

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

УДК 597.552.511–15(265.5)

«Сомневаться бесполезно. Сомневаясь, мы приходим к исследованию; исследуя, достигаем истины».

Аристотель

«Главное препятствие познания истины есть не ложь, а подобие истины».

Л.Н. Толстой

«Как ни странно, самые твердые, непоколебимые убеждения — самые поверхностные. Глубокие убеждения всегда подвижны».

Л.Н. Толстой

«Наука всегда оказывается неправа. Она никогда не решит вопроса, не поставив при этом десятка новых».

Б. Шоу

В.П. Шунтов, О.С. Темных, О.А. Иванов*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**ОБ УСТОЙЧИВОСТИ СТЕРЕОТИПОВ В ПРЕДСТАВЛЕНИЯХ
О МОРСКОЙ ЭКОЛОГИИ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ
(ONCORHYNCHUS SPP.)**

С критических позиций рассматриваются некоторые представления в современных публикациях о морской экологии тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.), которые утвердились еще во второй половине прошлого столетия. Они касаются абсолютизации значения температуры на поверхности моря в распространении лососей и при формировании урожайности их поколений, выводов о дефиците пищи (особенно в зимний период) и жесткой конкуренции за нее, «подавлении» горбушей других видов лососей и собственных смежных поколений, ограниченности экологической емкости океанической субарктической пелагиали для лососей, нарушении структуры эпипелагических сообществ экосистем Северной Пацифики в связи с искусственным воспроизводством кеты и т.д. Большую часть этих представлений не подтвердили многолетние комплексные экспедиции ТИНРО-центра, которые в дальневосточных морях и сопредельных водах Северной Пацифики были начаты в 1980-е гг. и продолжаются в настоящее время. Они показали, что тихоокеанские лососи весьма экологически пластичные виды с более широким относительно прежних представлений диапазоном температуры обитания, способные совершать значительные

* Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Темных Ольга Сергеевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: temnykh@tinro.ru; Иванов Олег Альбертович, доктор биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: oliv@tinro.ru.

Shuntov Vyacheslav P., D.Sc., professor, principal researcher, e-mail: cheblukova@tinro.ru; Temnykh Olga S., D.Sc., principal researcher, e-mail: temnykh@tinro.ru; Ivanov Oleg A., D.Sc., head of laboratory, e-mail: oliv@tinro.ru.

вертикальные миграции, при которых они свободно пересекают температурные скачки и разнородные водные массы. Имея широкие пищевые спектры и обитая в рассеянном (некосячном) состоянии во время морского и океанического нагула, они успешно восполняют свой рацион на обширных акваториях даже с относительно невысокими концентрациями кормовых организмов (макропланктон и мелкий нектон). Биомасса всех видов тихоокеанских лососей в Северной Пацифике не превышает 4,0–5,0 млн т (в российских водах не более 1,5–2,0 млн т). В то же время биомасса прочего нектона составляет несколько первых сотен миллионов тонн. На долю лососей от потребления пищи всем нектоном в разные годы приходится в эпипелагиали западной части Берингова моря 1,0–5,0 %, в Охотском море — 0,5–1,0, в прикурильских океанических водах — менее 1,0, в восточнокамчатских океанических районах — 5,0–15,0 %. Таким образом, тихоокеанские лососи в трофических сетях субарктических вод занимают относительно скромное место. Следовательно, ни горбуша, ни кета не могут считаться ответственными за крупные экосистемные перестройки и волны численности других массовых видов нектона.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, температура, кормовая база, пищевая конкуренция, экологическая емкость, динамика численности, прогнозы, урожайность поколений.

Shuntov V.P., Temnykh O.S., Ivanov O.A. On steadyness of stereotypes in conceptions on marine ecology of pacific salmons (*Oncorhynchus* spp.) // *Izv. TINRO*. — 2017. — Vol. 188. — P. 3–36.

Some conceptions on marine ecology of pacific salmons (*Oncorhynchus* spp.), established in the second half of the last century, are discussed from critical position, as overemphasizing of the sea surface temperature influence on distribution of salmons and formation of their year-classes strength, deficiency of food (particularly in winter time) and fierce competition for food, pink salmon «suppression» over other salmon species and own adjacent generations, limited carrying capacity of the Subarctic zone for salmons, distortion of the epipelagic communities structure in the North Pacific by mass artificial reproduction of chum salmon, etc. Most of these ideas have not been confirmed by the data of long-term monitoring in complex marine expeditions conducted by Pacific Fish. Res. Center (TINRO) in the Far-Eastern Seas and adjacent North Pacific waters since the 1980s till nowadays. The data show that pacific salmons are very ecologically plastic species with wide temperature range of habitat. Salmons are able to considerable vertical migrations crossing easily the temperature gradient zones and different water masses. They have wide feeding spectra. Migrating dispersed, they successfully get their ration, even in vast areas with relatively low concentration of prey (macroplankton and small nekton). Total biomass of all species of pacific salmons in the North Pacific does not exceed 4–5 million tons (1.5–2.0 million tons in the Russian waters), whereas the stocks of other mass species of nekton are hundreds of millions of tons. The salmons consume 1.0–5.0 % of the total consumption by nekton in the epipelagic layer in the western Bering Sea, 0.5–1.0 % in the Okhotsk Sea, 5.0–15.0 % at East Kamchatka, and less than 1 % in the Pacific waters at Kuril Islands. So, the role of pacific salmons in trophic nets of the Subarctic waters is rather moderate. Therefore, neither pink salmon, nor chum salmon can be seriously considered as the species responsible for reorganization of large ecosystems and fluctuating of other mass nekton species.

Key words: pacific salmon, sea surface temperature, food supply, food competition, carrying capacity, population dynamics, fishery forecast, year-class strength.

Введение

Широкие исследования морского и океанического периодов жизни тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) начались только в середине 20-го столетия. Этому способствовал развернувшийся в то время крупномасштабный японский дрейфтерный промысел лососей в пределах значительной части субарктической Пацифики. Результаты накопленной в те годы информации по морской биологии лососей были обобщены североамериканскими и японскими учеными в объемной монографии «Salmon of the North Pacific Ocean» (Manzer et al., 1965). Эта книга кардинально изменила представления о биологии лососей в морской период жизни. В первую очередь это касалось выводов относительно океанической части ареалов лососей и закономерностей их распределения. Было выяснено, что все виды, кроме симы *O. masou*, имеют непрерывное океаническое распространение между азиатским и американским материками. В связи с этим достаточно вспомнить в целом солидную публикацию А.Г. Каганов-

ского (1949) о горбуше, в которой основные пути миграций этого вида показываются вдоль побережий, а зимовки азиатских стад предполагаются на небольших локальных участках между изотермами 5 и 10 °С — мористее о. Хонсю и южнее западной части Алеутской гряды. Двумя годами раньше вышла монография П.Ю. Шмидта (1947), в которой говорится о миграциях лососей только вдоль побережий (где метили, там и имели возвраты). Эти примеры приведены не с целью подчеркнуть ограниченность представлений ранних исследователей. Просто тогда еще не проводились широкие биологические исследования в открытых водах океана.

Казалось бы, в настоящее время, после того как в океане отработало большое количество экспедиций (в том числе промысловых), на тему морских и океанических контуров ареалов тихоокеанских лососей и их ландшафтного распределения принципиальных расхождений во взглядах быть не должно. Однако даже в 2012 г. встречались такие невероятные высказывания: «Значительную часть жизненного цикла лосося проводят вблизи берегов, что характерно как для только что скатившейся молодежи, так и для неполовозрелых и созревающих взрослых рыб, мигрирующих через прибрежные воды на нерест в родные водоемы для воспроизводства» (Карпенко и др., 2012, с. 165). Но ведь давно и хорошо известно, что даже виды с коротким морским периодом жизни (горбуша, сима, кижуч) в прибрежье живут меньше, чем в глубоководных районах морей и океанов. Только сима не распределяется далеко в океан, но и она не является прибрежным видом. По контурам нагульной части ареала она может квалифицироваться как дальненеритический вид. Что касается кеты, нерки и чавычи, большинство особей которых проводит в океанических ландшафтах по нескольку лет, то у них прибрежная часть жизни вообще очень короткая. Эти виды, а также горбуша и кижуч после ската и перераспределения с шельфа в глубоководные районы ведут образ жизни, характерный для океанических видов, т.е. на этом этапе онтогенеза они могут квалифицироваться как океаническая жизненная форма (Шунтов, Темных, 2008, 2011а).

С середины 1970-х гг. под эгидой Северотихоокеанской рыболовной комиссии (INPFC) по каждому виду тихоокеанских лососей были опубликованы обобщающие обзорные сводки. Среди них полнотой новых данных выделялась монография по горбуше (Takagi et al., 1981). Наконец, на базе этих сводок в 1991 г. вышел фундаментальный труд «Pacific Salmon Life Histories». Как и ранее, в очерках по каждому виду в этом издании наряду с пресноводным и эстуарным этапами приводится много сведений по морскому периоду жизни лососей.

Начало изучения морского периода жизни тихоокеанских лососей в России (СССР) всецело связано с именем И.Б. Бирмана, который начал исследования с помощью дрейфтерных сетей в 1950-е гг. Результаты изучения он обобщил, помимо статей, написанием монографии «Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей» (Бирман, 1985).

В упомянутых выше трудах японских и североамериканских специалистов имеются ссылки и на российские публикации, но в основном по пресноводному этапу жизни лососей. И.Б. Бирман лучше других в России был осведомлен о результатах, полученных иностранными учеными, при этом он принял многое из их представлений и по морской экологии лососей. Однако, будучи высокообразованным и с широким кругозором научных интересов человеком, он достойно представлял на Дальнем Востоке и достижения московской научной школы, связанной с именем Г.В. Никольского. В этом была его сила (быть на уровне передовых представлений того времени), но, как теперь можно судить, и слабость — верность формально логичным, но не доказанным постулатам по целому ряду вопросов биологии рыб. Круг таких постулатов после Г.В. Никольского был расширен и другими ихтиологами, включая И.Б. Бирмана и его учеников.

К таким постулатам, имеющим отношение к морской экологии тихоокеанских лососей и динамике их численности вообще, которые десятилетиями исповедуют многие ученые России и других стран, на наш взгляд, могут быть отнесены:

- приоритетность косвенных, а не количественных данных о численности и биомассе рыб и их кормовой базе (из-за трудности или невозможности их оценки) при

изучении лимитирующих факторов численности и различных биологических показателей рыб — темпе роста, плодовитости, времени полового созревания, составе и величине пищевых рационов;

- абсолютно преобладающее значение поверхностной температуры воды для распределения (в том числе контуры ареалов) и миграции лососей;
- влияние солёности на распределение лососей за пределами шельфа;
- определяющее воздействие температурного режима на морскую смертность лососей, особенно молоди в течение первой после ската зимовки;
- предпочтение при сезонных перемещениях миграций по течению, в результате чего формируются миграционные пути;
- перенесение на лососей, живущих в открытых водах в рассеянном состоянии, представлений, полученных при изучении косячных рыб. Крайним выражением этих взглядов являются утверждения о стайном образе жизни этих рыб за пределами прибрежья;
- перенесение на трофологию и пищевые отношения (внутри- и межвидовые) лососей, нагуливающих на морских и океанических акваториях (миллионы квадратных километров), представлений, полученных при изучении рыб из ограниченных по площади внутренних водоёмов (озера, реки, водохранилища, мелководные внутренние моря);
- акценты при изучении конкуренции тихоокеанских лососей за пищу на отношения в пределах рода *Oncorhynchus* без учёта потребления той же кормовой базы другими представителями нектона;
- представления об ограниченности кормовой базы тихоокеанских лососей в морской и океанический периоды их жизни. С этим связаны заключения об ограниченной экологической ёмкости субарктической эпипелагиали Северной Пацифики для этих рыб;
- жесткие конкурентные отношения за пищу между рыбами в морях и океане и в том числе между видами тихоокеанских лососей;
- отрицательное влияние на базе конкуренции за пищу и даже «подавление» горбушей собственных смежных поколений, а также других лососей;
- представления о том, что горбуша и кета являются примером принципа конкурентного взаимоисключения Гаузе. При этом утверждается, что горбуша «подавляет» кету, вынуждая ее переключаться (добровольно!) на некалорийную пищу, в результате чего у нее происходит размягчение мышц, разрушение структуры и эффективности работы ее внутренних систем и повышенная смертность;
- количество мягкотелой кеты является показателем заполнения экологической ёмкости пелагиали субарктической Пацифики лососями;
- отрицательное влияние на базе конкурентных отношений японской искусственной кеты на других лососей. Переполнение в связи с этим экологической ёмкости пелагиали лососями, а также нарушение структуры и функционирования нектонных сообществ в целом;
- плотностной фактор во время морского и океанического нагула лежит в основе формирования размерно-возрастных характеристик популяций лососей;
- решающее значение смертности в открытых водах морей и океана при формировании численности поколений и масштабов нерестовых подходов;
- возможность существенного влияния через стратосферные связи климато-океанологических аномалий в других океанах и полушариях на условия нагула и морскую смертность избранных дальневосточных стад лососей. При этом принимается, что температурные и «хлорофилловые» показатели могут быть индикаторами условий обитания лососей в субарктических водах Северной Пацифики, в том числе за пределами районов основных концентраций этих рыб;
- признание, что наиболее эффективным методом познания морской экологии тихоокеанских лососей, закономерностей динамики их численности, прогнозирования масштабов нерестовых подходов и рационального использования ресурсов этих рыб

является научный дрифтерный промысел. А наиболее эффективным критерием при этом является улов лососей в экземплярах на стандартную сеть.

Перечисленные представления относительно морской экологии тихоокеанских лососей в той или иной мере фигурируют в огромном количестве статей и обобщающих работ (Андриевская, 1975; Бирман, 1985*, 2004; Карпенко, 1998; Гриценко и др., 2001а, б; Ерохин, 2002, 2007; Кловач, 2003; Варнавская, 2006; Тананаева, 2007; Котенев и др., 2010, 2014, 2015; Современное состояние экосистемы..., 2010; Справочные материалы..., 2010; Волобуев, Марченко, 2011; Карпенко и др., 2012, 2013; Фигуркин, 2014; Бугаев, 2015а, б; Бугаев, Тепнин, 2015; Чистякова, 2015; Чистякова, Бугаев, 2016; и мн. др.).

Подобные взгляды распространены и среди североамериканских и японских ученых. Однако в настоящей статье мы ограничиваемся в основном анализом российских публикаций.

