

О ЗНАЧИМОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА ГОРБУШИ ДЛЯ ЭКОСИСТЕМ ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОЕМОВ

В.И. Радченко*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Данное сообщение основано на наблюдениях за составом пищи в желудках массовых видов хищных рыб, выловленных во время любительского рыболовства: лосося Кларка *Oncorhynchus clarkii*, горного сига *Prosopium williamsoni* и оregonского птихохейлуса *Ptychocheilus oregonensis* — в бассейне р. Фрейзер (Британская Колумбия, Канада). В сезон покатной миграции горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* с апреля по начало мая в желудках представителей перечисленных видов рыб обнаружено соответственно до 164, 126 и 28 мальков горбуши. Последние могут составлять значительную часть годового рациона хищных рыб, особенно в энергетическом отношении. В рассматриваемом озере три рыбацких вида способны уничтожить потомство около 2390 производителей горбуши от нереста в небольшом впадающем в озеро ручье. Поскольку только генеративная линия горбуши нечетных лет воспроизводится в реках юга тихоокеанского побережья Канады, скат её молоди создает существенную разницу в кормовых условиях для хищных рыб в смежные годы.

Ключевые слова: горбуша, покатная молодь, хищничество, выедание, пресноводные экосистемы

Для цитирования: Радченко В.И. О значимости воспроизводства горбуши для экосистем пресноводных водоемов // Бюл. изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО, 2024. — № 18. — С. 221–230. DOI: 10.26428/losos_bull17-2024-221-230. EDN: GORMFM.

Original article

On importance of pink salmon reproduction for freshwater ecosystems

Vladimir I. Radchenko

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia,
Ph.D., assistant head, vladimir.radchenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-4048-077X

Abstract. The report is based on observations of food composition in stomachs of common predatory fish species caught during recreational fisheries in the Fraser River basin, in particular Lake Morris (British Columbia, Canada), as cutthroat *Oncorhynchus clarkii*, mountain whitefish *Prosopium williamsoni*, and northern pikeminnow *Ptychocheilus oregonensis*. Up to 164, 126 and 28 fry of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* were found in the stomachs of the listed fish species, respectively, during pink salmon downstream migration in April — early May. In this season, these species can consume a significant portion of their annual food ration, especially in energy terms. In the lake under consideration, these three predators are capable to eliminate pink salmon fry from the spawning of about 2,390 pink salmon in a small inflowing stream. Since the spawners of only the odd-years broodline of pink salmon reproduce in the rivers of the southern Pacific coast of Canada, the migration of their juveniles creates a significant difference in feeding conditions for predatory fish in adjacent years.

Keywords: pink salmon, downstream migrating fry, predation, consumption, freshwater ecosystem

For citation: Radchenko V.I. On importance of pink salmon reproduction for freshwater ecosystems, *Bulletin on the study of Pacific salmon in the Far East*, Vladivostok: TINRO, 2024, no. 18, pp. 221–230. (In Russ.). DOI: 10.26428/losos_bull17-2024-221-230. EDN: GORMFM.

Введение

На оценку роли тихоокеанских лососей в пресноводных экосистемах во многом влияет эмоциональное восприятие картины их массового нерестового хода, привлекающей внимание высокой

* Радченко Владимир Иванович, кандидат биологических наук, помощник руководителя, vladimir.radchenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-4048-077X.

биомассой производителей. Роль молоди лосося в пресноводных экосистемах менее заметна, и в широкой сети мелких нерестовых водоемов (ключей и ручьев) исследования проводятся в ограниченном объеме. Между тем многие виды рыб, входящих в состав ихтиоценов лососевых нерестовых рек, получают выгоду от нерестового хода лососей трижды: поедая унесенную течением при нересте и отложенную икру, питаясь личинками и покатной молодью лосося, а также за счет потребления кормового зоопланктона (в озерах), дрейфа (в водотоках) и зообентоса, биомасса которых в нерестовых лососевых реках и озерах значительно выше, чем в реках без хода лососей [Леванидов, 1981; Богатов, 1994; Cederholm et al., 1999; Радченко, 2006].

Миграция молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* — одного из самых многочисленных видов тихоокеанских лососей — является значимым событием в водосборных бассейнах нерестовых рек. Мелкие (десятые доли грамма) стайные, малоподвижные сеголетки горбуши становятся здесь легкой добычей хищных рыб и птиц. Обильная покатная миграция молоди горбуши влияет на функционирование пресноводных экосистем и, возможно, определяет тенденции изменения численности и выживаемости многих экологически связанных видов. В данном сообщении сделана попытка оценить значимость воспроизводства горбуши для экосистем малых водоемов в бассейнах нерестовых рек.

