

Научная статья

УДК 597.552.511–152.6(265.5)

DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-596-624

EDN: MXDZOU



## МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА НЕКОТОРЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ГОРБУШИ АЗИАТСКИХ СТАД

С.В. Найденко, А.Н. Старовойтов\*

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

**Аннотация.** Проанализирована и оценена связь между размерами горбушки и ее численностью (общей и региональной) отдельно для смежных поколений и периодов лет, а также между размерами молоди и взрослых рыб, вернувшихся на нерест. Установлено, что размеры горбушки разных районов воспроизводства (кроме восточного Сахалина и южных Курильских островов) в большей степени коррелируют с региональной численностью, чем с суммарной численностью всех стад. Связь между размерами молоди и вернувшихся на нерест взрослых рыб наблюдалась у восточносахалинской горбушки в линии нечетных урожайных поколений, у восточнокамчатской — при разной численности подходов и у западнокамчатской — в обеих линиях воспроизводства. Вероятно, особенности формирования линейно-массовых характеристик горбушки, заложенные в ранний период жизни, сохраняются с некоторыми изменениями в ту или иную сторону в последующие этапы нагула и миграций к местам нереста.

**Ключевые слова:** горбуша, численность, масса тела, упитанность, накормленность, темп роста, корреляция, Тихий океан, Охотское море, Берингово море

**Для цитирования:** Найденко С.В., Старовойтов А.Н. Многолетняя динамика некоторых биологических показателей горбушки азиатских стад // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 4. — С. 596–624. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-596-624. EDN: MXDZOU.

Original article

### Long-term dynamics for some biological parameters of pink salmon from Asiatic herds

Светлана В. Найденко\*, Александр Н. Старовойтов\*\*

\*, \*\* Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

\* D.Biol., principal researcher, svetlana.naidenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6985-7991

\*\* Ph.D., chief specialist, aleksandr.starovoitov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0001-5617-776X

**Abstract.** Relationships of year-to-year dynamics are analyzed between the body size of pink salmon and their regional and total abundance and between the size of juveniles and the

\* Найденко Светлана Васильевна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, svetlana.naidenko@tinro.vniro.ru, ORCID 0009-0000-6985-7991; Старовойтов Александр Николаевич, кандидат биологических наук, главный специалист, aleksandr.starovoitov@tinro.vniro.ru ORCID 0000-0001-5617-776X.

size of returned adults. The dependencies are estimated for odd and even year-classes, separately, and for different periods of years. The body size variations relate closer with changes of regional abundance than with changes of total abundance for pink salmon from almost all regional herds except those reproduced in East Sakhalin and southern Kuril Islands. Variations of the body size correlate well between the juveniles and adults returning for spawning for the herds from East and West Kamchatka (both for odd and even year-classes) and East Sakhalin (for high abundance odd years-classes). Sustainability of some size-weight features formed in the early period of life during the further stages of feeding and spawning migration is assumed for pink salmon.

**Keywords:** pink salmon, fish abundance, body size, fatness, feeding, growth rate, correlation, Pacific Ocean, Okhotsk Sea, Bering Sea

**For citation:** Naydenko S.V., Starovoitov A.N. Long-term dynamics for some biological parameters of pink salmon from Asiatic herds, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 4, pp. 596–624. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-596-624. EDN: MXDZOU.

## Введение

Дальневосточный рыбохозяйственный бассейн лидирует по улову водных биологических ресурсов в России. Среди разнообразных объектов добычи особое место занимают анадромные тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus*. На фоне значительной межгодовой динамики объемы добычи лососевых видов рыб растут (рис. 1). Этому способствуют изменения численности лососей на популяционном уровне, различные природные процессы, оказывающие влияние на состояние естественных популяций, а также повышение эффективности деятельности рыболовных предприятий. Большое значение имеют также комплексные технические возможности рыбодобывающей и рыбоперерабатывающей отраслей, организационные мероприятия и совершенствование научного сопровождения, определяющие интенсивность и успешность промысла.