Начатые в 1980-е гг. ТИНРО-центром крупномасштабные экосистемные исследования биологических ресурсов с охватом всей дальневосточной экономической зоны еще в конце прошлого столетия во многом изменили представления о масштабах макросообществ и их био- и рыбопродуктивности (а также сырьевой базы рыболовства) в ее водах. Они оказались существенно более значительными относительно сложившихся представлений (Шунтов и др., 1993, 2007, 2010а–д; Волков, 1996; Шунтов, 2000, 2001, 2016а; Дулепова, 2002). В результате существенно расширились представления о составе, структуре и динамике пелагических и донных сообществ, а также лимитирующих факторах, определяющих изменение численности массовых видов и групп гидробионтов, в том числе тихоокеанских лососей. При этом принципиальное значение в отношении лососей имеет тот факт, что новые данные в основном не подтвердили значительную часть перечисленных выше сложившихся представлений о морской экологии этих рыб (распределение, миграции, численность и факторы, ее определяющие, широкий круг трофологических аспектов, место и роль в пелагических биоценозах, современный статус и методы прогнозирования численности поколений, а также масштабы подходов на нерест к промысловым районам). Новым данным и разногласиям при толковании закономерностей в морской экологии лососей посвящено большое количество публикаций, в том числе крупных обобщений (Дулепова, 2002; Темных, 2004; Темных и др., 2004; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Шунтов, Темных, 2008, 2011а; Волков, 2009, 2014, 2016; Найдено и др., 2010; Шунтов и др., 2010а–д; Заволокин, 2011, 2014; Заволокин и др., 2014а, б; Найдено, Хоружий, 2014; Найдено, Темных, 2016; и мн. др.).

Как видно из солидного списка перечисленных выше статей и книг, их большая часть увидела свет в последние 10–15 лет, т.е. работы с разными представлениями выходили в один и тот же период. В публикациях, основанных на современных результатах комплексных исследований, сложившиеся взгляды рассматривались критически, при этом аргументированно (т.е. с привлечением многочисленных фактических данных) ставились под сомнение. В публикациях с прежними взглядами новые представления чаще всего только упоминались. Лишь в книге В.И. Карпенко с соавторами (2012) в противовес данным комплексных исследований ТИНРО-центра четко прослеживается позиция отстоять прежние представления и подчеркнуть исключительный историче-

* Представления И.Б. Бирмана (1985) об экологии тихоокеанских лососей были поддержаны абсолютным большинством ихтиологов. Однако в изданной в 1985 г. после его кончины монографии Б.Б. Вронским, который длительное время курировал исследования лососей в КамчатНИРО и редактировал монографию, «подстранично» было сделано 40 примечаний и комментариев. В них редактор подчеркивал более сложный характер влияния температуры на размеры и созревание лососей. Также он полагал, что высокая степень пищевого сходства между видами может свидетельствовать о хорошей обеспеченности пищей, а не о напряженности пищевых отношений. Сомневался редактор и в серьезном воздействии горбуши на кету. Не принимал объяснения двухлетней периодичности темпа роста чавычи пищевыми конкурентными отношениями с высокочисленными поколениями горбуши.

ский вклад сотрудников КамчатНИРО в изучение морского и океанического периодов жизни тихоокеанских лососей. Первым автором настоящей статьи основные постулаты этой монографии были критически рассмотрены в специальной рецензии (Шунтов, 2014), а также были опубликованы критические рецензии еще на две монографии сотрудников из КамчатНИРО (Шунтов, 2010, 2016б).

Устаревшие представления, т.е. без учета новых данных, полученных в десятках комплексных экспедиций ТИНРО-центра, повторяются в печати до настоящего времени. Это заставляет нас вернуться к обсуждению некоторых вопросов по морской экологии тихоокеанских лососей, которые имеют прямое отношение к теме основополагающих лимитирующих факторов среды.

Температура воды

Данный фактор, как правило, привлекается для обоснования границ ареалов, сезонного распределения и урожайности (через смертность) поколений лососей. При этом уже в течение многих десятилетий используются в основном значения поверхностной температуры воды. Эта тенденция возникла в первой половине прошлого столетия, так как в то время считали, что лососи живут в тонком приповерхностном слое. В настоящее время общеизвестно, что лососи легко проникают на глубины всей или почти всей толщи эпипелагиали, а чавыча — даже на несколько сотен метров. При вертикальных перемещениях они свободно пересекают слой температурного скачка, опускаясь в холодные слои воды, а в некоторых ситуациях это бывает вообще жизненно необходимым. К примеру, кета, идущая в летне-осенний период на нерест в реки южной части Японии и Корейского полуострова, где поверхностные температуры достигают 20 °С и более, эту проблему решает, опускаясь в нижнюю эпипелагиаль. Зимой, когда поверхностные воды не только высоко-, но и нижебореальных районов сильно охлаждаются (в том числе до отрицательных значений), оставшиеся здесь лососи опускаются в более теплые слои, в том числе в воды нижней части шельфа и края свала глубин. Имеющиеся на этот счет опубликованные сведения по Берингову и Японскому морям, а также по прикурильским водам были обобщены в двухтомнике авторов (Шунтов, Темных, 2008, 2011а).

Отмечаемые во многих публикациях предпочитаемые или лимитирующие обитание значения температуры (только в пределах положительных значений) у разных видов относятся исключительно к поверхности моря (их обзор дан в монографии В.П. Шунтова и О.С. Темных (2008)). В связи с изложенным выше о вертикальном распределении этих рыб и новых данных многих экспедиций ТИНРО-центра (работавших во все сезоны) вряд ли приводимые разными авторами видовые диапазоны температуры и ранжирование видов по тепло- или холодолюбивости можно абсолютизировать в качестве основополагающего экологического фактора. Так, В.И. Карпенко с коллегами (2012), повторяя взгляды других более ранних авторов, недавно вновь утверждали, что горбуша — один из самых теплолюбивых видов тихоокеанских лососей. Это тем более удивительно, что еще в 1990-е гг. в нескольких экспедициях ТИНРО-центра в разгар зимы в суровом Охотском море были оконтурены значительные концентрации сеголеток горбуши. Температура воды при этом составляла 0,5–2,5 °С, а местами даже минус 0,5 °С. При отрицательной температуре здесь также отмечались единично кижуч и чавыча (Шунтов, Темных, 2008). Вообще считается, что по характеру распределения в море наиболее теплолюбив кижуч (5–15 °С). В океане он действительно большей частью держится в целом южнее других видов и мигрирует летом позднее их. Однако при подходе к Курильским островам часть его особей донагуливается в холодных прикурильских апвеллингах. И как быть в связи с особой теплолюбивостью в отношении так называемого зимнего кижуча?

В связи с широким распространением представлений о пагубном влиянии отрицательных аномалий температуры (см. ниже) на обменные процессы и в целом на выживаемость лососей в зимний период повторим данные о размерах сеголеток горбуши, полученные в цикле осенне-зимних съемок в 1980–1990-е гг. при их откочевке в океан

(табл. 1). Видно, что размеры сеголеток в большинстве случаев были несколько крупнее в более холодной воде Охотского моря. Частично это может быть объяснено тем, что первыми в океан могли уходить более мелкие особи, характерные для летней формы северных стад (Шунтов, Темных, 2008). Но сам факт обилия молоди кондиционных размеров в суровом море в позднесеннее и зимнее время исключает драматизацию событий в связи с одним (в данном случае температурным) фактором.

Таблица 1

Преобладающие размеры и средняя длина молоди горбуши при откочевке из Охотского моря в прикурильские воды Тихого океана (Шунтов, Темных, 2008)

Table 1

Prevailing size and average length of pink salmon juveniles during migration from the Okhotsk Sea to the Pacific waters at Kuril Islands (Шунтов, Темных, 2008)

Дата и район	Преобладающие размеры, см	Средняя длина, см	Кол-во рыб, экз.
Ноябрь 1993 г. Охотское море	23–27	24,9	807
Ноябрь 1993 г. Тихий океан	22–26	24,2	286
Ноябрь 1987 г. Тихий океан	23–27	25,3	1877
Декабрь 1986 г. Тихий океан: – в полосе 60 миль от Курильских островов; – в открытых водах до 155° в.д.	25–29 23–27	26,7 25,0	5319 2587
Конец ноября — начало декабря 1994 г. Охотское море	26–30	28,1	5983
Ноябрь 1994 г. Тихий океан	24–28	25,9	978
Январь 1995 г. Охотское море	26–31	28,8	2048
Январь 1995 г. Тихий океан	26–31	27,8	2332

В развитие затронутой темы дополнительно приведем также оставленные без внимания лососевыми специалистами некоторые результаты лососевых съемок ТИНРО-центра в прикурильских водах в конце зимы — начале весны 2009–2011 гг., т.е. перед началом преданадромных перемещений (рис. 1–3). Эти съемки по объективным причинам выполнялись только за пределами российской 200-мильной зоны. На ее границе температура воды в верхней эпипелагиали составляла 2–4 °С. Непосредственно в зоне, т.е. ближе к Курильским островам, она была, несомненно, ниже. Однако видно, что и на границе наиболее холодных вод уловы горбуши не уступали уловам в сопредельных с востока водах с более высокой температурой. Не просматривается и явного тяготения ее к определенным водным массам. Из этого следует, что горбуша при необходимости имеет большие возможности для маневров и перераспределения в более теплые воды. Представляет в связи с этим интерес и распределение в это время горбуши по глубинам. В 2009 г. при тралении по горизонтам средний улов за час составил: 0–30 м — 44,0 экз., 30–60 м — 23,7, 60–90 м — 35,0, 90–120 м — 16,0, 120–150 м — 1,0 экз.

Издавна общепризнанным и аргументированным считается, что урожайность поколений лососей изначально закладывается в местах размножения в длительный пресноводный период (от эмбриогенеза до ската в море), а также в неритической зоне, где происходит адаптация к морской среде. Окончательная численность поколений и их биомасса формируются в открытых водах морей и океане. Однако ихтиологи, не говоря уже о климатологах и морских гидрологах, деятельность которых не связана с изучением двух первых этапов онтогенеза (в пресных и неритических водах) лососей, в последние годы как численность подходов, так и уловы лососей всецело связывают с океаническим периодом жизни этих рыб. В этом смысле особую настойчивость

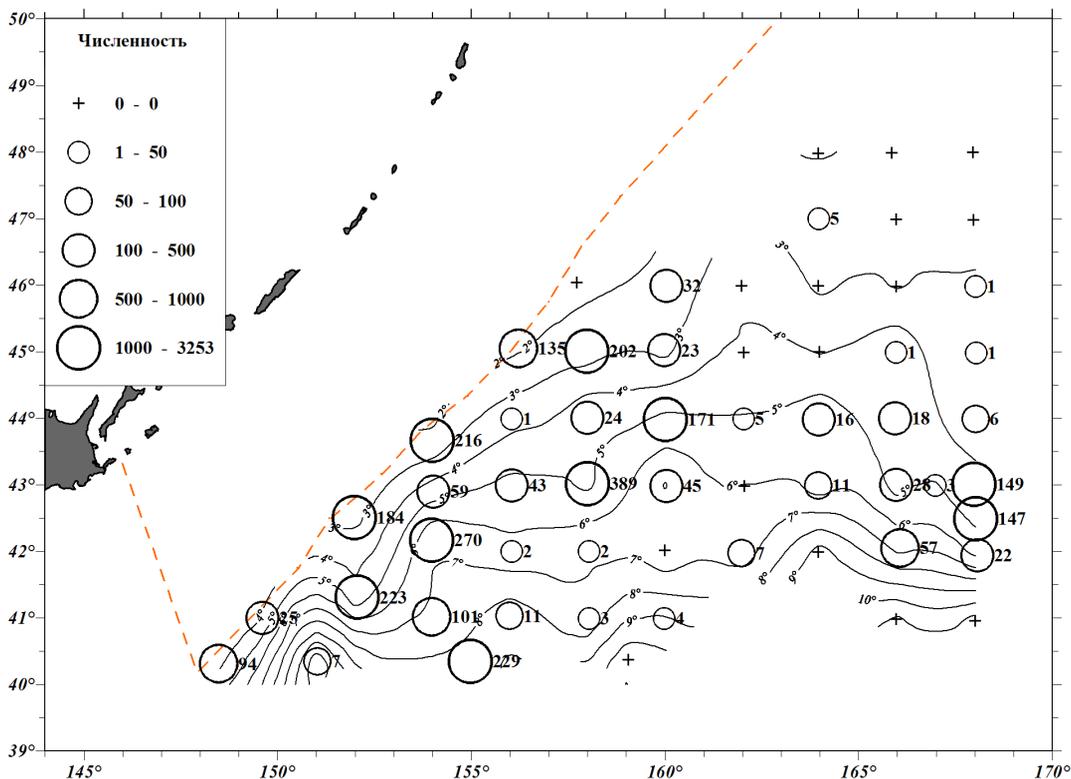


Рис. 1. Пространственное распределение численности нагульной горбуши в западной части зоны Субарктического фронта 20.03–17.04.2009 г. Цифры — улов, экз./час. трал.; изолинии — температура воды на поверхности, °С (Старовойтов и др., 2010)

Fig. 1. Spatial distribution of pink salmon (ind./km²) in the western part of the Subarctic Front zone on March 20 — April 17, 2009. Numbers — CPUE (ind. per a hour trawling); contour lines — SST (°C) (Старовойтов и др., 2010)

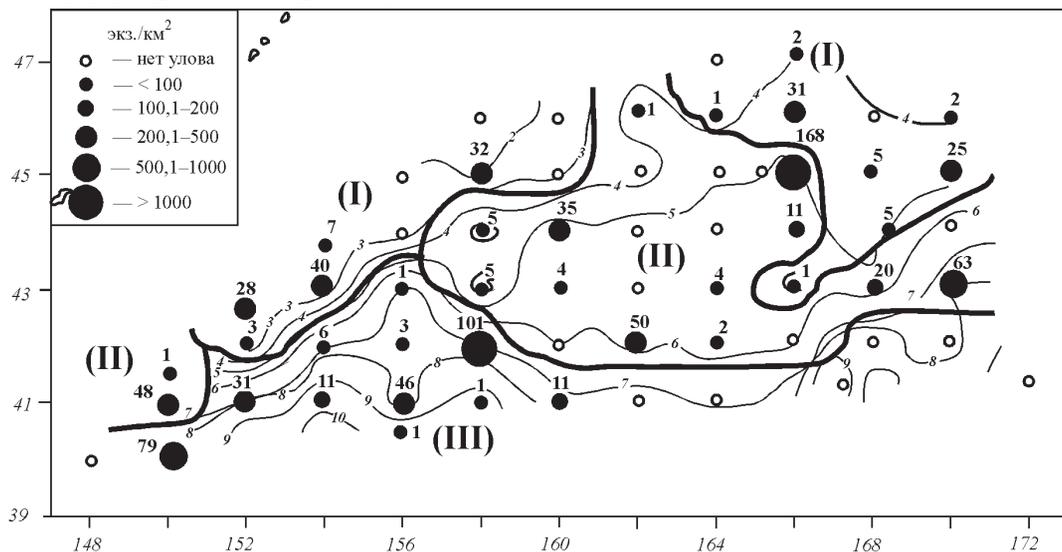


Рис. 2. Пространственное распределение численности нагульной горбуши в западной части зоны Субарктического фронта 15.02–15.04.2011 г. (слой 0–30 м), экз./км². Цифры — улов, экз./час. трал.; изолинии — температура воды на поверхности. Жирной линией выделены структурные зоны: (I) — субарктическая, (II) — зона смешения, (III) — субтропическая (Глебов и др., 2011)

Fig. 2. Spatial distribution of pink salmon (ind./km²) in the western part of the Subarctic Front zone on February 15 — April 15, 2011 (0–30 m layer). Figures — CPUE (ind. per a hour trawling), contour lines — SST (°C), bold lines divide the structural zones: Subarctic (I), mixing (II), Subtropical (III) (Глебов и др., 2011)

Однако осенью 2015 г. экспедиция ТИНРО-центра выполнила тотальный учет посткатадромной молодежи лососей в Охотском море перед ее выходом в океан, в том числе сеголеток горбуши. Было учтено 1,06 млрд экз. этого вида, т.е. солидный объем, обещающий успешную путину в 2016 г. Для примера напомним, что в 2011 г. при аналогичном учете численность горбуши была оценена в 0,95 млрд экз., а улов ее в Охотском море в 2012 г. составил 261 тыс. т. В 2012 г. было учтено 1,1 млрд экз. молодежи, а вылов составил 203 тыс. т. Исходя из этих соотношений мы (Шунтов и др., 2015) допускали, что вылов горбуши в Охотском море будет выше официального прогноза на 100–120 тыс. т, в результате чего общий вылов лососей по Дальневосточному бассейну превысит 400 тыс. т. Такого уровня добавка к возможному вылову горбуши называлась и в официальном обращении ТИНРО-центра к отраслевому совету при Росрыболовстве. Она не была принята в связи с заключением специалистов ВНИРО (составитель доктор биологических наук Н.В. Кловач), исходивших из данных климатического мониторинга условий зимнего обитания горбуши в океане (письмо ВНИРО в Росрыболовство № 99–04/282 от 15.03.2016 г.). В качестве главного аргумента в нем назывались привычные недоказанные, а следовательно, и сомнительные постулаты о зависимости нагула и смертности горбуши от аномалий поверхностной температуры осенью в морях, а зимой в океане. При этом подчеркивались отрицательные аномалии во второй половине зимы. Заметим, что зимний период 2015/2016 г. был действительно холодным, но не только в СЗТО, но и в морях, в частности в Японском. Однако выживаемость горбуши повсеместно была как минимум удовлетворительной, т.е. хорошая выживаемость наблюдалась у берингоморских, охотоморских и япономорских стад. А вылов этого вида по бассейну составил 264,8 тыс. т, т.е. на 119,0 тыс. т больше прогноза. Соответственно, в Охотском море выловили 178,7 тыс. т, или на 93,7 тыс. т больше прогнозного. И общий вылов лососей по Дальневосточному бассейну — 438,8 тыс. т — оказался выше прогнозного на 106,8 тыс. т.