Материалы и методы

В основу данного сообщения положены результаты наблюдений за составом пищи в желудках массовых видов рыб (лосося Кларка *Oncorhynchus clarkii* (Richardson, 1836), горного сига *Prosopium williamsoni* (Girard, 1856) (оба — Salmonidae) и орегонского птихохейлуса *Ptychocheilus oregonensis* (Richardson, 1836) (Leuciscidae)*, пойманных во время любительского рыболовства в небольшом оз. Моррис с площадью зеркала около 0,06 км² (рис. 1) и ручье Уивер озерно-речной системы Харрисон на юге канадской провинции Британская Колумбия. В озеро впадает только этот крупный ручей, рядом с которым в нескольких сотнях метров выше по течению сооружены нерестовые каналы для нерки *Oncorhynchus nerka* (или кеты *O. keta* в годы со слабым подходом нерки). Озеро соединено длинной (около 1,5 км) протокой с р. Харрисон, притоком первого порядка крупнейшей реки Британской Колумбии Фрейзер (средний объем стока 112 км³ в год) в ее нижнем течении.

Вылов хищных рыб осуществляли в режиме лицензированного любительского рыболовства во внутренних водоемах, в основном с апреля по начало июня и с конца августа по ноябрь в 2019–2022 гг. В июле лов вели однажды, в 2019 г. Для отлова использовали спиннинг с толщиной плетеного рыболовного шнура 0,128–0,165 мм и колеблющиеся блесны массой 2,5–4,0 г. Длину рыб определяли с помощью мерной ленты, массу — на бытовых электронных весах. Объем собранного материала в рассматриваемом водоеме составил 130 желудков (табл. 1).

Молодь горбуши в желудках хищных рыб определяли по отсутствию пигментных мальковых пятен [Леман, Есин, 2008]. Поскольку мальки в основном были слабо переварены, часто практически не повреждены, подсчитанное количество считали потребленным хищными рыбами не более чем за сутки. Скат горбуши из ручья Уивер и визуально фиксируемое нахождение её молоди в оз. Моррис наблюдаются около месяца, что практически совпадает со временем нагула в озере лосося Кларка и сига в начале теплого сезона. Для позже мигрирующего птихохейлуса время совместного с молодью горбуши нахождения в озере оценили примерно в две недели.

Температуру воды в озере не измеряли. По литературным источникам [Renn et al., 2001], температура воды в нижнем течении р. Фрейзер в период с середины апреля (с началом весеннего павод-

* В данной работе мы придерживаемся систематики семейств, представленной в каталоге рыб Эшмейера и основанном на нём электронном каталоге FishBase (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>).

ка) до середины июня, включающий покатную миграцию молоди горбуши, монотонно возрастает от 4,5 до 12,0 °С.