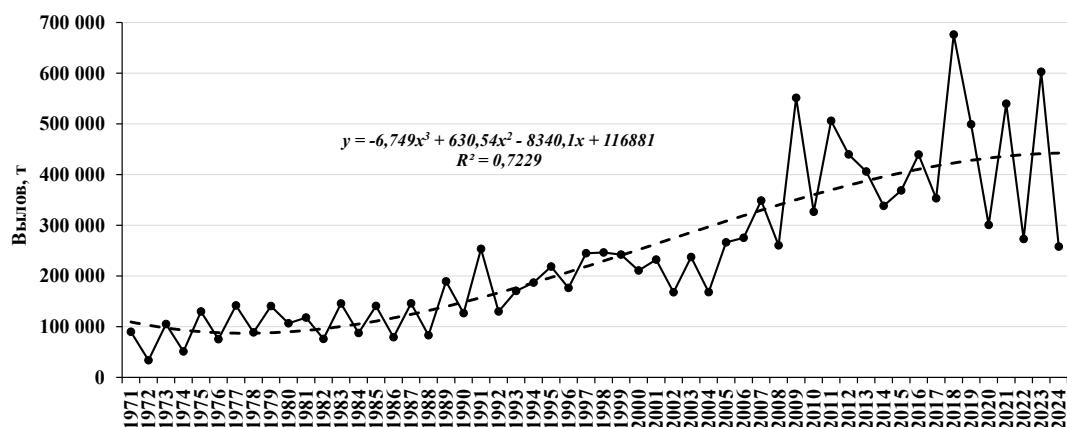


Рис. 1. Динамика вылова тихоокеанских лососей в Дальневосточном рыболовном бассейне (<https://www.npacf.org/statistics/>): пунктирная линия — полиномиальная линия тренда

Fig. 1. Dynamics of commercial catch for pacific salmon in the Far Eastern fishery basin (<https://www.npacf.org/statistics/>). Polynomial trend is shown by dashed line

В 2023 г. вылов лососей на Дальнем Востоке достиг почти 609 тыс. т, это второй результат за всю имеющуюся статистику промысла [Kanzeparova et al., 2025; <https://www.npacf.org/statistics/>]. Основу вылова тихоокеанских лососей традиционно формирует горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, среднемноголетний улов которой в Дальневосточном регионе поступательно увеличился, составляя в 1970-е и 1980-е гг. всего соответственно 73 и 80 тыс. т, в последующие 1990-е и 2000-е гг. — 152 и 203 тыс. т, а в 2011–2024 гг. уже достиг 279 тыс. т. При этом за длительный период промысла было отмечено не только наличие разницы в биологических показателях горбушки смежных поколений,

но и заметное уменьшение размеров горбуши в отдельные годы и ее измельчание в определенные периоды лет во всех районах одновременно.

По мнению многих исследователей [Кагановский, 1949; Веденский, 1954; Крыхтин, Смирнов, 1962; Андриевская, 1966; Ефанов, Чупахин, 1982; Иванков, 1984; Бирман, 1985; Карпенко и др., 2013; и др.], горбуша урожайных поколений имеет меньшие размеры, чем рыба менее урожайных, а наиболее значительное уменьшение размеров происходит при ее высокой численности. Однако сведения, полученные на этот счет, показали неоднозначную картину, поскольку в каждом конкретном регионе наблюдаются свои специфические особенности межгодовой динамики линейно-массовых показателей горбуши, в том числе и в поколениях смежных лет воспроизводства.

Так, исследование горбуши япономорских стад выявило, что именно в более высокочисленные нечетные годы приходящие на нерест производители обычно крупнее, чем в четные малочисленные [Кагановский, 1949; Пушкарева, 1975; Гаврилов, Пушкарева, 1996]. Для этого региона отмечен и весьма специфический характер изменения средних размеров рыб в зависимости от уровня их численности. В частности, в 1970-е и 1980-е гг. при снижении численности приморской горбуши ее размеры не увеличились, а синхронно уменьшились [Бирман, 1985; Гаврилов, Пушкарева, 1996; Темных, 1999]. В более поздних исследованиях [Темных, 2004] было установлено, что для горбуши Японского моря в линии четных и нечетных лет наблюдалась разная корреляционная зависимость массы особей как от величины каждого япономорского стада, так и от их общей численности. В четной линии воспроизводства средние размеры горбуши всех япономорских стад уменьшились при увеличении с 1994 г. их численности. При этом наиболее заметная отрицательная корреляция средних размеров была выявлена в отношении не общей численности стад, а каждого из них. В то же время при снижении почти в 2 раза численности нечетной (высокочисленной) линии размеры рыб не изменились. Был сделан вывод, что линейно-массовые показатели горбуши зависят не только от конкретных условий роста, но и от наследственных факторов [Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2008].