Попутно заметим, что в 2016 г. по существу повторился сценарий 2013 г. Осенью 2012 г. численность сеголеток горбуши в Охотском море была оценена экспедицией ТИНРО-центра в 1128 млн экз., а прогноз на 2013 г. по береговым данным институтов НТО ТИНРО для этого бассейна ориентировал на вылов только 100 тыс. т. Наши предложения учесть данные морского учета сеголеток и увеличить прогноз на 100 тыс. т еще на стадии Лососевого совета не были приняты. Вылов горбуши этого поколения в 2013 г. составил в Охотском море 203,8 тыс. т, т.е. больше прогнозного на 103,8 тыс. т. Большая часть вылова пришлась на Сахалинскую область — 169,6 тыс. т и южные Курильские острова — 18,7 тыс. т (Шунтов и др., 2013).

Описанная выше ситуация с подходами в 2016 г. горбуши поколения 2014 года рождения наглядно демонстрирует не только сомнительность представлений специалистов ВНИРО, но также ущербность их основных методических подходов, состоящих в поиске совпадений в ходе и тенденциях различных климато-океанологических индексов и уловов рыб. При этом они выборочно оперируют уловами отдельных популяций, но в то же время, когда высвечиваются аналогичные тенденции в уловах и характеристиках среды, переносят их на суммарный улов горбуши всех стад и даже всех лососей (Котенев и др., 2014, 2015). А в качестве главного фактора принимаются аномалии поверхностной температуры в морях и океане: «Низкие уловы ... хорошо коррелируют с отрицательными аномалиями среднезимней ТПО» (Котенев и др., 2015, с. 145). Напротив, утверждается, что при положительных температурных аномалиях уловы растут*. Иногда такие совпадения действительно есть, однако чаще всего это наблюдается только у отдельных популяций или видов. У большинства же других видов и группировок динамика, как правило, бывает другой. Так, цитируемые авторы утверждают, что в 2012–2015 гг. начавшееся очередное похолодание уже привело к

* Значительные климатические аномалии, в том числе температурные, могут кардинально сказываться на успешности размножения в пресных водах. В данной статье эта тема не рассматривается в связи с тем, что она посвящена морской экологии лососей.

снижению общих уловов горбуши. Реальная же статистика свидетельствует о другом: 2012 г. — 292,4 тыс. т, 2013 г. — 241,1, 2014 г. — 147,6, 2015 г. — 162,8, 2016 г. — 264,8 тыс. т. Таким образом, за последние пять лет три года отличались высокими уловами, а два года — средними. К тому же следует подчеркнуть, что в разные годы основной вклад в общий улов вносили только отдельные районы: в 2012 г. — западная Камчатка и о. Итуруп, в 2013 г. — Сахалин, в 2014 г. — Сахалин, в 2015 г. — Карагинский залив, в 2016 г. — западная Камчатка, Карагинский залив, Сахалин и Амур.

Создается впечатление, что Б.Н. Котенев с соавторами (2014, 2015) не видят разницы между теплыми (холодными) эпохами и теплыми (холодными) годами. Дело в том, что в любую эпоху могут сформироваться урожайные и неурожайные поколения, что является следствием провинциальных различий в условиях среды и состоянии конкретных популяций лососей.

Подчеркнем — нельзя переносить выводы, полученные по одним видам и популяциям, на другие или на совокупную численность и уловы всех видов лососей. В этом смысле показательным является рис. 4. Следуя логике цитируемых выше авторов, можно обозначить границу снижения уловов лососей на границе первого и второго десятилетий текущего столетия и назначить его связь с различными индексами. Но, как видно на рис. 4, по существу основные тенденции на графике общего вылова лососей определяет главным образом горбуша. Численность и уловы других видов в последние годы не снижались, а у кеты и кижуча заметно увеличились. Это замечание относится и к толкованиям динамики численности и уловов всех лососей для Северной Пацифики в целом. Принимая общие уловы за показатель состояния стад лососей вообще, даже такие серьезные и ответственные ученые, как Л.Б. Кляшторин и А.А. Любушин (2005), вслед за другими авторами приняли временное понижение уловов в середине 1990-х гг. за начало глобального снижения численности в 60-летнем цикле. В реальности же после этого уловы и численность лососей с середины первого десятилетия текущего столетия значительно увеличились (рис. 4).

Следуя взглядам лидеров головного института — ВНИРО, ищут корреляции численности и уловов лососей с температурой в океане и другие исследователи. Так, Г.П. Ванюшин с соавторами (2015) всерьез делают заключение о наличии зависимости уловов горбуши на Сахалине и южных Курильских островах от мартовской поверхностной температуры воды в реперной зоне в СЗТО (47–49° с.ш. 171–174° в.д.). Они считают, что данная акватория является общей для зимнего обитания горбуши восточного Сахалина и южных Курильских островов. Нелепость этой ситуации состоит в том, что данная реперная зона находится далеко (к северу и северо-востоку) от района обитания горбуши зимой, в том числе рассматриваемых стад.

Более основательно, чем Г.П. Ванюшин с соавторами (2015), но с изначально такой же направленностью, попытались выявить влияние климато-океанологических факторов на уловы лососей А.В. Бугаев и О.Б. Тепнин (2011, 2015). На первом этапе они объявили, что они без претензии на объяснение природы связи имеют целью протестировать девять основных климатических индексов, которые влияют на метеоусловия и климат.* На следующем этапе они, разбив Северную Пацифику и Берингово море на трапеции с шагом по долготе 10° и по широте 5°, попытались выявить корреляции уловов лососей (общих и по видам) с поверхностной температурой воды в зимний период. Наиболее высокую корреляционную связь уловов они отметили с аномалиями температуры воздуха и поверхности воды. Однако сразу оговариваются, что прямой взаимозависимости между уловами и климатическими индексами не наблюдается. Высокие положительные корреляционные «взаимосвязи» они отмечают для горбуши, кеты и нерки, а отрицательные — для кижуча и чавычи. Последнее, т.е. отрицательные

* Очевидно, что индексы никак не могут влиять на климат и метеоусловия. По-видимому, А.В. Бугаев и О.Б. Тепнин это понимают, но в обеих цитируемых здесь публикациях нередко встречаются выражения типа «взаимозависимости между уловами и климатическими индексами», «взаимной связи лососей с ТПО» и т.д.



Рис. 4. Динамика прибрежного российского вылова тихоокеанских лососей в 1971–2016 гг. (Шунтов и др., 2015, с дополнением данных за 2016 г.)

Fig. 4. Dynamics of Russian coastal catch of pacific salmon in 1971–2016 (Шунтов и др., 2015, with addition for 2016)

связи, авторы пытаются объяснить тем, что эти различия отражают плотностное влияние между высоко- и низкочисленными видами. Но ведь хорошо известно, что первые три вида являются планктонофагами, а вторые два — хищниками.

Чувствуя уязвимость своего анализа (хотя бы потому что все сводится к выживанию рыб в океане), А.В. Бугаев и О.Б. Тепнин (2011, 2015) делают оговорку, что в связи с тем, что конкретные группировки лососей различаются по распространению, полученные корреляции вообще к конкретным группам могут не относиться, так как в некоторых трапециях лосося вообще не встречаются. Поэтому, успокаивая себя, они заключают: «Любой результат, пусть даже неудачный, позволяет поставить определенную веху на данном этапе исследований» (Бугаев, Тепнин, 2011, с. 69). На наш взгляд, эту веху, как и многие другие, можно квалифицировать как информационный шум.

Нельзя не коснуться еще двух заявлений А.В. Бугаева и О.Б. Тепнина, свидетельствующих о том, что они не читают внимательно публикации других авторов. Так, они пишут, что большинство исследователей (и они в том числе) исповедуют влияние климата на рыбопродуктивность, а мы (т.е. авторы настоящей статьи) ее динамику

связываем только с изменчивостью многолетних процессов биоты на экосистемном уровне. Это весьма странное и неожиданное утверждение. Все наши крупные обобщающие публикации начинаются с климато-океанологических глав или разделов. Что касается экосистем (морских и сухопутных), то основополагающим фоном, на котором происходят экосистемные перестройки, конечно, является динамика климата (в морях и океанах помимо обычной межгодовой динамики также климато-океанологические эпохи). Не соответствует действительности и утверждение, что большинство исследователей признают, что температура на биоту, и в том числе лососей, влияет не прямо, а опосредованно через другие факторы. По-прежнему все обстоит с точностью наоборот. Главным фактором, влияющим на распространение и численность лососей, как и в середине прошлого столетия, многие называют поверхностную температуру, и выше это показано на примере конкретных публикаций, в первую очередь ВНИРО.

Для убедительности сошлемся также на большую статью гидролога ТИНРО-центра А.Л. Фигуркина (2014), опубликованную в издаваемых во ВНИРО «Вопросах промысловой океанологии». Сначала этот автор соглашается с нашими представлениями о многофакторном влиянии на экологию лососей в морской период жизни. А далее он делает невероятный (якобы исходящий из нашей позиции) вывод, что вопреки нашим взглядам все же нужно изучать абиотические условия обитания рыб, в данном случае горбуши. Заметим, что нам неизвестны публикации (в том числе и наши), где бы говорилось о ненужности или о прекращении изучения как абиотических, так и биотических условий обитания лососей и других гидробионтов. Кстати, по инициативе первого автора настоящей статьи на Дальнем Востоке с 1980 г. было организовано экосистемное изучение биологических ресурсов, что предусматривало комплексные экспедиции, в которых синхронно (постанционно) сочетались траловые, гидрологические, гидробиологические и трофологические масштабные съемки. Эти комплексные исследования продолжаются и в настоящее время. Кстати, и А.Л. Фигуркин в своей статье использовал данные именно этих съемок, при этом акцент им был сделан на обоснование «более правильного нового взгляда на значение температуры и солёности для молоди горбуши в осенний период в Охотском море».

Сначала им приводятся фактические данные о встречаемости молоди горбуши с июля по январь при температуре от минус 0,5 до плюс 13,0 °С и солёности 31,2–33,7 ‰. Выше мы уже отмечали, что по отношению к температуре горбуша весьма пластичный вид. В холодном Охотском море ее молоди бывает много до середины зимы. Для сравнения, в более теплом Беринговом море она начинает миграции в океан уже в конце сентября при температуре 10–11 °С. Длительная задержка в Охотском море, скорее всего, объясняется высокой кормностью в осенний период его глубоководной части (в первую очередь это гиперииды, а также эвфаузииды и копеподы). Не случайно, что вместе с горбушей здесь же до поздней осени концентрируются сеголетки кеты — российской и японской (Шунтов, Темных, 2008). Об эвритермности горбуши свидетельствует и то, что летом она может встречаться и при поверхностной температуре около 20 °С. На этом фоне странно звучит один из основных выводов А.Л. Фигуркина о том, что молодь горбуши осенью в Охотском море активно выбирает температурный диапазон 4–8 °С. Что касается солёности (31,2–33,7 ‰), то ее наименьшие значения в пределах этого диапазона также близки к средним океаническим показателям данного фактора. Для анадромного вида, который легко переходит из соленой воды в пресную и обратно, а у некоторых видов проходная форма превращается в резидентную и обратно, трудно всерьез воспринимать избирательность молоди в пределах этого узкого диапазона. Еще более невероятным представляется главный для цитируемого автора вывод, что в Охотском море горбуша не только ищет менее соленые (31,2–32,8 ‰) воды, но и в океан уходит с распресненным потоком (поздней осенью!). А причиной этого он считает продолжающуюся адаптацию к соленой воде, хотя хорошо известно, что это происходит в неритической зоне. Нельзя в связи с изложенным не обратиться еще раз к Берингову морю, где из Карагинского залива молодь крупного карагинского стада горбуши уходит в океан широким фронтом

через Камчатский пролив и Командорскую котловину без каких-либо распресненных дорожек, которых здесь нет (Шунтов, Темных, 2008).

Описанные температурные и соленостные пассажи объясняются не только биологической наивностью цитируемого автора-гидролога. Для него объектом исследований является конкретный вид — горбуша в целом. Но в Охотское море скатываются представители нескольких не только разных стад горбуши, но и сезонных форм. Сроки ската и миграций у них различаются, поэтому в одно и то же время они могут находиться на разных этапах начала и продолжения морского нагула. Если это учесть, то не нужно будет придумывать различные сомнительные схемы. Попутно также заметим, что в комплексных экспедициях ТИНРО-центра на каждой станции делаются обязательные простые измерения температуры и солености. К этим двум параметрам среды давно привыкли. Но если бы аналогичным образом для анализа распределения рыб использовали другие характеристики водной среды (концентрации разных элементов, кислорода, органики, прозрачность и т.д. и т.п.), то можно было бы получить много разных формальных корреляций, а далее придумывать по ним всевозможные более общие зависимости. К сожалению, спорить и опровергать такие фантазии трудно, а иногда и невозможно из-за их абсурдности.