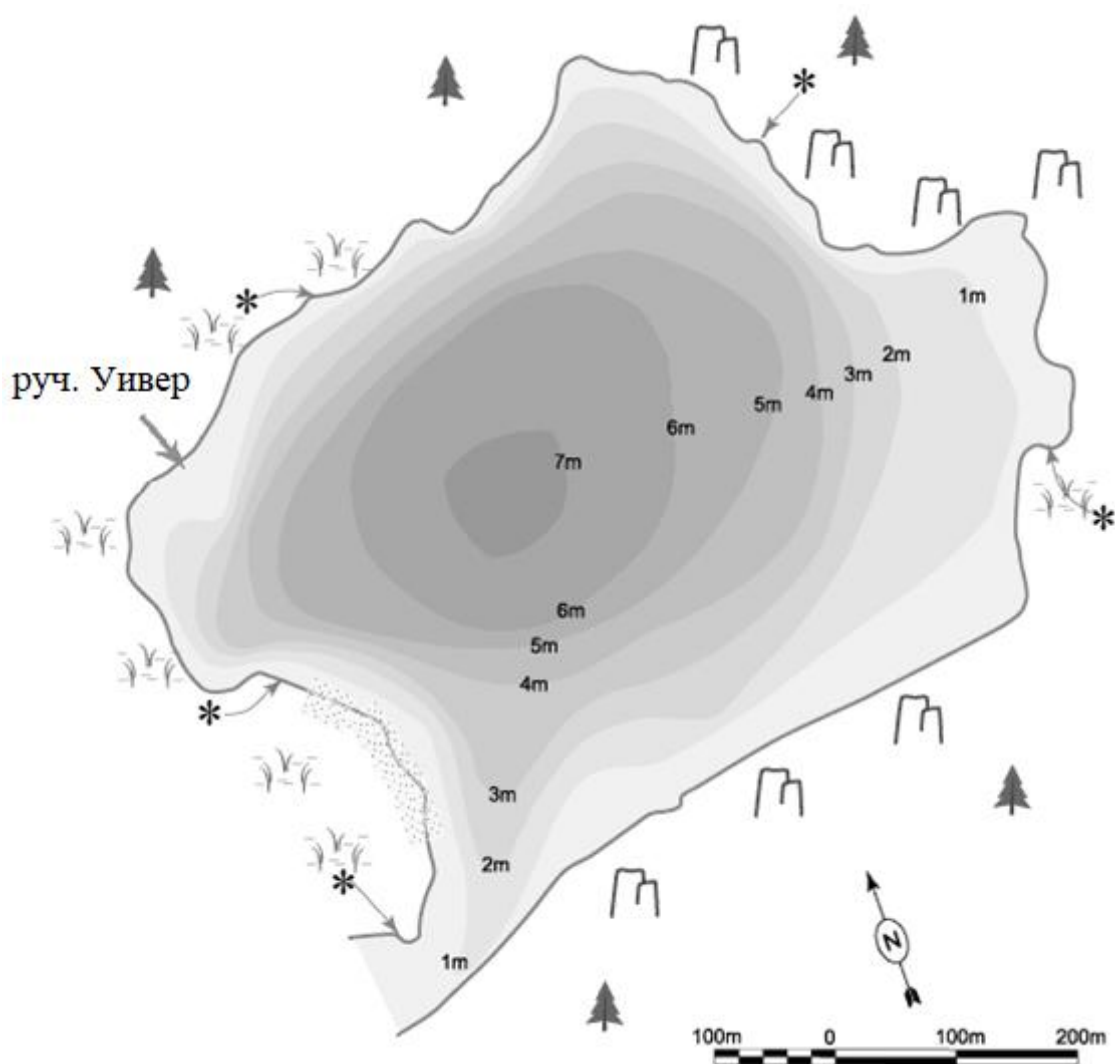


Рис. 1. Схема оз. Моррис (с рыболовного сайта <https://www.sharphooks.com/>). Стрелками со звездочками обозначены места просачивания воды из прилежащих заболоченных участков. Цифрами показана глубина озера в метрах

Fig. 1. Scheme of Lake Morris (from the fishing website <https://www.sharphooks.com/>). Arrows with asterisks indicate water seeps from the adjacent wetlands. The numbers show the lake depth in meters

Таблица 1

Объем материала по питанию хищных рыб, собранного в оз. Моррис в 2019–2022 гг.

Table 1

Data volume on predatory fish feeding collected in Lake Morris in 2019–2022

Вид	Количество исследованных рыб, экз.	Длина АС, см	Количество молоди горбуши в желудках, экз.
<i>Oncorhynchus clarkii</i>	28	34,7–53,4	0–164
<i>Prosopium williamsoni</i>	62	22,8–27,2	0–126
<i>Ptychocheilus oregonensis</i>	40	28,0–44,1	0–28

Статистика вылова горбуши на тихоокеанском побережье Канады приведена по данным Комиссии по анадромным рыбам в северной части Тихого океана (<http://npafc.org>). Численность производителей горбуши в наблюдаемой водной системе в 1959–1991 гг. получена из открытой базы данных Департамента рыболовства и океанов Канады (NuSEDS).

Результаты и их обсуждение

Ихтиофауна оз. Моррис — типичная для небольших водоемов в нижней части водосборного бассейна р. Фрейзер. Помимо тихоокеанских лососей пяти видов (горбуша, кета, нерка, кижуч *Oncorhynchus kisutch* и чавыча *O. tshawytscha*), в её составе нами отмечены такие представители семейства лососевых, как лосось Кларка, горный сиг, мальма *Salvelinus malma* (Walbaum, 1792), радужная форель *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), бычья форель *Salvelinus confluentus* (Suckley, 1859), а также представители семейства ельцовых — оregonский птихохейлус, чукучановых (Catostomidae) — большегубый чукучан *Catostomus macrocheilus* Girard, 1856, корюшковых (Osmeridae) — эулахон *Thaleichthys pacificus* (Richardson, 1836) и колюшковых (Gasterosteidae) — трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758. Среди перечисленных видов чавыча, мальма, радужная и бычья форели в оз. Моррис относительно редки. Всего же пресноводная ихтиофауна тихоокеанского региона Канады насчитывает 67 видов [Scott, Crossman, 1973], в том числе 37 видов встречены в нижнем течении р. Фрейзер [Richardson et al., 2000], и нахождение некоторых из них в рассматриваемой водной системе, особенно мелких особей, в принципе возможно.

Из хищных рыб, питание которых исследовалось, взрослые особи лосося Кларка мигрируют в летнее время в море, а горный сиг проводит большую часть лета в более крупном оз. Харрисон. Численность птихохейлуса в оз. Моррис, напротив, увеличивается по мере прогрева воды. В июле — начале августа, до начала массового хода тихоокеанских лососей, этот вид подавляюще доминирует в озере над другими хищными рыбами.

Горбуша заходит в озеро и впадающий в него ручей на нерест только в нечетные годы. Численность производителей горбуши в наблюдаемой водной системе в 1959–1991 гг. оценивается в среднем в 2690 особей, или 1345 пар производителей. Более поздние данные о подходах горбуши в ручей Уивер отсутствуют. При сравнении результатов учетов производителей горбуши в ручье и протоке оз. Моррис с данными вылова горбуши на тихоокеанском побережье Канады в нечетные 1959–1991 гг. обнаруживается связь умеренной силы ($r = 0,62$; $p < 0,01$). Можно предположить, что численность производителей, мигрирующих в ручей Уивер в 1993–2021 гг., снизилась примерно на 45 %, и в последние годы наиболее значительно (рис. 2). Впрочем, в последние годы статистика вылова как показатель состояния запасов горбуши становится в Британской Колумбии менее показательной. После 2013 г. рыбацкие общины лишены стимула развивать промысел горбуши из-за её слабых подходов на большей части побережья провинции [Радченко, 2021].