У горбуши бассейна р. Амур отмечено отсутствие существенных различий в средних размерах рыб разных по численности поколений [Енютина, 1972]. По данным М.Л. Крыхтина и А.Г. Смирнова [1962] тенденция снижения размеров амурской горбуши проявлялась только в годы ее высокочисленных поколений, в других случаях размеры варьировали. Механизм причинно-следственных связей одни исследователи [Рослый, 2002] объясняли тем, что ее размеры и численность формируются еще в реке, другие [Золотухин и др., 2008] — тем, что размерные показатели горбуши в большей степени коррелируют с гидрологическими условиями в местах морского нагула, чем с численностью поколений.

У сахалинской горбуши морфологические различия поколений четных и нечетных лет воспроизводства отмечаются вполне четко и обусловлены, по мнению некоторых исследователей [Кагановский, 1949; Крыхтин, Смирнов, 1962; Ефанов, Чупахин, 1982; Иванков, 1984], урожайностью генеративных линий. Также упоминают и общую для сахалинской горбуши тенденцию уменьшения размеров. Однако, по заключению О.Ф. Гриценко [2002], у горбуши, заходящей в реки западных районов о. Сахалин, это могло быть связано с селективным воздействием сетного японского морского промысла, а в восточных районах — в первую очередь с увеличением численности стад. Замедление роста рыб при увеличении их численности, по мнению данного автора, являлось следствием повышенной плотности горбуши в нагульных скоплениях, оказывающей угнетающее действие на рост через механизмы эндокринной системы.

У южнокурильской (о. Итуруп) горбуши за многолетний период наблюдений крупнее становились рыбы в возвратах то четных, то нечетных поколений. Так, уменьшение размеров наблюдалось в 1965–1980 гг. (наиболее выраженно в четные годы) на фоне роста ее численности, а межгодовые изменения размеров рыб этого стада связали с воздействием фактора плотности [Ефанов, Чупахин, 1982]. Однако в

период снижения численности четных поколений в середине 1980-х гг. размеры горбуши оставались относительно небольшими, но после увеличения ее численности с конца 1980-х гг. последовал рост размеров [Каев, 2022]. В 1990-е гг. горбуша четных поколений была достоверно мельче, чем нечетных [Темных и др., 2002а]. В эти же годы возврату в среднем наиболее многочисленных поколений горбуши сопутствовали крупные размеры рыб [Каев, Чупахин, 2003]. В 2000–2010-е гг. у горбуши (природного происхождения) северной части о. Итуруп, на фоне отсутствия выраженного доминирования в смежных линиях воспроизводства, были обнаружены достоверные различия в биологических параметрах четных и нечетных поколений [Углова, 2020]. В целом у горбуши о. Итуруп расхождения между биологическими показателями рыб нечетных и четных лет нереста были существенно выше в периоды доминирования по численности той или иной генеративной линии, но при анализе всего ряда многолетних наблюдений различий не выявлено [Каев, 2022].