Утверждения о влиянии на распределение лососей в открытых водах солености и содержания кислорода встречаются и в других публикациях (Azumaya et al., 2007; Карпенко и др., 2013). В первой из цитируемых здесь работ даже утверждается, что лимитирующим фактором в северо-западной части Тихого океана чаще является температура, а в северо-восточной — соленость. Заметим, что в разных частях открытых вод субарктической Пацифики соленость различается всего на десятые доли этого показателя. Напомним также, что в открытой океанической эпипелагиали дефицита кислорода не бывает вообще.

Касаясь наших выводов о том, что при нагуле и миграциях в открытых водах тихоокеанские лососи ведут некоючий образ жизни, А.Л. Фигуркин (2014) не соглашается с этим в отношении горбуши на том основании, что для нее характерно «наличие достаточно высокой агрегированности ... в морской период жизни» (с. 157). Будучи гидрологом, он слабо знаком с биологической литературой. Поэтому не знает, что агрегированное, т.е. неравномерное по плотности концентраций, распространение характерно вообще для всех животных, в том числе рыб. Неагрегированными бывают только химические растворы. Косяки же (стаи, стада) — это форма реализации группового образа жизни. Для них характерна связь и согласованное поведение слагающих их особей. О том, что лососи в морских и океанических акваториях живут рассеянно давно знали японские рыбаки, которые для их облова еще в начале прошлого столетия применяли многокилометровые дрейфтерные порядки.

Добавим к изложенному выше, что в экспедициях ТИНРО-центра для изучения количественного распределения рыб и кальмаров, в том числе лососей, используется акустический метод (непрерывное эхолотирование на переходах и во время тралений). А.Л. Фигуркин участвовал в таких экспедициях и не мог не знать, что косяки лососей акустикой не отмечались.

Кроме низких поверхностных температур в холодное время года (первая зимовка в океане считается одним из сложных периодов для выживания), повышенная смертность молоди лососей нередко связывается с ее критическими размерами. Подразумевается при этом, что мелкоразмерные рыбы, не накопившие в летне-осенний период достаточное количество энергетических запасов, зимой элиминируются в первую очередь. Об этом напоминают в своей поучающей статье Б.Н. Котенев с соавторами (2015), ссылаясь на работу А.В. Заволокина и Е.В. Стрежневой (2013) по молоди горбуши Охотского моря. Последние авторы акцент делали на сравнение размеров молоди осенью 2007 и 2008 гг. Эти поколения почти не различались по численности (около 1 млрд экз.). Но в 2007 г. их средняя масса составила 146 г, а в 2008 г. — 180 г. Вылов на следующий год, в 2008 г., составил 150,4 тыс. т, а в 2009 г. — 273,8 тыс. т. Очевидно, что смертность была выше в первом случае. Однако массу сеголеток в 2007 г. вряд ли можно отнести к

критическому уровню. Это поколение в охотоморском бассейне почти поровну слагали северные (мелкая молодь) и южные (крупная молодь) стада горбуши. А сравниваемая с ним крупная молодь в 2008 г. принадлежала в основном к южным стадам Сахалинской области, на которую следующим летом пришлось большая часть вылова.

Другие результаты на эту тему получили С.В. Найдено и О.С. Темных (2016), сравнив размеры сеголеток горбуши в Охотском море осенью 2011 и 2012 г. Численность этих поколений также различалась несильно — соответственно 0,940 млрд и 1,128 млрд экз. В 2011 г. средняя масса составила 107 г, а в 2012 г. — 188 г. Вылов на следующий год составил в 2012 г. 261,0 тыс. т, а в 2013 г. — 203,8 тыс. т. Таким образом, смертность во втором случае была значительно выше — соответственно 44 и 72 %. При этом в 2013 г., судя по вылову, преобладали стада Сахалинской области (т.е. более высокая смертность была у крупной молодежи южных стад). В 2012 г. больше половины вылова (156 тыс. т) пришлось на западнокамчатскую горбушу (т.е. выживаемость мелкой молодежи северных стад была выше).

Как это иногда бывает, когда исследователи запутываются в объяснении природных явлений, сама природа-мать представляет эффектные сюжеты, которые могут помочь в поиске истины. В связи с увлеченными критическими размерами молодежи напомним, что при выполнении комплексной съемки в западной части Берингова моря в 2009 г. экспедицией ТИНРО-центра совершенно неожиданно для всех лососевых специалистов было учтено супермощное поколение карагинской горбуши — около 1,3 млрд экз. Средняя масса одного экземпляра составляла всего 75 г (табл. 2). Если его сравнить с приводимыми выше «критическими» размерами в Охотском море, то могли появиться мысли, что эта молодь погибнет, не дойдя до мест зимнего нагула в океане. По данным очередной экспедиции ТИНРО-центра в приалеутских водах океана зимой эта молодь увеличила свою массу более чем в 3 раза — 243 г (хотя, очевидно, что это также весьма низкий показатель).

Таблица 2

Размеры, численность и биомасса западноберингоморской горбуши поколения 2007 г. на разных этапах морского периода жизни (Шунтов и др., 2010г; Шунтов, Темных, 2011а)

Table 2

Sizes, abundance and biomass of the western Bering Sea pink salmon for the 2007 year-class at different stages of marine life (Шунтов и др., 2010г; Шунтов, Темных, 2011а)

Показатель	Западная часть Берингова моря 09.09–13.10.2008	Приалеутские воды Северной Пацифики 10.02–09.03.2009	Западная часть Берингова моря 13.06–19.07.2009
Численность, млрд экз.	1,3	?	0,5
Биомасса, тыс. т	95,0	?	533,0
Средняя длина, см	19,40	29,04	44,50
Средняя масса, г	75	243	1070

Мелкой (44,5 см, 1070 г) молодью горбуши была и при заходе в западную часть Берингова моря во время преданадромных миграций. У специалистов КамчатНИРО это дополнительно вызвало беспокойство за результаты предстоящей путины. М.В. Коваль (2009), например, сделал невероятное предположение, что при прохождении Берингова моря горбуша за 2–3 недели стала короче на 0,6–2,4 см. Но конечный итог данного миграционного цикла опроверг все сомнения и фантазии. Рыбаки взяли высокий улов (138,9 тыс. т), но с очень масштабным подходом горбуши не справились и произошло значительное переполнение нерестилищ. Тем не менее это мелкоразмерное поколение дало очередное высокочисленное поколение, которое в 2011 г. обеспечило исторический максимум вылова — 177,7 тыс. т (Шунтов, Темных, 2011а).

О миграционных путях и миграциях лососей широким фронтом

Обозначенная этим подзаголовком тема о формах миграций ранее широко дискутировалась орнитологами. Как альтернативные стратегии обосновывались пролетные пути и миграции широким фронтом. В итоге появился компромиссный вариант — не

отвергались пролетные пути по экологическим руслам, но на фоне миграций широким фронтом. В основном споры касались сухопутных и водно-болотных птиц. Информации о миграциях в открытых водах океанических птиц до середины 20-го столетия было мало. Без надежных данных тем не менее конструировались схемы с пролетными путями, при этом не только вдоль побережий, но и в открытых водах с попутными течениями и ветрами. Первым автором настоящей статьи ранее (Шунтов, 1972) было показано и позднее подтверждено (Шунтов, 2016а), что океанические виды* распространяются на обширных акваториях открытых вод и совершают сезонные перемещения широким фронтом. Неритические виды в основном мигрируют вдоль побережий, т.е. пролетными путями. Распространение дальненеритических видов в сторону открытых вод более широкое, чем у прибрежных. Они в этом смысле занимают промежуточное положение между неритической и океанической группами.

Посткатадромная молодь тихоокеанских лососей после того, как адаптируется к высокой солености, сначала может перемещаться вдоль побережий. Но затем она рассеивается из прибрежья сначала в шельфовой зоне, а затем осваивает открытые глубоководные районы морей и океанов, т.е. с этого времени образ жизни тихоокеанских лососей соответствует стратегии океанической жизненной формы. Океанические виды имеют широкое распространение. У рыб особенно большие ареалы имеют тропические океанические виды. Вся субарктическая Пасифика в этом плане относительно небольшая. Тем не менее площадь нагульных акваторий лососей достигает 17 млн км² (это примерно равно площади России). Значительная часть океанических видов (но не все!) ведет некосаячный (независимый друг от друга) образ жизни. Это характерно и для лососей. В целом в пределах их видовых температурных диапазонов (и в зависимости от физиологического состояния) они имеют непрерывное распределение. В качестве примера на рис. 5 и 6 приводятся схемы распределения молоди горбуши осенью в Охотском море и во время преданадромных миграций на охотоморском и берингоморском направлениях. При ежегодном проведении экспедициями ТИНРО-центра учетных съемок лососей количество подобных иллюстраций можно было увеличить многократно.

При таком непрерывном распределении выделение узких миграционных путей представляется совершенно нереальным (тем более для региональных стад, отдельных популяций, сезонных рас и других группировок). Однако такие попытки предпринимались еще до начала проведения широких морских и океанических исследований (выше в связи с этим упоминались П.Ю. Шмидт и А.Г. Кагановский), продолжались в конце прошлого и в начале настоящего столетий (Takagi et al., 1981; Варнавская, 2006). При этом основные направления миграций связывались с попутными течениями, а иногда с попутными ветрами (Фещенко, 2002). В некоторых случаях действительно наблюдается совпадение направлений сезонных перемещений и течений, но не реже, а вернее чаще, лососи пересекают основные потоки вод или мигрируют против течения (Шунтов, Темных, 2008, 2011а).

Несмотря на это, попытки зациклить перемещение посткатадромных и преданадромных лососей в атласные схемы не только макро-, но и микроциркуляции вод настойчиво продолжаются и в настоящее время (Бугаев и др., 2013; Чистякова, 2015; Чистякова, Бугаев, 2016). Правда, перечисленные авторы, имея в виду наши представления о «диффузном характере» миграций молоди осенью в Охотском море, в первой из цитируемых публикаций сначала пишут: «В принципе с этим никто не спорит, поскольку многочисленные учетные траловые съемки ФГУП «ТИНРО-Центра» подтверждают эту закономерность» (с. 126). Но далее все сводится к повторению взглядов В.Г. Ерохина (2002, 2007) о перемещениях по циклоническим петлям, повторяющим общую схему течений в море и даже в соответствии и в пределах локальных круговоротов. Но ведь хорошо известно, что различные локальные круговороты редко бывают стационарными. Они или исчезают, или перемещаются по акватории моря.

* У птиц, как и у рыб, помимо межзональных выделяются неритические (прибрежные), нерито-океанические (дальненеритические) и океанические виды и группы.

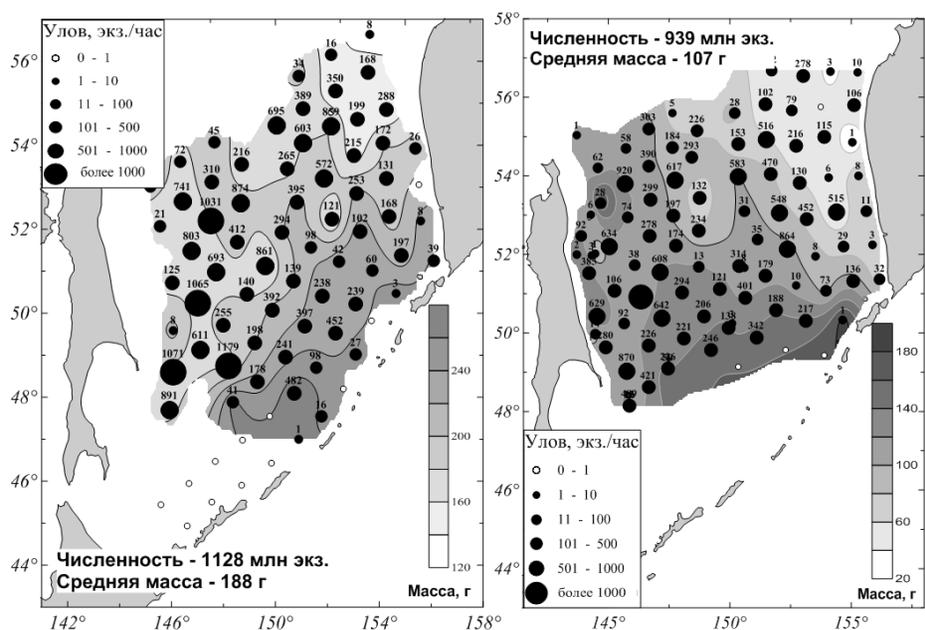


Рис. 5. Распределение уловов горбуши в Охотском море 05.10–05.11.2012 г. (слева) и 21.09–02.11.2011 г. (справа). Цифры — значения уловов, экз./час. трал.; изолинии — средняя масса сеголеток в уловах

Fig. 5. Catches of pink and chum salmon juveniles in the Okhotsk Sea in the autumn of 2012 (left) and 2011 (right). Numbers — CPUE, ind. per a hour trawling, contours — average weight of juveniles in the catches

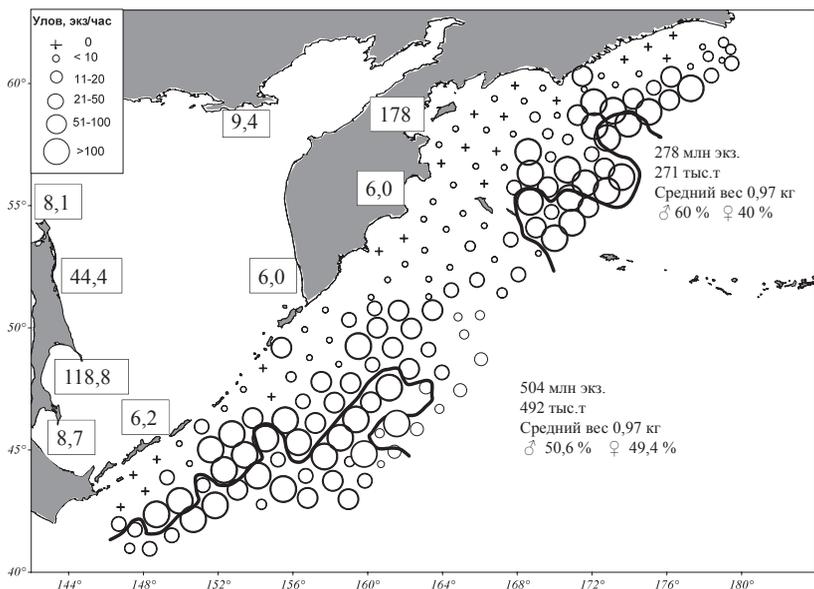


Рис. 6. Пространственное распределение уловов горбуши (экз./час. трал.) при заходе в воды российской экономической зоны 02.06–05.07.2011 г. и ее промысловый вылов по районам (цифры в квадратах, тыс. т; толстая линия — граница 50 %-ного соотношения полов) (Шунтов, Темных, 2011б)

Fig. 6. Catches of pink salmon during migration into the Russian EEZ on June 02 — July 05, 2011 (ind. per a hour trawling) and its commercial coastal catches in different regions (numbers in squares, 10^3 t). Bold line indicates 50 % sex ratio (Шунтов, Темных, 2011б)

В последние годы в связи с термомечением молоди на лососевых заводах появились дополнительные возможности для детализации перемещения разных стад при освоении открытых вод, а также для дифференциации особей в смешанных

концентрациях. Такие попытки сделаны и в цитируемых выше публикациях. Однако из-за формального отношения к исходным данным их авторы пришли к сомнительным выводам. Молодь основных стад горбуши и кеты, по их мнению, в начале осени тяготеет к восточной части моря, а во второй половине этого сезона — к западной и южной, т.е. такие траектории миграций, по их мнению, вписываются в схему циклонического макрокруговорота вод моря. Ошибочность этого заключения связана с тем, что цитируемые авторы не учли того, что учетные съемки молоди лососей экспедиций ТИНРО-центра в первой половине осени начинались в восточной части моря (чтобы «отрезать» молодь от Курильских проливов, через которые она уходит в океан). Центральная и западная части моря охватывались учетом во второй половине осени. Отсюда и появился соблазн построить схемы миграций против часовой стрелки. Любопытно при этом, что лососям амурского бассейна и северной части моря «отказано в праве» мигрировать по назначенным схемам для сахалинских, камчатских и японских стад. Из этих районов миграции на схемах показываются в виде однонаправленных дорожек вне связи с циркуляциями вод.