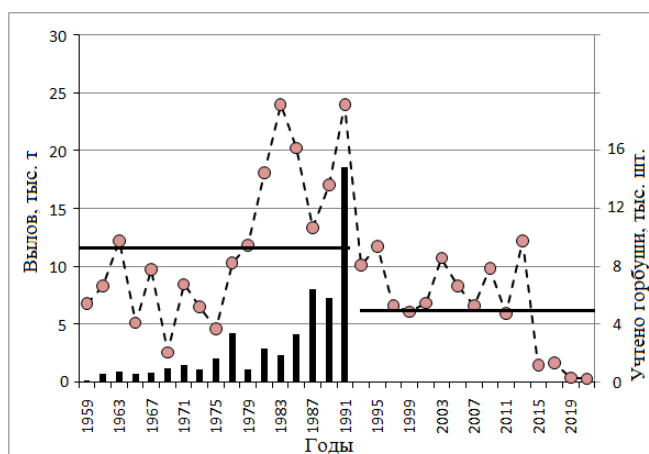


Рис. 2. Динамика вылова горбуши на тихоокеанском побережье Канады в нечетные годы, 1959–2021 (график) и результаты учета подходов производителей в ручей Уивер, 1959–1991 гг. (гистограмма). Жирными линиями показана средняя величина вылова в 1959–1991 (11,94 тыс. т) и 1993–2021 гг. (6,57 тыс. т)

Fig. 2. Dynamics of pink salmon catches on the Pacific coast of Canada in odd years from 1959 to 2021 (graph, left ordinate) and abundance of pink salmon run to the Weaver Creek in 1959–1991 (histogram, right ordinate). Bold lines show the average catch in 1959–1991 ($11.94 \cdot 10^3$ t) and 1993–2021 ($6.57 \cdot 10^3$ t)

Молодь горбуши в питании хищных рыб встречалась только в четные годы. Наиболее ранняя поимка хищника с молодь горбуши в желудке отмечена для горного сига 3 апреля 2022 г., наиболее поздняя — для лосося Кларка и птихохейлуса 1 мая 2022 г. В апреле молодь горбуши длиной 3–4 см держится на мелководных участках озера, перемещаясь в основном вдоль уреза воды, а хищные рыбы атакуют мальков, выносимых течением на приглубые участки. В относительно маловодном по сравнению с 2020 г. 2022 г. молодь горбуши в желудках сига и лосося Кларка встречалась чаще, и её количество было больше. В то же время двух лет наблюдений для заключения о связи водности с интенсивностью хищничества в озере явно недостаточно. В сахалинских реках отмечено негативное воздействие паводков на выживаемость поклатной молоди горбуши, так как потоки паводковых вод размывают грунт на нерестилищах и выносят в морское побережье менее подготовленную к переходу к морскому периоду жизни молодь [Гриценко, 2002; Шунтов, Темных, 2008]. В озере же важным обстоятельством является повышенная мутность воды при усилении ручьевого стока, маскирующая мальков от хищников.

Число мальков горбуши, встреченных в желудках хищных рыб, изменялось в зависимости от времени суток. Рыбы, выловленные позднее в течение светового дня, как правило, успевали потребить большее количество молоди горбуши. Это увеличение особенно выражено наблюдалось у лосося Кларка. Количество молоди горбуши в желудках особей *O. clarkii*, выловленных в утренние часы, не превышало двух-трех десятков, а их максимальные значения (113 и 164 экз.) отмечены у двух особей, выловленных в районе полудня. К середине дня активность питания лосося Кларка и интенсивность его клева, как правило, заметно снижались. Вне периода ската молоди горбуши в питании лосося Кларка отмечены трехиглая колюшка, личинки хирономид (*Chironomidae*) и имаго насекомых, осенью — икра лососей. Наполнение желудков в этот период не превышало 1 балла.

У горного сига количество молоди горбуши в желудках чаще всего не превышало 20 экз., максимальное количество составило 126 шт. Сиг держался у дна под струей впадающего в озеро ручья и активно атаковал блесну при её проводке вдоль потока воды. Это подчеркивает нацеленность сига на питание мальками, выносимыми ручьем в озеро. В питании горного сига из оз. Калтус, расположенного примерно в 30 км от оз. Моррис на левом берегу р. Фрейзер, также отмечена молодь лососей — нерки [Scott, Crossman, 1973].