На северном побережье Охотского моря в период с 1960 по 1983 г. горбуша смежных поколений имела близкие биологические показатели. Но начиная с 1984 г. в размерах четных и нечетных поколений североохотоморской горбуши наблюдалась устойчивая разница: производители ряда четных лет стали мельче, а нечетных — крупнее [Темных и др., 2002а; Марченко, 2004, 2022; Темных, 2004]. В качестве одной из возможных версий изменения размеров, в частности их уменьшения в линии четных поколений, указывается влияние фактора плотности, обусловленного высокой численностью западнокамчатской горбуши [Марченко, 2004; Темных и др., 2004]. Для горбуши ряда нечетных генераций установлено [Горохов, 2022], что крупные размеры рыб урожайных поколений северной части материкового побережья Охотского моря (Тауйская губа, зал. Шелехова) не связаны с их численностью. К такому же выводу пришла А.Н. Канзепарова [2019]: во всех районах северо-западного побережья Охотского моря (Сахалинский залив, Тугуро-Чумиканский и Аяно-Майский районы) средние длина и масса тела горбуши нечетных урожайных поколений были выше по сравнению с таковыми четных поколений, хотя численность последних была в 5,5 раза меньше.

Одной из причин снижения линейно-массовых показателей камчатской горбуши, в том числе в отдельно взятые годы, также называется высокая численность лососей и, как следствие, ухудшение условий нагула и снижение общей скорости роста [Андреевская, 1966; Бирман, 1985; Карпенко и др., 2012, 2013]. В то же время для горбуши восточного побережья Камчатки на материалах 1971–2006 гг. статистически доказано отсутствие значимой связи между средними размерами и численностью подходов в линии четных и нечетных лет [Темных, 2004; Темных, Куренкова, 2007]. Кроме этого, имеются данные, показывающие, что размерные показатели производителей западнокамчатской горбуши (р. Утка) нечетных лет воспроизводства остались меньшими по сравнению с четной линией воспроизводства, несмотря на смену доминант урожайных поколений [Кинас, 2005].

Тенденция уменьшения размеров, особенно заметная в последнее десятилетие, отмечается не только у горбуши, но и у всех видов тихоокеанских лососей, и связывается это как с кормовыми условиями, так и с климатическими факторами. Однако при проведении анализа влияния термических характеристик окружающей среды на размерные показатели тихоокеанских лососей в отношении камчатской горбуши было установлено, что снижение размеров тела у этого вида зависит не от температуры, а от обилия совместно нагуливающихся особей, особенно в годы формирования экстравысокочисленных поколений [Шевляков, Островский, 2025]. По другим данным [Бугаев, 2017] периодические колебания средней массы тела лососей не являются следствием негативного влияния климатических изменений или плотностного фактора, а, вероятнее всего, могут быть адаптивной реакцией рыб на изменяющиеся условия нагула в связи с необходимостью поддержания оптимального для воспроизводства уровня запасов.

Многие из вышеперечисленных исследователей пришли к заключению, что невозможно судить о росте лососей и его динамике только с позиции фактора плотности или

климатических изменений. По мнению В.П. Шунтова и О.С. Темных [2011], эта проблема более сложная и многогранная. Таким образом, несмотря на значительный прогресс, достигнутый в познании биологии горбуши, мнения исследователей о причинах, обусловливающих изменения ее размеров, оказались весьма противоречивыми, а поиск причинно-следственных связей этих изменений до сих пор остается незавершенным.

За последние десятилетия во всех регионах Дальнего Востока база промысловой статистики по вылову и заполнению нерестилищ, а также размеров производителей горбуши была существенно пополнена. Были продолжены мониторинговые работы по учету численности лососей летом (в период преданадромных миграций к нерестовым рекам) и их молоди осенью (во время миграций на зимовку в океан). Это позволило проанализировать динамику биологических показателей горбуши с учетом новых данных.

Целью настоящей статьи являются выявление и оценка зависимости между размерами горбуши и ее численностью (региональной и суммарной для всех стад) отдельно для смежных поколений и периодов лет и между размерами молоди и вернувшихся через год взрослых рыб. Результаты данного исследования, на взгляд авторов, могут внести определенный вклад в понимание причин и механизма снижения продукции показателей лососей.