Выводы о рассеянном обитании лососей и миграциях широким фронтом важны с позиций оценки их кормовой базы, условий питания и конкуренции за пищу. При таком образе жизни для активных пловцов, какими являются лососи, не обязательно нужны значительные концентрации кормовых организмов. Для них важны общие запасы пищи, которые, учитывая обширность нагульных акваторий и объемность эпипелагиали, действительно огромны. Увеличивают кормовую базу лососей и поднимающиеся в верхние слои из мезопелагиали макропланктон и мелкий нектон.

Кормовая база тихоокеанских лососей, обеспеченность их пищей и экологическая емкость субарктической Пацифики для этих рыб

Как уже подчеркивалось выше (а также во многих наших публикациях), традиционные представления о биологии рыб, динамике их численности и влиянии лимитирующих факторов основываются чаще всего на предпочтениях при их изучении использования косвенных данных и методов. Однако об экологической емкости биотопов, обеспеченности пищей и конкуренции за нее между различными видами (в том числе лососями) достоверно можно судить лишь на основании конкретных количественных оценок объема кормовой базы, численности потребителей, а также степени ее использования (выедания). Все эти параметры трудно тотально оценивать и в пресных водах, и тем более на обширных морских и океанических акваториях. При наличии научного флота, плавающих специалистов и материально-технических средств такие комплексные наблюдения и оценки в дальневосточных водах с начала 1980-х гг. имел возможность проводить ТИНРО-центр. Созданные при этом базы данных были основаны на анализе уловов более чем 34 тыс. донных, 27 тыс. пелагических тралений и 25 тыс. планктонных станций. Результаты исследований, в том числе различные количественные оценки, опубликованы в большом количестве статей и обобщающих сводок. Выше некоторые из них перечислялись, когда говорилось о традиционных и новых взглядах на морскую экологию лососей. К этому следует добавить серию табличных каталогов по нектону и макрофауне пелагиали и бентали (Нектон..., 2003–2006; Макрофауна пелагиали..., 2012а–в; Макрофауна бентали..., 2014а–д).

Наиболее существенным результатом комплексного (экосистемного) изучения биологических ресурсов дальневосточных российских вод (а также сопредельных вод Северной Пацифики) являются выводы о значительно более высокой, чем традиционно представлялось многие годы, их био- и рыбопродуктивности. О масштабах биомасс нектона и нектобентоса здесь можно судить по их среднеголетним показателям в целом и на единицу площади, представленным в табл. 3 и 4.

Среднеголетняя биомасса нектона и нектобентоса (без пелагических видов) в дальневосточных российских водах составила 92,4 млн т, а нектона — 81,3 млн т (в разные годы от 50 до 100 млн т). На долю тихоокеанских лососей в 1980-е гг., когда их численность начала увеличиваться в многолетнем цикле, приходилось 1–2 %. В этот

Таблица 3

Среднегодовое (1977–2010 гг.) биомассы рыб и кальмаров в пелагиали и бентали дальневосточных российских вод (Шунтов, Волвенко, 2015), млн т

Table 3

Averaged for 1977–2010 biomass of fish and squid species in the pelagic layer and at the sea bottom over the Far-East Russian waters, 10⁶ t (Шунтов, Волвенко, 2015)

Показатель	Берингово море	Охотское море	Японское море	Прикамчатские океанические воды	Прикурильские океанические воды
Биомасса в пелагиали	11,2	32,2	3,7	7,2	27,0
Биомасса в бентали	4,6	13,8	0,9	1,4	2,7
Биомасса в бентали без пелагических видов	2,1	6,2	0,6	0,6	2,0
Биомасса рыб и головоногих в пелагиали и бентали	13,3	38,4	4,3	7,8	29,0

Таблица 4

Ранжирование районов дальневосточных вод по плотности концентрации рыб и кальмаров в пелагиали и бентали (Шунтов, Волвенко, 2016), т/км²

Table 4

Ranking of the Far-Eastern regions by density of fish and squids concentration in the pelagic layer and at the sea bottom, t/km² (Шунтов, Волвенко, 2016)

Пелагиаль	Бенталь		Пелагиаль и бенталь
	с пелагическими видами	без них	
Прикурильские воды (24,0)	Прикурильские воды (26,5)	Прикурильские воды (19,7)	Прикурильские воды (25,8)
Охотское море (21,0)	Восточнокамчатские воды (23,6)	Восточнокамчатские воды (9,1)	Охотское море (25,0)
Берингово море (16,0)	Берингово море (13,9)	Берингово море (6,2)	Берингово море (19,0)
Восточнокамчатские воды (14,0)	Охотское море (10,1)	Японское море (4,7)	Восточнокамчатские воды (15,1)
Японское море (9,0)	Японское море (7,4)	Охотское море (4,5)	Японское море (14,5)

период биомасса двух наиболее многочисленных видов рыб в пределах их ареалов в Северной Пацифике — минтая *Theragra chalcogramma* и сардины иваси *Sardinops melanostictus* — достигала 50 млн т каждого. А общее количество нектона в целом по всей субарктической Пацифике (вместе с мезопелагическими видами — не менее 200 млн т) достигало нескольких первых сотен миллионов тонн.

В первой декаде 2000-х гг., когда биомасса нектона несколько снизилась, а лососей стало больше (примерно в два раза), их доля в нектоне российских вод увеличилась до 4–8 % (Шунтов, Темных, 2011а; Шунтов, 2016а).

Масштабность трофологических отношений в нектонных и нектобентосных сообществах, помимо количественных оценок биомасс их компонентов, особенно видна в объемах потребления ими пищи. В процессе экосистемных исследований ТИНРО-центра в дальневосточных морях и Северной Пацифике собрано и обработано почти 800 тыс. желудков и кишечных трактов рыб и беспозвоночных. В эпипелагиали среднегодовое потребление пищи (планктон и мелкий нектон) в разные периоды составляет 210,4–327,3 млн т, а в слое 0–1000 м — 389,0–516,0 млн т (Шунтов, Темных, 2011а; табл. 5). Доля потребления пищи лососями в этих весьма значительных объемах составляет всего 4–8 млн т.

При этом в эпипелагиали западной части Берингова моря в общем рационе нектона она составляет 1,0–5,0 %, в Охотском море — 0,5–1,0, в прикурильских океанических водах — менее 1,0, в восточнокамчатских океанических водах — 5,0–15,0 % (Шунтов,

Таблица 5

Многолетняя динамика среднегодового потребления пищи (1) и биомасса макропланктона (2) в эпипелагиали (0–200 м) в различных районах российских вод (Шунтов, Темных, 2011а), млн т

Table 5

Long-term dynamics of mean annual consumption of food (1) and biomass of macroplankton (2) in the epipelagic layer (0–200 m) of certain areas of the Russian waters, 10⁶ t (Шунтов, Темных, 2011а)

Район		Периоды лет		
		1980–1990	1991–1995	1996–2005
Берингово море	1	50,0	30,0	35,0
	2	69,87	69,06	81,39
Охотское море	1	210,0	150,0	195,0
	2	286,49	261,30	239,01
Японское море	1	30,0	10,0	8,0
	2	36,0	48,0	36,0
Прикурильские воды океана	1	32,0	16,0	28,0
	2	149,19	145,79	152,60
Прикамчатские воды океана	1	5,3	4,4	8,6
	2	55,29	24,30	47,09
Всего	1	327,3	210,4	274,6
	2	596,84	548,46	556,09

Темных, 2011а). Рационы разных видов и групп нектона несколько различаются. Так, посткатадромная молодь планктоноядных лососей (горбуша, кета, нерка) предпочитает гипериды, личинок декапод, птеропод, меньше эвфаузиид и копепод. С ростом рыб эта ориентация в основном сохраняется (гипериды, декаподы, эвфаузииды, птероподы, иногда копеподы, а у кеты также желетелье). Среди хищных лососей кижуч и сима предпочитают рыбу, а чавыча — кальмаров. В питании сардины, в отличие от других рыб, большое значение имеет фитопланктон. Однако в целом основные пищевые связи большинства планктоноядных видов нектона замыкаются на несколько групп зоопланктона — эвфаузиид, копепод, гипериды, птеропод, сборную группу так называемого желетелого планктона и личинок донных беспозвоночных (особенно декапод). Кроме планктона у многих видов нектона (исключая молодь) большое значение имеют молодь и мелкие виды рыб и кальмаров (Шунтов и др., 1993; Волков, 1996; Беляев, 2003; Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006; Найденко, 2007; Шунтов, Темных, 2008, 2011а; Naydenko, 2010; Карпенко и др., 2013; Заволокин, 2014; и др.).

С приведенными выше весьма масштабными тотальными оценками биомасс нектона и нектобентоса в дальневосточных российских водах в целом, а также объемами потребления пищи нектоном вполне соотносятся и оценки кормовой базы нектона — зоопланктона и мелкого нектона. Биомасса всего зоопланктона в эпипелагиали по данным экспедиций ТИНРО-центра оценивалась примерно в 800 млн т, а вместе с мезопелагиалью — 1200–1280 млн т. Приняв Р/В-коэффициент равным 3,5–4,0, можно выйти на уровень продукции зоопланктона в несколько миллиардов тонн. Биомасса макропланктона при этом несколько меньше: в эпипелагиали — 548–597 млн т, в слое 0–1000 м — 822–904 млн т (Шунтов, 2001, 2016а; Шунтов, Темных, 2008, 2011а). К этому следует добавить, что от 7 до 23 % кормовую базу лососей увеличивает мелкий нектон — рыбы и кальмары (Шунтов и др., 2010б; Заволокин, 2014). Но следует иметь в виду, что эти цифры относятся только к эпипелагиали, в слое которой поднимается лишь незначительная часть мелкого нектона из мезопелагиали.

Итак, имея в виду: 1 — масштабы приведенных выше количественных оценок биомасс нектона, его кормовой базы и объемов потребления зоопланктона и нектона; 2 — современное количество лососей общей биомассой не более 4–5 млн т для всей северной части Тихого океана (а в российских водах не более 1,5–2,0 млн т); 3 — выедание лососями всего нескольких процентов от общего потребления пищи нектоном, не могут не вызывать недоумение следующие постулаты, выдвигаемые сторонниками традиционных представлений о трофологии лососей.

• Вычленение пищевых отношений между видами в пределах рода *Oncorhynchus* из общих трофологических цепей морских и океанических сообществ, в которых нектон использует общую кормовую базу.

• Выводы о переполнении экологической емкости субарктической Пацифики в результате искусственного воспроизводства всего нескольких сотен тысяч тонн японской кеты, нарушении в связи с этим структуры морских и океанических экосистем и снижении эффективности их функционирования, тем более что эти изменения квалифицируются как экологический кризис.

• Подавление горбушей на базе конкуренции за пищу кеты и других лососей, а также собственных смежных поколений; соответствие в связи с этим количественного распределения горбуши и кеты принципу конкурентного взаимоисключения Гаузе.

• Заключение о том, что пищевые отношения между лососями вообще могут быть решающим фактором при формировании их численности.

• Абсолютизация значения влияния плотностного фактора на рост, выживание и состояние особей и популяций лососей.

• Дефицит зоопланктона в нагульных акваториях лососей, особенно в зимний период, а также представления о значительном снижении кормовой планктонной базы для нектона в холодные периоды лет.

• Невозможность определить экологическую емкость морских и океанических биотопов, биоценозов и экосистем для лососей путем комплексных съемок. Для этого целесообразно использовать косвенные методы, в том числе долю кеты с размягченной мускулатурой, которая увеличивается при заполнении экологической емкости среды.

Эти представления и заключения, а также их варианты повторяются в многочисленных публикациях сторонников традиционных представлений о морской экологии тихоокеанских лососей. В большинстве своем они утверждаются без привлечения достоверных фактических исходных данных, полученных на «живом материале» в местах обитания лососей. Характерно при этом, что, обсуждая закономерности формирования численности, при поиске ее корреляций с различными формальными индексами и другими показателями все внимание сосредоточивается на морском и океаническом этапах жизни, т.е. нередко забываются два наиболее важных для формирования урожайности поколений периода онтогенеза* — пресноводного и эстуарно-неритического.

При таких подходах неизбежны невероятные версии и даже фантазии. Из-за ограничений по объему статьи приведем только некоторые из них. Так, В.И. Карпенко с соавторами (2013) жесткую конкуренцию за пищу между лососями в условиях, когда на их долю приходится незначительная часть в общем балансе потребления планктона, объясняют тем, что эти рыбы якобы конкурируют в пределах узкой лососевой экологической ниши. Известно, что экологическую нишу вида характеризуют их экологические профили, отражающие комплексы адаптаций к условиям среды в связи с размножением, добычей пищи и защитой от хищников, паразитов и возбудителей болезней. Иногда эту мысль выражают совсем кратко, подразумевая под нишей профессию вида в природной среде (биоценозе, экосистеме). С этих позиций узкой лососевой ниши не может быть в принципе, в том числе в пределах р. *Oncorhynchus*. Все виды этого рода не являются узкоспециализированными в выборе пищи. Их рационы состоят из десятков видов различных гидробионтов, при этом три вида в основном планктоноядные, а три — хищники. Наконец, все без исключения пищевые компоненты лососей присутствуют в рационах многих других видов нектона и даже нектобентоса.

* Одной из вех к абсолютизации значения в динамике численности лососей морского и океанического этапов онтогенеза в современный период может считаться статья Б.Н. Котенева, О.Ф. Гриценко и Н.В. Кловач (2006). Они напомнили, что в печати часто говорится о том, что лососи на нерестилищах вырезаются браконьерами почти полностью. В то же время уловы лососей год от года растут. Поэтому они заключают, что решающее значение в формировании численности имеет морской период, а не количество рыб на нерестилищах. Конечно, прямой зависимости потомства от количества производителей нет. Но в любых соотношениях есть свои пределы. Кроме того, значительное «вырезание» производителей в основном наблюдается на небольших водоемах и в доступных местах.