Самки горного сига в уловах спиннингом преобладали по численности над самцами в соотношении 7 : 1. Хотя данные о соотношении полов у горного сига в водосборном бассейне р. Фрейзер неизвестны, в других частях ареала вида подобного преобладания самок не наблюдается. Так, самцы в пробах слегка преобладали (61,5 %) среди рыб крупнее 181 мм в пробе, собранной после внесения цианида натрия в р. Блэк-Форк в северо-восточной части штата Юта, США, в октябре 1977 г. [Wydoski, 2001]. Во всесезонной гематологической пробе, собранной удебной снастью в реках Йеллоустон и Мэдисон в штате Монтана с апреля 1961 по сентябрь 1962 г., самки горного сига составили 58,6 % [McKnight, 1966]. В трех притоках р. Колумбия в пробах, в основном взятых электроловом в июле 1992 г., доля самок составляла от 53,6 % в р. Слокан до 66,7 % в Дженел-крик [Neper et al., 1995]. Возможно, более существенные энергетические траты на подготовку к нересту (созревание икры), требуют богатой энергией пищи и влияют на пищевое поведение самок горного сига в оз. Моррис. Кроме молоди горбуши, в желудках сига отмечены икра лососей (в октябре), личинки ручейников (*Trichoptera*), имаго насекомых и неорганический донный материал — возможно, фрагменты домиков личинок ручейников.

Поскольку птихохейлус не покидает акваторию оз. Моррис в середине лета, его уловы позволили получить наиболее полную информацию о питании вида. Считается, что *P. oregonensis* летом питается рыбой, незначительно планктоном и личинками насекомых, а зимой — преимущественно рыбой [Аникиева и др., 1987]. Известно [Steigenberger, Larkin, 1974], что пик активности питания птихохейлуса в водосборном бассейне р. Фрейзер приходится на сумерки и ночные часы, а темп пе-

реваривания рыбной пищи при температуре воды от 10–12 до 17–20 °С составляет около 14 %/час. Поэтому молодь горбуши в желудках птихохейлуса к моменту вылова оказалась более переваренной, чем у двух других рассматриваемых видов рыб. Молодь горбуши встречена у всех шести особей, выловленных в начале мая, при максимальном количестве 28 шт., а средний балл наполнения желудка составил 2,7. В остальные же месяцы наполнение желудка птихохейлуса не превышало 1 балла (рис. 3), в желудках встречены молодь колюшки и зулахона, имаго и личинки насекомых.

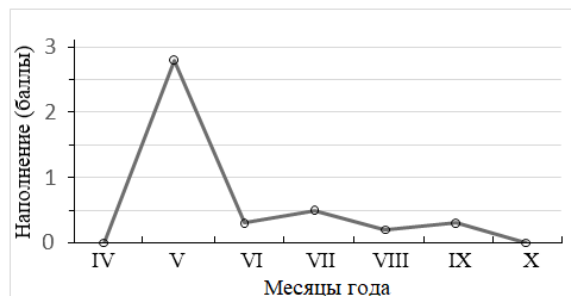


Рис. 3. Изменение среднего наполнения желудка *P. oregonensis* в оз. Моррис в течение теплого сезона года, данные 2019–2022 гг.

Fig. 3. Dynamics of *P. oregonensis*' stomach fullness in Lake Morris in the warm seasons of 2019–2022

У птихохейлуса, мигрирующего в оз. Моррис, нет другого периода в году с такой высокой интенсивностью питания, и в четные годы он может потреблять около трети своего годового рациона в конце апреля — начале мая. Биоэнергетическое моделирование показало, что хищничество *P. oregonensis* на молоди лососевых рыб в р. Колумбия на 26–31 % выше в периоды более теплого климата при средних весенних и летних температурах около 11 и 18 °С, чем в прохладные периоды при средних температурах около 10 и 16 °С [Petersen, Kitchell, 2001]. Петерсен [Petersen, 1994] оценил выедание молоди лососей в р. Колумбия на участке длиной около 100 км в 1983–1986 гг. в 1,4–2,9 млн экз. (в зависимости от методики расчета) ежегодно, с максимальным выеданием в мае и июле. При этом исследования, выполненные на другом участке р. Колумбия, примерно в 75 км от устья, с 20 июля по 8 сентября в 1983 г., не обнаружили молоди лососей в питании *P. oregonensis* [Kirn et al., 1986].

Лосось Кларка и горный сиг мигрируют в оз. Моррис дважды в год, в начале и конце теплого сезона, что в первом случае дает им возможность питаться скатывающейся молодь лососей, а во втором — сносимой потоком воды икрой лососей. На основании литературных данных [Pontius, Parker, 2015; Pearcy et al., 2018] следует заключить, что в период ската молоди горбуши эти хищные рыбы также потребляют весьма значимую и наиболее энергетически ценную часть их годового рациона. Это обстоятельство особенно важно для сига и птихохейлуса, которые в остальное время года обычно питаются менее калорийной придонной пищей при невысокой интенсивности питания.

