., **Темных О.С.**, Мельников И.В. На лососевой путине-99 могут быть неожиданности // «Рыбное хоз-во». — 1999. — № 3. — С. 36–38.
24. Шунтов В.П., **Темных О.С.**, Мельников И.В. В 2000 г. опять будет много горбуши // Рыб. хоз-во. — 2000. — № 2. — С. 20–21.
25. **Темных О.С.** Опыт прогнозирования подходов горбуши в Охотском море по данным морских траловых съемок // Вопр. рыболовства. — 2001. — Т. 2, № 1 (5). — С. 140–153.
26. **Темных О.С.** Горбуша 2001 года: где, сколько? // Рыб. хоз-во. — 2001. — № 2. — С. 27–28.
27. **Темных О.С.**, Мельников И.В., Вайтукевич Д.В. Учет сеголетков горбуши в Охотском море и перспективы путины в 2002 г. // Рыб. хоз-во. — 2002а. — № 2. — С. 31–32.
28. **Temnykh O.S.**, Marchenko S.L. Variability of the pink salmon sizes in connection with abundance of Okhotsk sea stocks // PICES Sci. Rep. — 2002. — № 20. — P. 29–34.
29. **Темных О.С.** Изучая тихоокеанских лососей // ТИНРО-75 лет (от ТОНС до ТИНРО-центра). — Владивосток: ТИНРО-центр, 2000. — С. 166–176.
30. **Темных О.С.**, Голованов И.С., Марченко С.Л. Особенности роста охотоморской горбуши в связи с динамикой ее численности // Изв. ТИНРО. — 2002б. — Т. 130. — С. 898–903.
31. Мерзляков А.Ю., **Темных О.С.** Динамика состава пелагического ихтиоценоза Охотского моря в связи с миграциями рыб различных экологических и географических группировок // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1215–1227.
32. **Temnykh O.S.**, Volvenko I.V., Osipov E.V. Method and technique of the trawl sampling used during the research cruise of u/v "TINRO" salmon survey in the Bering Sea in 2002: NPAFC Doc. 645. — 2002. — 5 p.
33. **Temnykh O.S.**, Melnikov I.V. Spatial Distribution and Abundance of Pacific salmon in the Southern Okhotsk Sea in fall 2001 (results of 2001 salmon cruise of r/v "TINRO"): NPAFC Doc. 644. — 2002. — 11 p.
34. Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Дулепова Е.П., Волков А.Ф., **Темных О.С.** и др. Результаты мониторинга и экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей (1998–2002 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 3–26.
35. **Темных О.С.**, Старовойтов А.Н., Глебов И.И. и др. Тихоокеанские лососи в пелагических сообществах южной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 112–153.
36. Шунтов В.П., **Темных О.С.** К итогам лососевой путины-2002 на Дальнем Востоке и ее прогнозированию: не знаем или не умеем? // Рыб. хоз-во. — 2003. — № 1. — С. 25–27.
37. Свиридов В.В., Глебов И.И., Старовойтов А.Н., **Темных О.С.**, Сулова П.Д. Различия в оценках обилия некоторых массовых видов рыб эпипелагиали дальневосточных морей по данным дневных и ночных тралений // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 134. — С. 21–45.
38. Murhy J., **Temnykh O.S.**, Azumaya T. Trawl Comparisons and Fishing Power Corrections for the F/V Northwest Explorer, R/V TINRO, and R/V Kaiyo Maru during the 2002 Basis Survey: Doc. NPAFC № 728. — 2003. — 8 p.
39. **Temnykh O.S.**, Starovoytov A.N., Glebov I.I. et al. The results of trawling survey in the epipelagic layer of the Russian Economic Zone in the Bering Sea During September–October, 2002: NPAFC Doc. № 682. — 2003.
40. Sviridov V.V., **Temnykh O.S.**, Glebov I.I. et al. Differences of major fish species abundance estimates in the epipelagic layer of the Russian Far Eastern seas based on data of daytime and nighttime trawlings: NPAFC Doc. 683. — 2003. — 21 p.
41. **Темных О.С.**, Глебов И.И., Найдено С.В. и др. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 28–44.
42. Свиридов В.В., **Темных О.С.**, Панченко Е.А. Межгодовая динамика биологических показателей и структуры чешуи анадырской кеты // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138.
43. Шунтов В.П., **Темных О.С.** Взгляд на лососевую путину—2004 через призму итогов изучения и промысла лососей в 2003 г. // Рыб. хоз-во. — 2004. — № 2. — С. 26–27.
44. Шунтов В.П., **Темных О.С.** Превышена ли экологическая емкость Северной Пацифики в связи с высокой численностью лососей: мифы и реальность // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 138.