Н.В. Кловач (2003) и В.И. Карпенко с соавторами (2012, 2013) утверждают, что кете из-за низкой двигательной активности сложно находить высококалорийных нектонных животных и ракообразных. Поэтому она ориентируется на малоподвижный желетелый планктон (медузы, гребневики, крылоногие, аппендикулярии, сагитты). Далее они уточняют, что кета не способна выдерживать пищевую конкуренцию с более адаптированными видами — горбушей и неркой. Одновременно с этим они пытаются реабилитировать кету в способности противостоять конкурентам: «Однако большой объем желудка и высокая скорость переваривания все же позволяют кете обеспечивать необходимый для нормальной жизнедеятельности, роста и созревания приток энергии с пищей. Возможно, это является адаптивным механизмом, позволяющим кете избегать пищевой конкуренции с другими видами лососей в местах совместного нагула. Однако за это кета вынуждена «расплачиваться» снижением скорости роста, и в результате за один год она, как правило, не успевает достигнуть нерестовых размеров» (Карпенко и др., 2012, с. 170). Если изложенное выше принять всерьез, то можно сделать следующий за этим вывод — если закормить кету высококалорийной пищей, то она за год достигнет «нерестовых размеров». Подчеркнем: у цитируемых авторов кета попала в разряд дефективных рыб, будучи видом с мощным биотическим потенциалом, имеющим, как и горбуша, самую высокую численность, наиболее обширный ареал, которая совершает значительные вертикальные миграции и самые протяженные среди лососей горизонтальные (от Японского моря до Берингова и зал. Аляска). Что касается нерки, то ее относительно ограниченная численность в сравнении с кетой никак не может свидетельствовать о ее более высоком потенциале.

Отсутствие элементарной логики в оценках низкого экологического потенциала кеты особенно видно при сопоставлении двух постулатов. С одной стороны, утверждается, что из-за низкой двигательной активности кета добровольно уступила горбуше часть кормовой базы, а с другой, — что только одна искусственная японская кета вызвала экологический кризис огромной макроэко системы Северной Пацифики.

Делая выводы об ограниченности планктонной кормовой базы для лососей, большинство авторов забывают, что при любой численности в питании этих рыб наблюдается избирательность. При этом привлекает внимание поверхностное знакомство ихтиологов (не только лососевиков) с литературой по планктону. Б.Н. Котенев с соавторами (2015) как будто согласны с тем, что в настоящий период зоопланктона действительно много. Но они ссылаются только на двухтомное обобщение (Шунтов, Темных, 2008, 2011а), игнорируя большое количество публикаций гидробиологов ТИНРО-центра. А раньше, по их мнению, зоопланктона якобы было значительно меньше (особенно в более холодные периоды лет), при этом они ссылаются на японские публикации. А.В. Бугаев (2015б), пренебрегая фактами, делает вывод, что значительных различий в количественных оценках зоопланктона, сделанных гидробиологами КамчатНИРО и ТИНРО-центра, нет. В наших обобщениях мы уже подчеркивали существенное занижение концентраций зоопланктона как японскими, так и многими российскими планктонологами. Японские, как, впрочем, раньше и российские, гидробиологи обычно оперировали дневными сборами планктона в слое 0–100 м, когда значительная часть макропланктона находится в нижней эпипелагиали и в мезопелагиали. А специалисты КамчатНИРО для облова зоопланктона, кроме того, применяют икорную сеть. Важно и то, что только в ТИНРО-центре при расчетах биомассы зоопланктона используются поправки на уловистость сетей.

Следуя надуманной логике о том, что на формирование численности лососей неблагоприятное влияние оказывают отрицательные аномалии поверхностной температуры, этот вывод переносят и на количественное развитие зоопланктона. Но на продолжительных рядах современных наблюдений ТИНРО-центра (с 1980-х гг.) показано, что более высокие биомассы и концентрации зоопланктона чаще бывают именно в более холодные годы. Весьма существенно и другое: синхронности в межгодовой динамике количественного развития зоопланктона в субарктических водах различных частей дальневосточных морей и Северной Пацифики не бывает. К примеру, часто в

этом смысле в противофазе бывают Охотское и Берингово моря, а также Охотское море и прикурильские океанические воды.

Давно особенно драматизируется тема обеспеченности пищей лососей в океане в холодную половину года. Выводы об их голодной зимовке не были подтверждены экспедициями ТИНРО-центра еще в конце прошлого столетия (Шунтов, Темных, 2011а). Об этом же свидетельствуют и данные экспедиций ТИНРО-центра в 2000-е гг. (табл. 6 и 7).

Таблица 6

Биомасса (\pm SE) разноразмерного зоопланктона в эпипелагиали (0–200 м) западной и центральной частей зоны Субарктического фронта (САФ) в зимний (февраль–март 2009–2011 гг.), весенний (апрель 2009–2011 гг.) и летний (июнь–июль 2004–2014 гг.) периоды (Найденко, Темных, 2016), мг/м³

Table 6

Zooplankton biomass (\pm SE) in the epipelagic layer (0–200 m) in the western and central parts of the Subarctic Front zone (САФ) in winter (February–March, 2009–2011), spring (April, 2009–2011), and summer (June–July, 2004–2014), mg/m³ (Найденко, Темных, 2016)

Район	Сезон	Кол-во станций	Зоопланктон		
			Крупный (> 3,2 мм)	Средний (1,2–3,2 мм)	Мелкий (< 1,2 мм)
Светлое время суток					
Западная часть зоны САФ	Зима	70	451,21 \pm 35,92	65,13 \pm 10,18	112,12 \pm 7,00
	Весна	38	714,35 \pm 72,18	109,32 \pm 17,13	110,52 \pm 11,26
	Лето	123	722,39 \pm 45,59	19,00 \pm 1,80	25,66 \pm 2,45
Центральная часть зоны САФ*	Зима	31	401,57 \pm 53,11	117,85 \pm 29,77	49,94 \pm 7,84
Темное время суток					
Западная часть зоны САФ	Зима	67	479,68 \pm 47,04	83,55 \pm 8,72	94,13 \pm 6,81
	Весна	23	900,47 \pm 178,14	153,64 \pm 32,58	110,68 \pm 18,19
	Лето	58	667,82 \pm 66,07	24,80 \pm 3,03	34,22 \pm 5,55
Центральная часть зоны САФ	Зима	25	463,73 \pm 70,06	94,91 \pm 19,98	48,09 \pm 9,69

* В центральной части САФ исследования проводили только в феврале и до середины марта.

Таблица 7

Интенсивность питания тихоокеанских лососей в северо-западной части Тихого океана в феврале–апреле 2009–2011 гг. (Найденко, Темных, 2016), ‰

Table 7

Intensity of pacific salmons feeding in the North-West Pacific in February–April, 2009–2011, ‰ (Найденко, Темных, 2016)

Месяц	Средний ИНЖ \pm SE			Кол-во желудков
	10–30 см	30–50 см	> 50 см	
Горбуша				
Февраль–март	92,85 \pm 11,46	107,91 \pm 20,06		1587
Апрель	104,35 \pm 28,99	127,36 \pm 11,45		700
Кета				
Февраль–март	99,28 \pm 11,44	69,96 \pm 7,61	24,87 \pm 5,08	635
Апрель	103,42 \pm 31,07	76,26 \pm 10,60	64,28 \pm 11,44	290
Нерка				
Февраль–март	62,88 \pm 8,45	35,02 \pm 3,79	27,34 \pm 9,30	722
Апрель	50,00 \pm 22,86	63,54 \pm 34,32	95,17 \pm 44,70	55

Среди экзотических постулатов на тему конкуренции между горбушей и кетой особое место занимают представления В.В. Волобуева и С.Л. Марченко (2011) о том, что данные виды имеют взаимоисключающее распределение. И это повторяется тогда, когда во многих публикациях было показано, что горбуша и кета являются сопутствующими видами. У них, кстати, и ареалы почти укладываются в одни и те же границы. В морской период жизни наибольшая плотность концентраций этих видов

бывает осенью в Охотском море, когда до 2 млрд их сеголеток, а в отдельные годы даже больше, скапливаются в глубоководной части этого моря. Кроме представителей российских стад горбуши и кеты в Охотском море в это время нагуливается и большая часть молоди искусственной японской кеты. При этом оба вида не только имеют идентичное распределение, но у них почти совпадают и места наибольших концентраций (рис. 7).

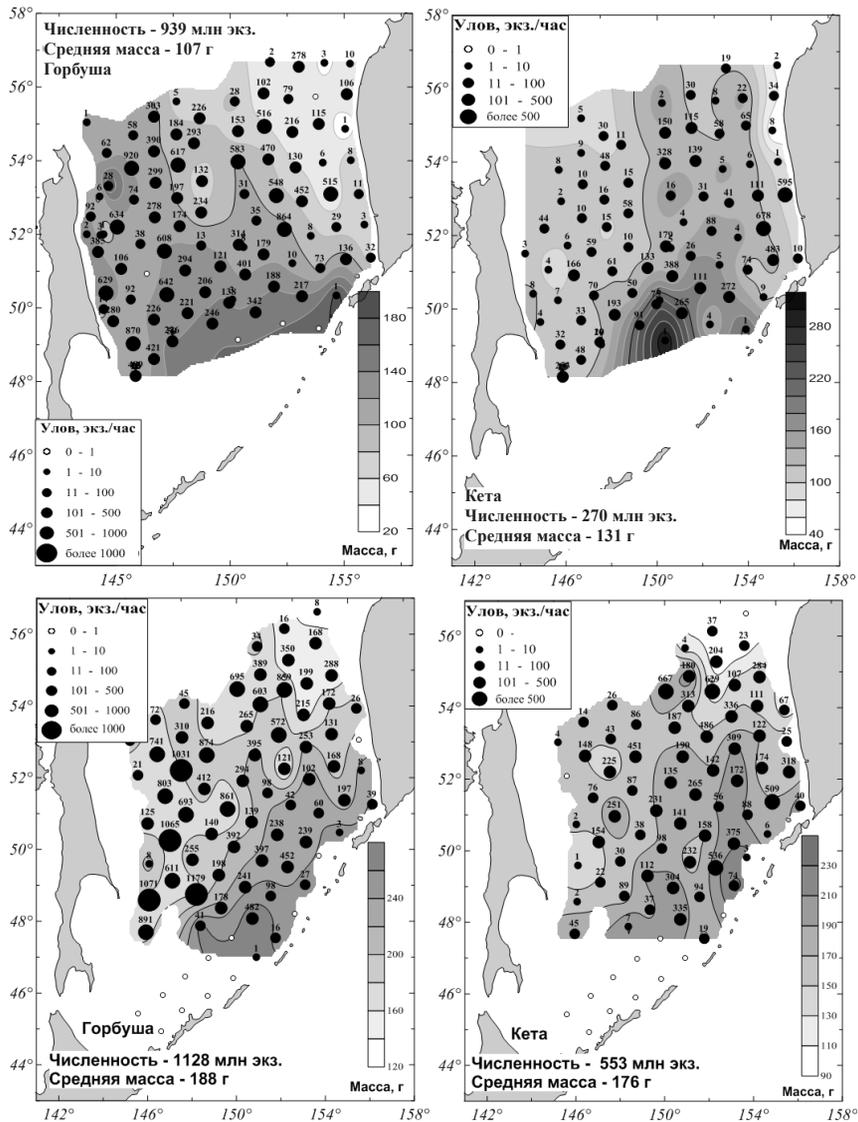


Рис. 7. Пространственное распределение уловов сеголеток горбуши и кеты в Охотском море осенью 2011 (сверху) и 2012 гг. (снизу). Цифры — величина уловов; изолинии — средняя масса молоди в уловах

Fig. 7. Catches of pink and chum salmon juveniles in the Okhotsk Sea in the autumn of 2011 (top) and 2012 (bottom). Numbers — catch values; contours — mean weight of juveniles in the catches

Ранее нами уже неоднократно приводились заключения о комплементарности этих видов в Охотском море, основанные на положительной корреляционной связи массовых долей горбуши и кеты в нектоне Охотского моря (Волвенко, 2004), высокодоверительной корреляционной связи численности, с одной стороны, и размерных показателей сеголеток горбуши и кеты — с другой (Шунтов, Темных, 2011а; Шунтов и др., 2010в). Дополнительный анализ данных по численности молоди горбуши и кеты и их весовых показателей в последние годы, характеризующихся резкими «скачками» в динамике численности отдельных охотоморских стад, особенно многочисленного вида

горбуши*, не позволяют усомниться в ранее высказанном заключении. Как видно на рис. 8, динамика средних показателей величины общей численности молоди горбуши и кеты, а также средних размеров на протяжении всего периода исследований практически синхронна. Наиболее заметным исключением в этом ряду выглядят данные 2013 г. Характерной особенностью этого года являются довольно низкая численность горбуши и, соответственно, одни из самых высоких показателей ее массы, что было обусловлено в первую очередь обвальным снижением численности поколения 2012 г. на западной Камчатке. Тем не менее даже с учетом этого случая наблюдается довольно тесная статистически значимая корреляционная связь между численностью сеголеток горбуши и кеты в осенний период (коэффициент корреляции Спирмена +0,77, $p < 0,05$) и средней массы тела молоди (коэффициент корреляции Спирмена +0,54, $p < 0,05$).

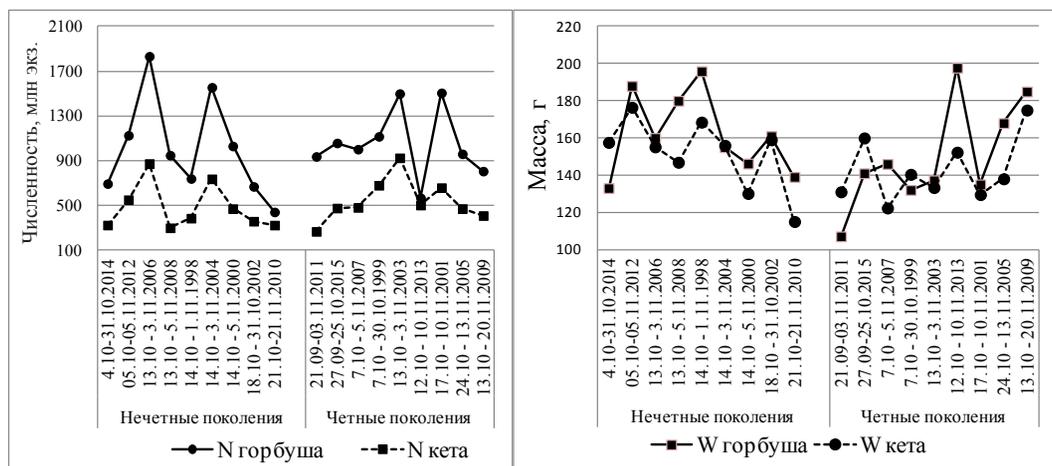


Рис. 8. Динамика численности (слева) и средней массы (справа) сеголеток горбуши и кеты в Охотском море в осенний период 1998–2015 гг. Ряды расположены в зависимости от сроков съемки

Fig. 8. Dynamics of abundance (left) and mean weight (right) of pink and chum salmon fingerling in the Okhotsk Sea in autumn, 1998–2015

В пользу выводов о синхронном изменении величины уловов сеголеток этих видов в Охотском море свидетельствуют результаты корреляционного анализа, выполненного с использованием данных постанционных уловов горбуши и кеты в пределах каждой из траловых съемок, проведенных в период 1998–2015 гг. Во всех ежегодных съемках положительные корреляционные зависимости уловов сеголеток горбуши и кеты в каждом из проведенных тралений были статистически значимыми для уровня $p < 0,05$, при этом лишь для 6 съемок коэффициенты корреляции Спирмена были ниже значения +0,60 (диапазон варьирования 0,44–0,58). Для остальных 12 съемок значения коэффициентов корреляции уловов молоди этих видов в тралениях (+0,62...+0,89) превышали уровень, характерный для средних связей.