Максимальные оценки количества молоди горбуши, встреченной в желудках хищных рыб, вряд ли корректно экстраполировать на весь период ската. Расчет среднего количества был бы недостоверным из-за малого объема выборки, который ещё более сокращается, если принимать во внимание только данные четных лет. К тому же часть записей в журнале наблюдений за 2020 г. содержит примерную оценку количества мальков в желудках. На основе имеющихся данных и некоторых допущений возможен лишь примерный расчет потребления хищниками молоди горбуши.

Если произвольно оценить суточное потребление мальков хищными рыбами в 20 % от максимального наблюдаемого количества, общее потребленное количество за период ската оказывается равным 179,25 тыс. рыб (табл. 2). При средней величине ската от одной самки в 150 мальков [Radchenko, 2012] это количество равняется результату нереста 1195 самок, или, исходя из предположения о равенстве полов у производителей горбуши на нерестилище, 2390 экз. взрослой горбуши. Это составляет 88,8 % от оцененной численности подходов горбуши в ручей Уивер в 1959–1991 гг. и

больше величины подходов, если уменьшить её на 45 % для периода 1993–2021 гг. в соответствии с установленной корреляционной зависимостью. Следует учитывать, что численность всех трех рассматриваемых видов хищных рыб на ближайшем участке р. Фрейзер, от впадения р. Харрисон до отметки в 25 км ниже по течению, с 1972–1973 по 1993–1994 гг. существенно возросла: лосося Кларка — с нуля до 200 шт./км², горного сига — на четверть (а биомасса более чем вдвое), птихохейлуса — в десять раз [Richardson et al., 2000]. Мальками горбуши в оз. Моррис также питаются кижуч, чавыча, мальма, бычья форель и чукучан, а кроме того, рыбацкие птицы — крохаль *Mergus serrator*, большая голубая цапля *Ardea herodias* и опоясанный зимородок *Megaceryle alcyon*.

Таблица 2

Примерный расчет выедания молоди горбуши, скатывающейся из ручья Уивер в оз. Моррис в четные годы

Table 2

Approximate estimate of predation on the juvenile pink salmon migrating from the Weaver Creek into Lake Morris in even years

Вид	Единовременное количество рыб в озере, шт.	Срок пребывания, дни	Потребление мальков, шт./ день*	Общее потребление, тыс. шт.
<i>Oncorhynchus clarkii</i>	25	30	33	24,75
<i>Prosopium williamsoni</i>	150	30	25	112,50
<i>Ptychocheilus oregonensis</i>	500	14	6	42,00
Три вида суммарно				179,25

* Суточное потребление оценено в 20 % от максимального наблюдаемого.

На примере горбуши Охотоморского бассейна ранее было рассчитано, что вышедшая из гнезд генерация горбуши до выхода в морское побережье теряет 70,6 % численности [Radchenko, 2012], по-видимому, в основном по причине хищничества. В.И. Карпенко [1998], анализируя выедание молоди лососей рыбацкими хищниками, отмечал, что величина урона, наносимого генерации горбуши, в каждом случае зависела от конкретных условий, складывающихся в эстуариях рек Камчатки. Максимальные оценки, полученные им для молоди горбуши, составили 21–29 % от численности генерации в результате хищничества двух видов — мальмы *S. malma* и зубатой корюшки *Osmerus dentex*. В этих случаях речь идет о потреблении до 64 млн шт. мальков горбуши, т.е. масштабы явления значительно больше рассматриваемых нами. В монографии приведены оценки и других исследователей — до 85 % численности молоди лососей в отдельно взятом ключе Карымайском [Семко, 1954, цит. по: Карпенко, 1998].

Нами не встречена молодь горбуши с остатками желточного мешка, ни свободно плавающая, ни в желудках хищников. Отсутствие желточного мешка должно способствовать выживаемости мальков [см. обзор: Шунтов, Темных, 2008]. Но скат в оз. Моррис — это лишь первый этап миграции молоди горбуши в пресных водах. До выхода в море ей предстоит преодолеть еще около 100 км по протоке, а также собственно рекам Харрисон и Фрейзер. Без сомнения, общая потеря генерации горбуши от хищничества на этом пути увеличится на неопределенную величину, но вряд ли окажется столь же значительной. Вполне возможно, что условия оз. Моррис в целом, и особенно в рассматриваемые годы, способствуют накоплению в нем хищных рыб и значительным темпам выедания скатывающейся молоди. Поскольку в ручей также скатывается молодь нерки и кеты из рыбоводных каналов, следовало бы обратить внимание на существование на путях её миграции таких «барьерных» водоемов, способствующих выеданию молоди лососей хищниками.

Лосось Кларка в пределах ареала представлен наибольшим среди всех тихоокеанских лососевых рыб разнообразием жизненных форм, которые отличаются пищевым и репродуктивным поведением. В озерах Британской Колумбии обитают различные проходные и жилые формы *O. clarkii*, среди которых различают адфлювиальные и речные, а также немигрирующие, ограниченные в местах обитания физическими барьерами. Более того, при изменении условий постоянно обитающие в пре-

сной воде рыбы могут стать проходными, а анадромные рыбы — перейти к резидентному образу жизни [см. обзор: Pearcy et al., 2018].