### Материалы и методы

В качестве исходного статистического материала были использованы данные по подходам (промысловый вылов и пропуск производителей в реки на нерестилища) и средней массе тела горбуши за 1971–2024 гг., предоставляемые территориальными управлениями Росрыболовства (Амурским, Охотским, Северо-Восточным, Сахалино-Курильским и Приморским), доступные на официальных сайтах ВНИРО (<http://vniro.ru/ru/nauchnaya-deyatelnost/lososevaya-putina>) и Международной комиссии по анадромным рыбам северной части Тихого океана — НПАФК (<https://www.npacf.org/statistics/>). Кроме этого, привлекались сведения промысловой статистики о продукции показателях производителей горбуши северо- и юго-восточного побережий о. Сахалин, собранные и любезно предоставленные А.М. Каевым (СахНИРО).

Для оценки численности молоди горбуши охотоморских стад (откочевающей на зимовку в океан) и взрослых рыб (во время преданадромных миграций к местам нереста) привлечены материалы морских траловых съемок, выполненных ТИНРО в Охотском море осенью 1998–2024 гг. и в северо-западной части Тихого океана летом (июнь–июль) 2004–2024 гг. Морские исследования проводились по стандартным схемам и срокам, определенным в зависимости от поставленных задач отдельно для лета и осени [Шунтov, Темных, 2010]. Для анализа связи размеров горбуши региональных стад и общей численности ее молоди отбирались данные только тех осенних съемок, при выполнении которых исследуемая акватория была охвачена тралениями наиболее полно.

Для выявления наличия и оценки силы связи между статистическими параметрами использовали корреляционный анализ. Оценка силы (тесноты) корреляционной связи между признаками определялась по шкале Чеддока [Chaddock, 1925]: как слабая (коэффициент корреляции  $r$  от 0 до 0,3), умеренная ( $r$  от 0,3 до 0,5), заметная ( $r$  от 0,5 до 0,7), высокая (сильная) ( $r$  от 0,7 до 0,9) и весьма высокая (очень сильная) ( $r$  от 0,9 до 1,0).

При определении упитанности рыб применялась формула Кларк [Clark, 1928]:  $Q = (W \cdot 100)/l^3$ , где  $Q$  — коэффициент упитанности;  $W$  — масса рыбы без внутренностей (не имеющих отношения к упитанности), г;  $l$  — длина рыбы по Смитту (AC, см) — от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника. Данный экстерьерный показатель, по нашему мнению, вполне подходит для сравнительного анализа биологического состояния преданадромной горбуши в межгодовом аспекте.

В статье приняты сокращения: ВСх — восточный Сахалин, МПОМ — материковое побережье северной части Охотского моря, р. Амур — бассейн р. Амур, ЮКР — южные Курильские острова, ЗК — западная Камчатка, ВК — восточная Камчатка.

## Результаты и их обсуждение

В охотоморском бассейне общий запас горбуши слагают несколько региональных комплексов, среди которых наиболее крупными являются западнокамчатское и восточно-сахалинское промысловые стада. Их среднемноголетняя (за 2001–2024 гг.) совокупная доля в общей численности горбуши Охотского моря оценивается в 75 %. Вклад трех других стад — южнокурильского, североохотоморского и бассейна р. Амур — заметно ниже. Несмотря на значительную за весь период промысла межгодовую динамику и неоднородность трендов регионального вылова, наиболее высокие совокупные подходы охотоморской горбуши отмечены в период с 2000 по 2024 г. Численность восточнокамчатской горбуши в последние годы также увеличилась (см. таблицу, рис. 2).

Подходы горбуши разных районов\* воспроизводства по десятилетиям, млн экз.

Returns of pink salmon to certain areas of reproduction, by decades, 10<sup>6</sup> ind.

Периоды лет	ВСх	МПОМ	Р. Амур	ЮКР	ЗК	ВК
1971–1980	32,4	5,7	2,3	13,6	19,5	23,7
1981–1990	27,4	10,0	4,8	14,8	37,5	33,1
1991–2000	52,4	14,3	3,0	21,4	42,2	49,5
2001–2010	<b>75,1</b>	16,1	3,6	<b>24,9</b>	45,1	61,4
2011–2024	51,8	<b>21,6</b>	<b>11,0</b>	10,6	<b>91,0</b>	<b>134,5</b>
<i>Max подход</i>	<i>169,0</i>	<i>46,7</i>	<i>53,5</i>	<i>36,3</i>	<i>350,0</i>	<i>301,1</i>

\* Здесь и далее: сокращения районов приведены в материалах и методах.