Еще более наглядным примером, свидетельствующим о том, что эти два вида предпочитают совместное обитание, в связи с чем и размеры их осенью во многом определяются влиянием единых факторов окружающей среды, является динамика численности и размеров горбуши и кеты восточнокамчатских стад в западной части Берингова моря в осенний период 2002–2013 гг. (рис. 9).

Как видно на рис. 9, и в данном случае наблюдается синхронное изменение общего количества каждого вида, несмотря на факт преобладания сеголеток горбуши по отношению к кете. Статистически значимые коэффициенты корреляции Спирмена между

* Резкое снижение численности западнокамчатского (2014 г.) и юго-восточносахалинского и южнокурильского стад (2015 г.) при заметном росте численности более северных стад (амурского — 2014 и 2016 гг., стад горбуши нечетных поколений на северо-западном побережье Охотского моря).

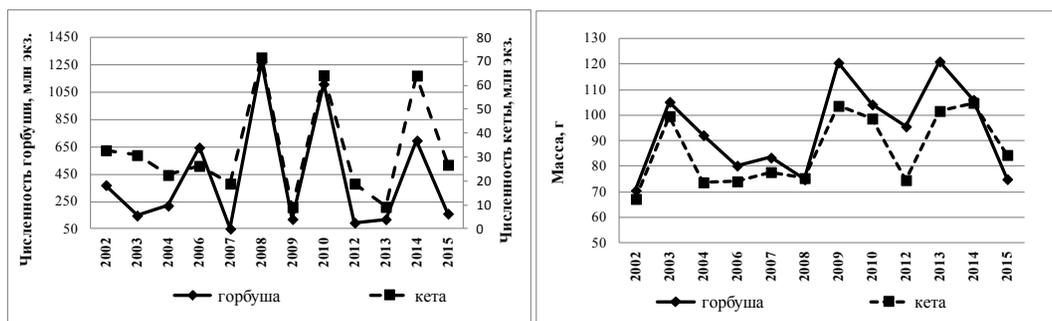


Рис. 9. Динамика численности (слева) и средней массы (справа) сеголеток горбуши и кеты в западной части Берингова моря в осенний период 2002–2015 гг.

Fig. 9. Dynamics of abundance (left) and mean weight (right) of pink and chum salmon fingerlings in the western Bering Sea in autumn, 2002–2015

численностью сеголеток горбуши и кеты очень высокие — +0,85, между средними массами тела этих видов — +0,79. Дополнительно следует отметить, что статистически значимой зависимости средних размеров сеголеток горбуши ни от ее численности, ни от общей численности всей молодежи лососей не обнаружено ни для охотоморских, ни для берингоморских стад (Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2008, 2011а).

Из всего вышесказанного однозначно следует вывод, что ни о каком «подавлении» кеты горбушей при совместном обитании во время посткатадромных миграций в Охотском и Беринговом морях говорить не приходится. Более того, этого не происходит и в последующий зимне-весенний период. Судя по пространственному распределению, в этот период также наблюдается совместное обитание их в зоне Субарктического фронта. Изучив особенности роста горбуши и кеты по чешуе, А.В. Заволокин с соавторами (2014а, б) пришли к заключению, что темпы роста у кеты в первые 1,5 года одинаковы с таковыми для горбуши.

Темп роста кеты после первого года снижается относительно темпа роста горбуши потому, что ей в море жить еще 3–5 лет. Это эволюционно сложившийся тип онтогенеза.

Заключение

При всех различиях в подходах при изучении тихоокеанских лососей представители рыбохозяйственной науки неизбежно касаются современного статуса их стад, оценок предполагаемых тенденций на ближнюю и среднюю перспективы и причин, их обуславливающих. Как видно из изложенного выше, по всем позициям, сгруппированным в трех разделах статьи, наши представления о морской экологии тихоокеанских лососей кардинально отличаются от традиционных, которые в настоящее время исповедуются значительным (возможно большинством) количеством специалистов рыбохозяйственной, академической и вузовской наук. Наша настойчивость в публикационной активности связана с тем, что мы опираемся на результаты многолетних полевых исследований ТИНРО-центра (с 1980-х гг. по 3–4 экспедиции ежегодно) по комплексному изучению биологических ресурсов дальневосточных российских и сопредельных с ними вод Северной Пацифики. Собранная в них по единой методике информация по кормовой базе, питанию, численности, количественному распределению гидробионтов пелагических и донных сообществ (в том числе тихоокеанских лососей) по объему значительно превосходит все, что по этим вопросам было накоплено всеми другими исследователями.

Нельзя не отметить, что в основном эта конкретная количественная информация многими по-прежнему не воспринимается или принимается только к сведению. На наш взгляд, это объясняется верностью традициям (и их основателям), а также корпоративной солидарностью с постулатами своих научных школ. Определенное значение имеет и то, что трудно принять новый взгляд, если прежним представлениям уже посвящены собственные публикации и защищенные диссертации.

Различия во взглядах по различным вопросам и проблемам в науке, как известно, не являются чем-то неординарным. При недостаточной аргументированности и изученности проблем разногласия между отдельными специалистами и научными школами в целом могут сохраняться долго. Что касается рассмотренных в настоящей статье вопросов по морской экологии тихоокеанских лососей, то сводить эти разногласия к безобидным дискуссиям вряд ли можно. Эти разногласия имеют непосредственное отношение к оценке статуса стад лососей, прогнозированию не только тенденций в динамике их численности, но и возможного ежегодного вылова, а также рационального использования их запасов в целом. Особенно существенно то, что это ценные объекты промысла и искусственного разведения, а ежегодные их уловы достигают нескольких сотен тысяч тонн. В самом начале 2000-х гг., когда специалисты ВНИРО начали пропагандировать идеи о переполнении лососями, особенно японской кетой, экологической емкости субарктической Пацифики, на Дальнем Востоке России было менее 50 заводов по искусственному разведению лососей. В то же время в Японии и США их было на порядок больше. В такой ситуации между строк напрашивался вывод, что в России не следует расширять масштабы пастбищного лососеводства.

В начале 2000-х гг., когда общая численность и уловы лососей на Дальнем Востоке поднялись до исторического максимума, директор КамчатНИРО С.А. Синяков (2005) в обзорном докладе утверждал, что впечатление об обилии лососей ложное. Его создают только отдельные стада, а в целом на нерестилищах наблюдается дефицит производителей, восстановлению численности мешает японская кета. А прогноз на будущее он завершил следующим резюме: «Восстановление воспроизводства до прежних значений будет теоретически возможно, но практически не реально» (с. 119). Напомним, что после этого общая численность и уловы лососей увеличились до нового исторического пика.

Вскоре в коллективной монографии «Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря» (2010) В.И. Карпенко утверждал, что запасы российских лососей достигли максимального уровня еще в 1990-е гг. Но «при неизбежном снижении продуцирования кормовых ресурсов в океане ... у российских популяций лососевых будет меньше шансов сохранить свою численность ..., особенно если учесть конкуренцию с разводимой японской кетой на ранних этапах жизненного цикла» (с. 306). В этом прогнозе, кроме того, говорится о том, что значительная часть популяций лососевых выйдет из категории промысловых и просто исчезнет.

Правда, вскоре В.И. Карпенко с соавторами (2013) уже утверждали, что благодаря результатам исследований лососей КамчатНИРО в море удастся эффективно регулировать промысел и поддерживать их состояние на высоком уровне.

Столь же непоследовательны в своих оценках и трактовках природных процессов специалисты ВНИРО. С начала-середины 1990-х гг. они при поддержке Росрыболовства внедрили дрейфтерный промысел лососей в пределах российской экономической зоны. При этом рассматривали его как альтернативу комплексным научным съемкам ТИНРО-центра. В настоящее время, когда все попытки реанимировать запрещенный дрейфтерный промысел были пресечены высшей федеральной властью, ВНИРО по-прежнему выступает против морских съемок. В связи с этим складывается абсурдная ситуация. С одной стороны, делаются односторонние выводы о том, что океанические условия играют определяющую роль в формировании численности поколений лососей, а с другой — настаивают на ненужности морских экспедиций. Для кабинетных специалистов, не знающих и «не чувствующих» как водную среду, так и обитающую в ней биоту, морские исследования действительно кажутся ненужной надстройкой. Они верят в формальные модели, любые корреляции, косвенные индексы и дистанционные измерения. Следуя этим путем, а именно сравнивая ретроспективные ряды уловов лососей с аномалиями поверхностной температуры в разных районах Мирового океана, а также различными климатическими индексами, отражающими динамику глобальных и региональных факторов, они в первую очередь обращают внимание на совпадения пиков и значительных падений уловов с тенденциями в изменчивости косвенных по-

казателей условий среды. Соответствующие прямые или обратные совпадения принимаются за доказательства причин изменений в численности и уловах. Но так как механизм причинно-следственных связей при этом не раскрывается и не может быть раскрыт путем формальных сопоставлений, приходится делать оговорки типа «вероятно», «по-видимому», «возможно», «может быть», «могло быть» (Котенев и др., 2015).

Формальные подходы и методы уже прочно вошли в психологию многих специалистов. Так, уже несколько раз цитируемый выше Б.Н. Котенев с соавторами (2015) говорят о необходимости использования при изучении и прогнозировании подходов лососей 13 различных климато-океанологических факторов и индексов. Как уже подчеркивалось, обычно они абсолютный акцент делают на океанические условия, но в данном случае указывают, что эти показатели необходимо использовать и при оценке пресноводного и эстуарного этапов жизни лососей.

Попутно заметим, что внедряемая ВНИРО видимая легкость сопоставлений численности и уловов рыб с различными формальными факторами, особенно с другими районами Мирового океана, привлекает внимание и находит сторонников. Не очень давно на XV конференции по промokeанографии был представлен доклад (Литвинов, Тимошенко, 2011), в котором уверенно говорилось о том, что данные по промыслу криля в Антарктике являются существенным подспорьем для прогнозирования динамики запасов рыб в Северном полушарии, в частности горбуши в дальневосточных морях. Это напоминает практику средневековых алхимиков, а в наше время КВН (Клуб веселых и находчивых).

Что касается не ретроспективных оценок, а прогнозов ВНИРО, то они, как правило, на этом поприще не оправдываются. Первой крупной ошибкой в оценках последней волны численности лососей были выводы о максимуме численности (и уловов) с последующим снижением с середины 1990-х гг. Этот вывод имеется даже в весьма содержательной книге Л.Б. Кляшторина и А.А. Любушина (2005). После этого сроки значительного снижения запасов лососей сдвигались еще не раз. В этом отношении специалисты ВНИРО временами были вполне солидарны с уже упомянутыми оценками С.А. Синякова (2005) и В.И. Карпенко с соавторами (2013). В реальности современные запасы лососей достигли наиболее высокого уровня в 2009–2012 гг.

В недавней публикации Б.Н. Котенева с соавторами (2015) обозначен очередной срок значительного снижения запасов лососей. Согласно их представлениям, 2012–2015 гг. являются переходным периодом к новому малоблагоприятному режиму 2020–2030 гг. Может быть, так и будет, правда, при любом развитии событий это предсказание в третьем десятилетии текущего столетия никто не вспомнит. Лососи — флюктуирующие рыбы, и их высокая численность не может длиться бесконечно (так же как и теплый период). Поэтому, назначая столь значительные переходные периоды, ВНИРО, возможно, наконец-то угадает наступление кардинальных изменений в запасах, но это не будет научно обоснованным прогнозом. На данном этапе кроме климато-океанологических обоснований они, как всегда, исходили из уловов в последние годы. Ситуация 2014 и 2015 гг., когда общий вылов снизился соответственно до 337,1 и 365,9 тыс. т (табл. 8), показалась им необратимой. Но это снижение определила в основном только горбуша. Как уже отмечено выше, ВНИРО прогнозировал высокую

Таблица 8
Вылов тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке России в 2009–2016 гг., тыс. т

Table 8
Annual catch of pacific salmons in the Far East of Russia in 2009–2016, 10³ t

Вид	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Горбуша	421,6	199,5	389,7	292,4	241,1	147,6	162,8	264,8
Кета	87,6	88,7	75,6	97,6	103,0	136,8	142,4	116,2
Нерка	28,3	30,9	33,6	44,0	51,0	37,6	45,3	50,0
Все тихоокеанские лососи	541,8	324,6	504,6	438,9	405,5	337,1	365,9	438,8

Примечание. Не включены дрейфтерные уловы.

смертность горбуши и зимой 2016 г. Но в реальности выживаемость горбуши была хорошей и в океане, но особенно в Японском море. Ее вылов составил 264,8 тыс. т, а всех лососей — 438,8 тыс. т (четвертый результат за всю историю исследований).

Не думается, что в ближайшие годы произойдут изменения в сложившихся взглядах на морскую экологию тихоокеанских лососей. Тем более что по разным причинам все больше сокращается фронт полевых работ, в том числе морских исследований этих рыб. Ослабевают и кадровый состав специалистов. Это уже создает дополнительные стимулы искать легкие пути для предсказаний по косвенным методам и приметам. В подтверждение такой оценки современного этапа познания лососей приведем резюме из двух заключений в рецензиях на книгу В.И. Карпенко с соавторами (2013), в которой особенно настойчиво делается попытка опровергнуть наши представления о морской жизни лососей и лимитирующих их численность факторах.

Н.В. Кловач (2014) — руководитель исследований лососей во ВНИРО — заключила: «Книга написана хорошим языком, читается с неослабевающим интересом. Она, несомненно, будет востребована ихтиологами, экологами, гидробиологами и другими специалистами, а также сможет служить прекрасным учебным пособием для студентов биологических вузов».

Первый автор настоящей статьи оценил книгу В.И. Карпенко с соавторами (2013) по-другому: «Я хорошо знаком с работами Л.Д. Адриевской и ее руководителя И.Б. Бирмана. Они первыми в России (СССР) начинали морские исследования лососей, но это было 60 лет назад, когда данных по всем сторонам биологии лососей в морской период их жизни ещё было мало. Сейчас объем этих знаний многократно возрос, и я уверен, что эти оба незаурядных основателя научного направления откорректировали бы свои взгляды. В этом смысле время для В.И. Карпенко и М.В. Ковалёва остановилось на начале второй половины прошлого столетия. Это вызывает сожаление ещё и потому, что их книга уже разошлась не только по институтам, но и вузам, а молодые неопытные умы, как известно, предпочитают и запоминают более легкие трактовки в сложных явлениях» (Шунтов, 2014, с. 162).

Если учесть, что ВНИРО является головным рыбохозяйственным институтом, жесткая властная вертикаль (в науке это не есть хорошо) которого подчеркнуто поддерживается Росрыболовством, то первая из оценок в рецензиях получила дополнительную фору, т.е. нынешняя ситуация остается законсервированной на неопределенное время.