Наши наблюдения в нескольких озерах Британской Колумбии показали, что максимальные размеры лосося Кларка в водоеме связаны с его возможностью совершать анадромные миграции и с наличием в водоеме нереста тихоокеанских лососей. Так, в замкнутых озерах *O. clarkii* образует жилые формы, отличающиеся небольшими размерами (до 20 см) в зрелом возрасте. В озерах, из которых лосось Кларка мигрирует в более крупные водотоки и в которых нет миграций и нереста тихоокеанских лососей, его максимальные размеры достигают 35 см. В оз. Моррис, в которое мигрируют и размножаются во впадающем ручье как минимум четыре вида тихоокеанских лососей, размеры некоторых взрослых особей лосося Кларка превышают 50 см. Это обстоятельство хорошо иллюстрирует различные уровни продуктивности озерных экосистем, обеспечивающих нагул лосося Кларка в трех типах озер. По наблюдениям за ростом лосося Кларка в зал. Пьюджет-Саунд в 2015 г., темп его роста увеличивался в течение весны и начала лета и снижался с августа по ноябрь, что связывается с возможностью питания молодью кеты [Losee et al., 2018].

Поскольку на юге Британской Колумбии воспроизводится только генеративная линия горбуши нечетных лет, есть существенная разница в кормовых условиях для хищных видов рыб в четные и нечетные годы. Это мощный сигнал через пищевую сеть, который должен прослеживаться через изменение биологических параметров и темпов смертности экологически связанных с лососем видов, если такие исследования будут выполняться в дальнейшем.

Исследователи продолжают поиски «основного» фактора, определяющего темпы смертности лососей в период ската молоди в море, который во многом обуславливает численность возврата и продуктивность каждой отдельной генерации. В последние годы в числе таких главных факторов определяли неблагоприятный температурный режим прибрежных морских вод [Каев, 2019], мощный весенний паводок [Гриценко, 2002], и шторма при нагуле только что скатившейся из рек молоди [Каев, 2019], особенности циркуляции вод, влияющие на формирование кормовой базы [Каев, 2022]. Не отрицая важности перечисленных факторов, следует подчеркнуть значимость биотического окружения молоди в период ската, поскольку трофические связи в сообществах и привычки пищевого поведения хищных рыб остаются менее изменчивыми, чем физические факторы среды. Как справедливо отмечено, при относительно стабильных условиях воспроизводства первостепенную роль в формировании численности поколений играет количество молоди, скатывающейся с нерестилищ [Островский, Каев, 2023].

Заключение

Массовая миграция молоди горбуши в бассейнах нерестовых рек — значимое сезонное явление, которое коренным образом меняет состояние кормовой базы, распределение и пищевое поведение экологически связанных видов рыб. В районах, где воспроизводится только одна генеративная линия горбуши (четных или нечетных лет), скат ее молоди создает существенную разницу в кормовых условиях для хищных рыб в смежные годы. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что различия в пищевой обеспеченности этих видов в смежные годы значительны и могут быть выявлены при проведении соответствующих исследований их биологии, а также темпов роста и смертности.

В системе водосборного бассейна нерестовой лососевой реки существуют элементы, в частности малые озера, расположенные недалеко от основного русла или русел крупных притоков, в которых концентрируются хищные виды рыб, что увеличивает вероятность гибели молоди лососей в период ската. Наличие таких водоемов на миграционных путях молоди следует учитывать при планировании и осуществлении рыбоводной деятельности.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает признательность сотруднику Тихоокеанской лососевой комиссии (Pacific Salmon Commission) Стиву Лэзему за продуктивное обсуждение одной из ранних версий сообщения, а также анонимным рецензентам за внимательное прочтение рукописи и ценные советы.

The author is thankful to Steve Latham of the Pacific Salmon Commission for productive discussion of an earlier version of the report, and to three anonymous reviewers for their careful reading of the manuscript and valuable advice.

Финансирование (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsorship.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все приемлемые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

All applicable national, institutional and international ethical guideline for the use of animals are implemented. The author declares no conflict of interest.

Список литературы

Аникиева Л.В., Пугачев О.Н., Пэрэнлэйжамц Ж. Цестоды рода *Proteocephalus* от алтайского османа (*Oreoleuciscus*: Cyprinidae) // Тр. ЗИН АН СССР. — 1987. — Т. 161. — С. 94–106.

Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 1994. — 218 с.

Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел) : моногр. — М. : ВНИРО, 2002. — 248 с.

Каев А.М. Некоторые результаты изучения динамики численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на северо-восточном побережье острова Сахалин // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 6. — С. 672–680. DOI: 10.1134/S0042875219060043.

Каев А.М. Особенности промысла и показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 71–91. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-71-91.

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

Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 3–21.

Леман В.Н., Есин Е.В. Иллюстрированный определитель лососеобразных рыб Камчатки. — М. : ВНИРО, 2008. — 100 с.