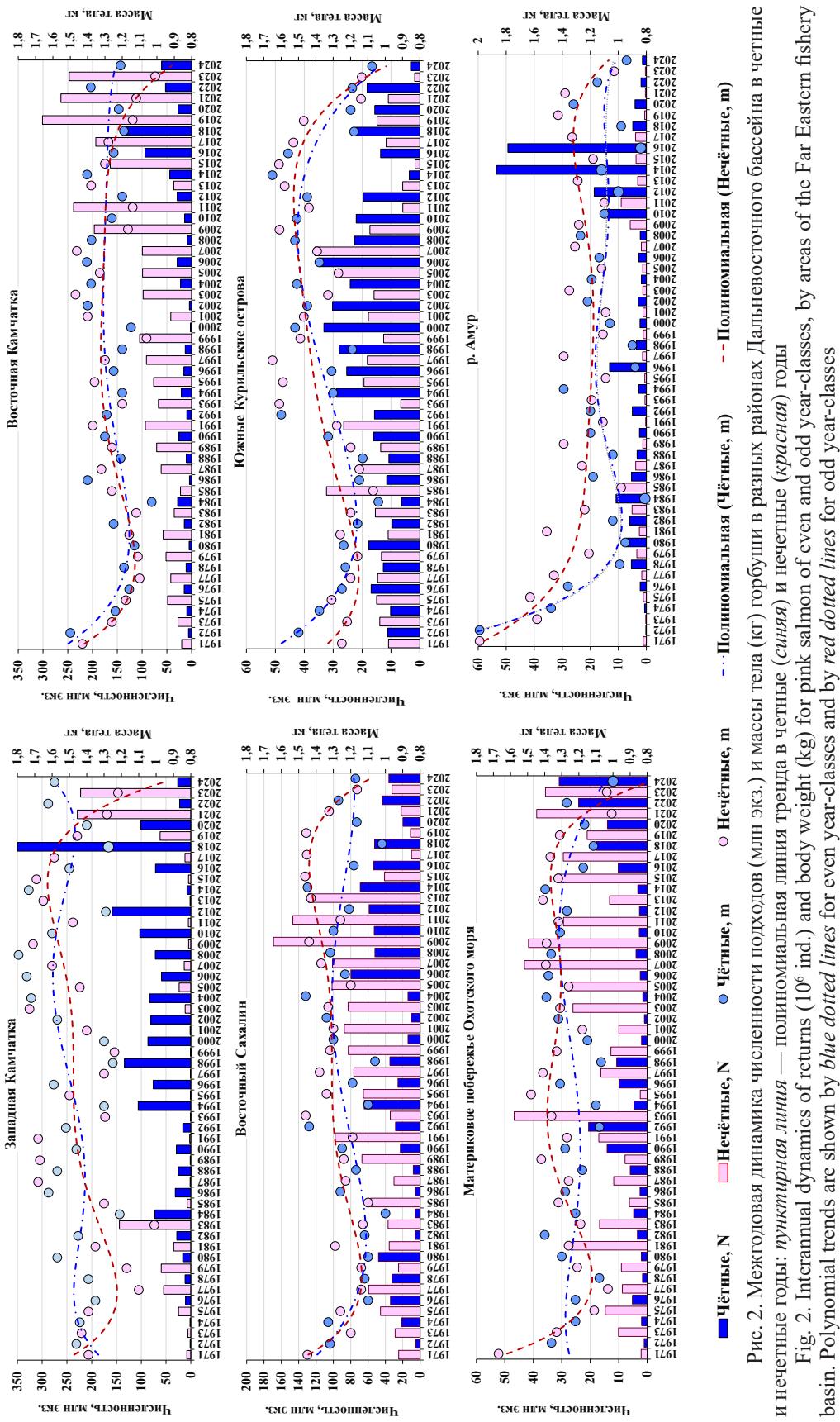
*Примечание.* Жирным шрифтом выделены наиболее высокочисленные среднемноголетние подходы.