Список литературы

- Адриевская Л.Д.** Питание тихоокеанских лососей в морской период жизни : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 1975. — 28 с.
- Беляев В.А.** Экосистема зоны течения Куроисио и ее динамика : моногр. — Хабаровск : Хабаровск. кн. изд-во, 2003. — 382 с.
- Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 208 с.
- Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2004. — 172 с.
- Бугаев А.В.** Биология и функциональная структура ареалов тихоокеанских лососей в период преднерестовых миграций в исключительной экономической зоне Российской Федерации : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М. : ВНИРО, 2015а. — 49 с.
- Бугаев А.В.** Преднерестовые миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне Российской Федерации : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2015б. — 416 с.
- Бугаев А.В., Тепнин О.Б.** Оценка влияния некоторых климатических факторов на численность азиатских стад горбуши // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 166. — С. 67–87.
- Бугаев А.В., Тепнин О.Б.** Продуктивность тихоокеанских лососей: влияние термических условий вод в период первой зимы в бассейне Северной Пацифики // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 89–111.
- Бугаев А.В., Шапоров Р.А., Чистякова А.И. и др.** Результаты исследований, проведенных лабораторией морфологических исследований лососей // Мат-лы отчетной сессии ФГУП «КамчатНИРО» по итогам научно-исследовательских работ в 2012 г. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — С. 113–130.

Ванюшин Г.П., Царева В.А., Углова Т.Ю., Кружалов М.Ю. Сравнительная оценка результатов промысла горбуши и температурных условий морской среды, определяемых по спутниковым данным в районе южных Курильских островов // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 112–120.

Варнавская Н.В. Генетическая дифференциация популяций тихоокеанских лососей : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2006. — 488 с.

Волвенко И.В. Анализ степени альтернативности разных видов при отсутствии непрерывных рядов длительных наблюдений на примере нектона Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 78–90.

Волков А.Ф. Зоопланктон дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании нектона : автореф. дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. — Владивосток, 1996. — 70 с.

Волков А.Ф. Состав и распределение зоопланктона и питание тихоокеанских лососей в западной части Берингова моря и СЗТО в осенний период 2002–2008 гг. (по результатам международной экспедиции BASIS-1 и 2) // Изв. ТИНРО. — 2009. — Т. 159. — С. 226–242.

Волков А.Ф. Состояние кормовой базы тихоокеанских лососей в Беринговом море в 2003–2012 гг. (по результатам съемок по программе BASIS) // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 250–271.

Волков А.Ф. Элементарная трофология тихоокеанских лососей в Беринговом море. Видовые и региональные отличия. Обеспеченность пищей при различных условиях среды // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 187. — С. 162–186.

Волюбуев В.В., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. — 303 с.

Глебов И.И., Стржнева Е.В., Найдено С.В. и др. Тихоокеанские лососи в западной части зоны Субарктического фронта в феврале-апреле 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 77–87.

Гриценко О.Ф., Заварина Л.О., Ковтун А.А., Путивкин С.В. Экологические последствия крупномасштабного искусственного разведения кеты // Мировой океан: использование биологических ресурсов : инф.-аналит. сб. — М., 2001а. — Вып. 2. — С. 162–168.

Гриценко О.Ф., Кловач Н.В., Богданов М.А. Новая эпоха существования тихоокеанских лососей // Мировой океан: использование биологических ресурсов : инф.-аналит. сб. — М., 2001б. — Вып. 2. — С. 168–174.

Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 273 с.

Ерохин В.Г. Биология молоди тихоокеанских лососей в прикамчатских водах Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2002. — 24 с.

Ерохин В.Г. Методико-биологические основы морского мониторинга тихоокеанских лососей в научной практике КамчатНИРО // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2007. — Вып. 9. — С. 50–78.

Заволокин А.В. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 48 с.

Заволокин А.В. Сравнительная характеристика пищевой обеспеченности тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) в Беринговом море в 2002–2006 гг. // Вопр. ихтиол. — 2011. — Т. 51, № 2. — С. 218–230.

Заволокин А.В., Кулик В.В., Заварина Л.О. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) в северо-западной части Тихого океана. 1. Динамика пищевых спектров и интенсивности питания // Биол. моря. — 2014а. — Т. 40, № 2. — С. 113–123.

Заволокин А.В., Кулик В.В., Заварина Л.О. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей (род *Oncorhynchus*) в северо-западной части Тихого океана. 2. Сравнительная характеристика и общее состояние // Биол. моря. — 2014б. — Т. 40, № 3. — С. 212–219.

Заволокин А.В., Стржнева Е.В. Размерно-селективная смертность охотоморской горбуши в период ее зимне-весеннего обитания в океане // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 125–134.

Кагановский А.Г. Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. — 1949. — Т. 3. — С. 3–57.

Карпенко В.И. Ранний морской период жизни тихоокеанских лососей : моногр. — М. : ВНИРО, 1998. — 165 с.

Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — 304 с.

Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. Роль трофического фактора в формировании продукции тихоокеанских лососей Камчатки в морских водах // Мат-лы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. — С. 165–175.

Кловач Н.В. Рецензия на книгу В.И. Карпенко, Л.Д. Андриевской, М.В. Ковалья «Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах» // Вопр. ихтиол. — 2014. — Т. 54, № 5. — С. 624.

Кловач Н.В. Тихоокеанские лососи: современное состояние, промысел, перспективы // Рыбоводство и рыб. хоз-во. — 2013. — № 7. — С. 3–15.

Кловач Н.В. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты : моногр. — М. : ВНИРО, 2003. — 164 с.

Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.

Коваль М.В. Особенности нагула и преднерестовых миграций тихоокеанских лососей в прикамчатских водах летом 2009 г. // Бюл. № 4 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — С. 150–158.

Котенев Б.Н., Богданов М.А., Кровнин А.С., Мурый Г.П. Изменение климата и динамика вылова дальневосточных лососей // Вопр. пром. океаногр. — 2010. — Вып. 7, № 1. — С. 60–92.

Котенев Б.Н., Гриценко О.Ф., Кловач Н.В. Об организации промысла тихоокеанских лососей // Водные биологические ресурсы, их состояние и использование: Обзорная информация. — 2006. — № 1. — С. 3–27.

Котенев Б.Н., Кловач Н.В., Кровнин А.С. О влиянии климато-океанологических условий СЗТО в 2011–2014 гг. на снижение уловов горбуши // Мат-лы 16-й конф. по пром. океанол. — Калининград : АтлантНИРО, 2014. — С. 79–80.

Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 143–161.

Кузнецова Н.А. Питание и пищевые отношения nekтона в эпипелагиали северной части Охотского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 236 с.

Литвинов Ф.Ф., Тимошенко Н.Н. Синхронные изменения численности промысловых видов в разных частях Мирового океана как надежный источник прогнозирования // Мат-лы 15-й конф. по пром. океанол. — Калининград : АтлантНИРО, 2011. — С. 163–165.

Макрофауна бентали залива Петра Великого (Японское море): таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2009 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014а. — 307 с.

Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014б. — 803 с.

Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014в. — 1052 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014г. — 554 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014д. — 748 с.

Макрофауна пелагиали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1982–2009 / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012а. — 479 с.

Макрофауна пелагиали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1984–2009 / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012б. — 800 с.

Макрофауна пелагиали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1979–2009 / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2012в. — 616 с.

Найденко С.В. Роль тихоокеанских лососей в трофической структуре эпипелагиали западной части Берингова моря в летне-осенний период 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 214–239.

Найденко С.В., Старовойтов А.Н., Куренкова Е.В. и др. Питание тихоокеанских лососей в водах зоны Субарктического фронта в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 161. — С. 142–161.

Найденко С.В., Темных О.С. Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 67–94.

Найденко С.В., Хоружий А.А. Пищевая обеспеченность nekтона эпипелагиали прикурильских вод Тихого океана в летние периоды 2000-х гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 240–260.

Нектон западной части Берингова моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 416 с.

Нектон Охотского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2003. — 643 с.

Нектон северо-западной части Тихого океана. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 544 с.

Нектон северо-западной части Японского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 226 с.

Синяков С.А. Значение, проблемы и перспективы сохранения величины и биоразнообразия естественного воспроизводства лососей на Камчатке и Дальнем Востоке // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 5-й науч. конф. — Петропавловск-Камчатский, 2005. — С. 112–123.

Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря : моногр. / отв. ред. П.Р. Макаревич. — Ростов н/Д : Изд-во ЮНЦ РАН, 2010. — 388 с.

Справочные материалы по дрейтерному лову тихоокеанских лососей / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2010. — 196 с.

Старовойтов А.Н., Найденко С.В., Куренкова Е.В. и др. Новые данные о количественном распределении тихоокеанских лососей в северо-западной части Северной Пацифики в ранневесенний период // Изв. ТИНРО. — 2010. — Т. 160. — С. 105–117.

Тананаева Ю.Н. Использование спутниковой информации для оценки запасов некоторых видов промысловых рыб северо-западной части Тихого океана и дальневосточных морей // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 6. — С. 44–46.

Темных О.С. Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 47 с.

Темных О.С., Глебов И.И., Найденко С.В. и др. Современный статус тихоокеанских лососей в пелагических сообществах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 28–44.

Фещенко О.Б. О принципах формирования горбушей анадромных миграционных потоков // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 848–856.

Фигуркин А.Л. Океанологические условия обитания молоди горбуши в осенне-зимний период 1991–2010 гг. // Вопр. пром. океанол. — 2014. — Вып. 11, № 1. — С. 150–164.

Чистякова А.И. Миграции молоди горбуши и кеты в Охотском море (распределение уловов, биологические показатели и структура скоплений) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Петропавловск-Камчатский, 2015. — 23 с.

Чистякова А.И., Бугаев А.В. Оценка происхождения и пути миграций заводской молоди горбуши и кеты в бассейне Охотского моря в осенний период 2011–2014 гг. // Исслед. вод. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2016. — Вып. 40. — С. 5–23.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

Шмидт П.Ю. Миграции рыб : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1947. — 362 с.

Шунтов В.П. А где же экосистема? (Критические заметки о книге «Современное состояние экосистемы западной части Берингова моря» (отв. ред. П.Р. Макаревич); Мурман. мор. биол. ин-т КНЦ РАН. — Ростов н/Д. : Изд-во Южн. научн. центра РАН, 2010. — 388 с.) // Вопр. рыб-ва. — 2010. — Т. 11, № 3(43). — С. 610–615.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 1 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. — 580 с.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 2 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2016а. — 604 с.

Шунтов В.П. Значительное достижение в исследованиях по дифференциации стад тихоокеанских лососей в морской период их жизни (рецензия на книгу А.В. Бугаева «Преднерестовые

- миграции тихоокеанских лососей в экономической зоне России». Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2015, 416 с.) // *Вопр. рыб-ва.* — 2016б. — Т. 17, № 3. — С. 379–384.
- Шунтов В.П.** Морские птицы и биологическая структура океана : моногр. — Владивосток : Дальневост. кн. изд-во, 1972. — 378 с.
- Шунтов В.П.** Неудачная попытка реанимации некоторых представлений середины прошлого столетия о морской экологии тихоокеанских лососей (критические заметки о книге Карпенко В.И., Андриевской Л.Д., Ковалю М.В. «Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах». Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2013. 304 с.) // *Вопр. рыб-ва.* — 2014. — Т. 15, № 1. — С. 162–172.
- Шунтов В.П.** Результаты изучения макроэкосистем дальневосточных морей России: итоги, задачи, сомнения // *Вестн. ДВО РАН.* — 2000. — № 1. — С. 19–29.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.** Генерализованные оценки состава, количественного распределения и биомассы макрофауны бентали на шельфе и свале глубин в дальневосточных российских водах // *Изв. ТИНРО.* — 2015. — Т. 182. — С. 3–24.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В.** Сравнительный анализ обилия макрофауны пелагиали и бентали в дальневосточных морях и сопредельных водах Тихого океана // *Вопр. рыб-ва.* — 2016. — Т. 17, № 2. — С. 133–147.
- Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей // *Изв. ТИНРО.* — 2010а. — Т. 160. — С. 149–184.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Долганова Н.Т. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого нектона — кормовой базы тихоокеанских лососей // *Изв. ТИНРО.* — 2010б. — Т. 160. — С. 185–208.
- Шунтов В.П., Найдено С.В., Заволокин А.В. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической северной Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 3. Суточная ритмика питания, состав рационов и избирательность питания тихоокеанских лососей // *Изв. ТИНРО.* — 2010в. — Т. 161. — С. 3–24.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено С.В. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической северной Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 4. Влияние фактора плотности на обеспеченность тихоокеанских лососей пищей и их роль в потреблении кормовой базы нектона // *Изв. ТИНРО.* — 2010г. — Т. 161. — С. 25–52.
- Шунтов В.П., Бочаров Л.Н., Волвенко И.В. и др.** Экосистемное изучение биологических ресурсов дальневосточных морских вод России: некоторые результаты исследований в конце 20 — начале 21-го столетия // *ТИНРО—85. Итоги десятилетней деятельности. 2000–2010 гг. : сб. статей / под ред. Л.Н. Бочарова, В.Н. Акулина.* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010д. — С. 25–78.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П.** Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.
- Шунтов В.П., Дулепова Е.П., Темных О.С. и др.** Глава 2. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в экономической зоне дальневосточных морей России // *Динамика экосистем и современные проблемы сохранения биоресурсного потенциала морей России.* — Владивосток : Дальнаука, 2007. — С. 75–176.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Изученность экологии горбуши на разных этапах жизненного цикла в связи с прогнозированием уловов и управлением ее ресурсами и промыслом // *Бюл. № 5 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей».* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2010. — С. 226–242.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 1 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 481 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах. Т. 2 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011а. — 473 с.
- Шунтов В.П., Темных О.С.** Анализ предпосылок и результатов лососевой путины—2011 // *Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке.* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011б. — С. 3–9.
- Шунтов В.П., Темных О.С., Шевляков В.А.** Лососевая путина — 2013: хороший результат, но с тенденцией к уменьшению // *Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке.* — Владивосток : ТИНРО-центр, 2013. — С. 3–10.

Шунтов В.П., Темных О.С., Шевляков В.А. Лососевая путина–2015: успехи и неудачи, контрасты «север — юг» // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2015. — С. 3–15.

Azumaya T., Nagasawa T., Temnykh O.S., Khen G.V. Regional and seasonal differences in temperature and salinity limitations of Pacific Salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC. Bull. — 2007. — № 4. — P. 179–187.

Manzer J.I., Ishida T., Peterson A.E., Hanavan M.G. Salmon of the North Pacific Ocean. Part 5: Offshore distribution of salmon : INPFC. Bull. — 1965. — № 15. — 452 p.

Naydenko S.V. The Feeding habits of the Pacific Salmon, Their Trophic Status and Role in the North Pacific Marine Ecosystem // Salmon: Biology, Nutrition and Consumption. Series: Fish, Fishing and Fisheries /ed. P. Lacopo et al. — N.Y. : Nova Sci. Publishers, Inc., 2010. — P. 61–111.

Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver, Canada, 1991. — 564 p.

Takagi K., Aro K.V., Hartt A.C., Dell M.B. Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in offshore waters of the North Pacific ocean : INPFC. Bull. — 1981. — № 40. — 195 p.

Поступила в редакцию 21.12.16 г.

Принята в печать 27.01.17 г.