Островский В.И., Каев А.М. Факторы, определяющие численность пополнения горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) острова Итуруп // Вопр. ихтиол. — 2023. — Т. 63, № 3. — С. 326–338. DOI: 10.31857/S0042875223030153.

Радченко В.И. Роль тихоокеанских лососей в пресноводных экосистемах // Бюл. № 1 реализации «Концепции Дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2006. — С. 19–27.

Радченко В.И. Состояние запасов и промысла горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* (Salmonidae, Salmoniformes) в районах их массового искусственного воспроизводства // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 4. — С. 140–181. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-4-140-181.

Шунтов В.П., Темных О.С. Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

Cederholm C.J., Kunze M.D., Murota T., Sibatani A. Pacific salmon carcasses: essential contributions of nutrients and energy for aquatic and terrestrial ecosystems // Fisheries. — 1999. — Vol. 24, Iss. 10. — P. 6–15. DOI: 10.1577/1548-8446(1999)024<0006:PSC>2.0.CO;2.

Kirn R.A., Ledgerwood R.D., Nelson R.A. Increased abundance and the food consumption of northern squawfish (*Ptychocheilus oregonensis*) at river kilometer 75 in the Columbia River // Northwest Science. — 1986. — Vol. 60, Iss. 3. — P. 197–200.

- Losee J.P., Claiborne A.M., Dionne P.E. et al.** Size, age, growth and site fidelity of anadromous cutthroat trout *Oncorhynchus clarkii clarkii* in the Salish Sea // J. Fish. Biol. — 2018. — Vol. 93, Iss. 5. — P. 978–987. DOI: 10.1111/jfb.13824.
- McKnight I.M.** A hematological study on the mountain whitefish, *Prosopium williamsoni* // J. Fish. Res. Board Can. — 1966. — Vol. 23, Iss. 1. — P. 45–64.
- Nener J., Kieser D., Thompson J.A.J. et al.** Monitoring mountain whitefish *Prosopium williamsoni*, from the Columbia River system near Castlegar, British Columbia: health parameters & contaminants in 1992 : Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — № 2036. — 89 p.
- Pearcy W.G., Brodeur R.D., McKinnell S.M., and Losee J.P.** Ocean ecology of Anadromous coastal cutthroat trout // The ocean ecology of Pacific salmon and trout. — Bethesda, Maryland : American Fisheries Society, 2018. — P. 905–930.
- Petersen J.H.** Importance of spatial pattern in estimating predation on juvenile salmonids in the Columbia River // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1994. — Vol. 123. — P. 924–930. DOI: 10.1577/1548-8659(1994)123<0924:IOSPIE>2.3.CO;2.
- Petersen J.H., Kitchell J.F.** Climate regimes and water temperature changes in the Columbia River: bioenergetic implications for predators of juvenile salmon // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2001. — Vol. 58, Iss. 9. — P. 1831–1841. DOI:10.1139/CJFAS-58-9-1831.
- Pontius R.W., Parker M.** Food habits of the mountain whitefish, *Prosopium williamsoni* (Girard) // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2015. — Vol. 102, Iss. 4. — P. 764–773. DOI: 10.1577/1548-8659(1973)102<764:FHOTMW>2.0.CO;2.
- Radchenko V.I.** Abundance dynamics of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, as a structured process determined by many factors // NPAFC. Tech. Rep. — 2012. — № 8. — P. 14–18.
- Renn J.R., Bison R.G., Hagen J., and Nelson T.C.** Migration characteristics and stock composition of interior Fraser steelhead as determined by radio telemetry, 1996–1999. — BC Ministry of Water, Land and Air Protection, Kamloops, B.C., 2001. — 135 p.
- Richardson J.S., Lissimore T.J., Healey M.C., Northcote T.G.** Fish communities of the lower Fraser River (Canada) and a 21-year contrast // Env. Biol. Fish. — 2000. — Vol. 59. — P. 125–140. DOI: 10.1023/A:1007681332484.
- Scott W.B., Crossman E.J.** Freshwater fishes of Canada : Bull. Fish. Res. Board Can. — 1973. — № 184. — 966 p.
- Steigenberger L.W., Larkin P.A.** Feeding activity and rates of digestion of northern squawfish (*Ptychocheilus oregonensis*) // J. Fish. Board Can. — 1974. — Vol. 31, Iss. 4. — P. 411–420. DOI: 10.1139/f74-069.
- Wydoski R.S.** Life history and fecundity of mountain whitefish from Utah streams // Trans. Amer. Fish. Soc. — 2001. — Vol. 130, Iss. 4. — P. 692–698. DOI: 10.1577/1548-8659(2001)130<0692:LHAFOM>2.0.CO;2.

Поступила в редакцию 7.11.2023 г.

После доработки 17.11.2023 г.

Принята к публикации 29.03.2024 г.

The article was submitted 7.11.2023; approved after reviewing 17.11.2023;

accepted for publication 29.03.2024