Материалы конференций и симпозиумов:

45. Shuntov V.P., Radchenko V.I., Dulepova E.P., **Temnykh O.S.** On the beginning of large reformation in communities of plankton and nekton of the far eastern seas // Abstracts of the Second Annual Meet. PICES. — Seattle, Washington, 1993. — P. 35.
46. **Temnykh O.S.** Spatial Pink Salmon Differentiation During Anadromous Migration in Connection with Climatic-Oceanological Reorganization in the Far-Eastern Sea // Abstracts of the Third Annual Meet. PICES. — Nemuro, Hokkaido, Japan, 1994.

47. **Temnykh O.S.** Problems of pink salmon differentiation on a structure of scale during sea migration at a different level of abundance // Abstracts of Workshop on the Okhotsk Sea and Adjacent Areas. — Vladivostok, Russia, 1995. — P. 66.
48. **Temnykh O.S.** The peculiarities of Asia pink salmon growth at different abundance // Abstracts of the IV Annual Meet. PICES. — Qingdao, China, 1995. — P. 66.
49. **Temnykh O.S.** Morphological and ecological pink salmon differentiation during anadromous migration // Abstracts of Intern. Symp. "Assesment and Status of Pacific Salmonid Stocks". — Sapporo, Japan, 1996. — P. 70.
50. Shuntov V.P., Radchenko V.I., Dulepova E.P., **Temnykh O.S.** Biological resources of the Far Eastern Seas and North-Western Pacific: the Structure of pelagic and demersal communities, up-to-date state, tendencies of long-term dynamics // Abstracts of Second World Fisheries Congress. — Brisbane, Australia, 1996. — P. 11.
51. Shuntov V.P., Radchenko V.I., Dulepova E.P., **Temnykh O.S.** Salmon in ecosystems of the Far Eastern Seas and North-Western Pacific // Abstracts of Second World Fisheries Congress. — Brisbane, Australia, 1996. — P. 10–11.
52. Шунтов В.П., Дулепова Е.П., **Темных О.С.** Современный статус и тенденции многолетней динамики биологических ресурсов дальневосточных морей // Тез. докл. 1-го конгр. ихтиологов России. — М.: ВНИРО, 1997. — С. 97–98.
53. **Темных О.С.** Пространственная дифференциация азиатской горбуши в период морских миграций // Тез. докл. 1-го конгр. ихтиологов России. — М.: ВНИРО, 1997. — С. 52.
54. **Темных О.С.** Региональные и межгодовые особенности склеритограмм чешуи горбуши рек северного побережья Охотского моря // Тез. докл. регион науч. конф. «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее». — Магадан, 1998. — Т. 1. — С. 95.
55. **Temnykh O.S.** Method of scleritogram in identification of the Okhotsk Sea pink salmon regional stocks // Abstr. Intern. Symposium NPAFC. — Juneau, Alaska, USA, 1999
56. **Temnykh O.S.** Interannual and long-term dynamics of epipelagic fish communities in the southern Okhotsk Sea in connection with migrations of common nekton species // Abstracts of the X Annual Meet. PICES. — Victoria, B.C., Canada, 2001. — P. 42.
57. **Temnykh O.S.** Variability of the pink salmon sizes in connection with abundance of Okhotsk sea stocks // Abstracts of the X Annual Meet. PICES. — Victoria, B.C., Canada, 2001. — P. 171.

58. **Темных О.С.,** Глебов И.И., Найдено С.В. и др. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Тез. докл. Междунар. конф. «Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход». — Владивосток: ТИНРО-центр, 2003. — С. 38–40.
59. **Temnykh O.S.,** Glebov I.I., Naydenko S.V. et al. Current state of the Pacific salmon in the pelagic communities of the Far Eastern Seas // Abstr. International Symposium "Quantitative ecosystem indicators for fisheries management". — Paris, France, 2004. — P. 31–32.
60. Shuntov V.P., **Temnykh O.S.** Did North Pacific ecological capacity over in connection with salmon high abundance? Myths and reality // Abstracts of International Workshop "BASIS-2004: Salmon and Marine Ecosystems in the Bering Sea and Adjacent Waters". — Sapporo, Japan, 2004.



ат 60х90/ 16
 № 26.
 ТИНРО-Центр»
 дная, 10