На обоих побережьях Камчатки увеличение численности подходов наблюдалось не только в линии традиционно урожайных в последние десятилетия, но и в некоторые годы прежде неурожайных генеративных линий — нечетной на западном и четной на восточном побережьях [Шевляков и др., 2018; Шевляков, Дедерер, 2022]. Рост численности неурожайного четного поколения горбуши отмечается и на североохотомском побережье, в то время как на восточном Сахалине в последние годы подходы горбуши сохраняются на низком уровне в обеих смежных линиях воспроизводства. На Курильских островах и в бассейне р. Амур ситуацию с подходами горбуши можно охарактеризовать как нестабильную (рис. 2).

Изменение численности горбуши в большинстве случаев сопровождалось изменением ее размерно-массовых показателей. Так, во многих промысловых районах в 1980-е гг. произошло уменьшение размеров горбуши, затем в 1990–2000-е гг. их увеличение [Шунтов, Темных, 2008, 2011]. Следует отметить, что в 1970–1980-е гг. измельчание горбуши наблюдалось в районах Британской Колумбии и юго-восточной Аляски [Ricker et al., 1978], а с середины 1990-х гг. у многих североамериканских популяций этого вида лососей фиксировался рост размеров тела [Helle et al., 2007]. В последние годы все российские региональные стада демонстрируют снижение данного параметра, на что указывают слаженные тренды (рис. 3). При этом, несмотря на общую тенденцию изменений, различия в качественных показателях горбуши разных региональных стад четных и нечетных линий воспроизводства хорошо выражены (см. рис. 2).

Помимо этого, в общей динамике выделяются отдельные годы с очень низкими размерами горбуши. В Охотском море существенное снижение, в частности массы тела, нередко наблюдалось во всех промысловых районах одновременно (рис. 4). Это свидетельствует об одностороннем действии факторов (или их совокупности) на биологические показатели рыб [Шунтов, Темных, 2008]. В обоих регионах (охотоморском и восточнокамчатском) минимальные размеры горбуши часто совпадали с ее максимальной численностью (рис. 4).

На снижение размерно-массовых показателей и темпа роста лососей именно в периоды их высокой численности указывают многие исследователи [Ishida et al., 1993;



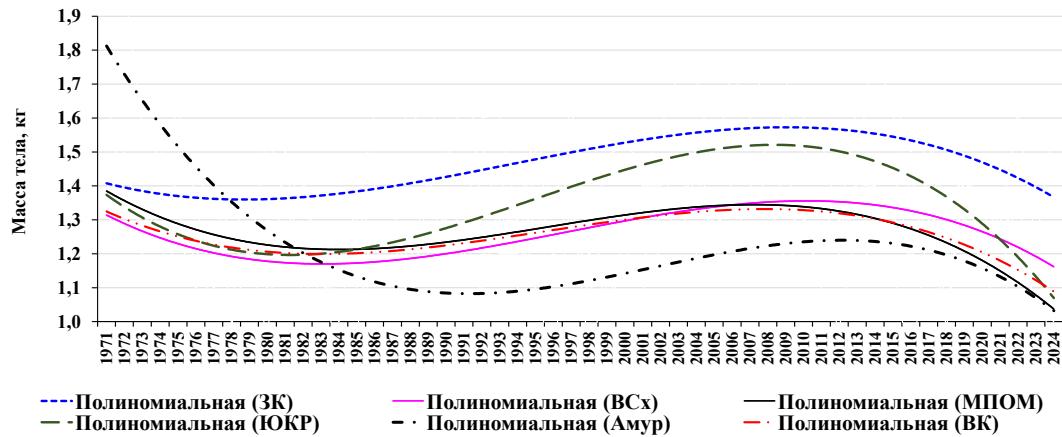


Рис. 3. Межгодовая динамика изменения массы тела (кг) горбуши из разных регионов. Линия тренда — полиномиальная

Fig. 3. Interannual dynamics of body weight (kg) for pink salmon, by regions. Polynomial trend is shown

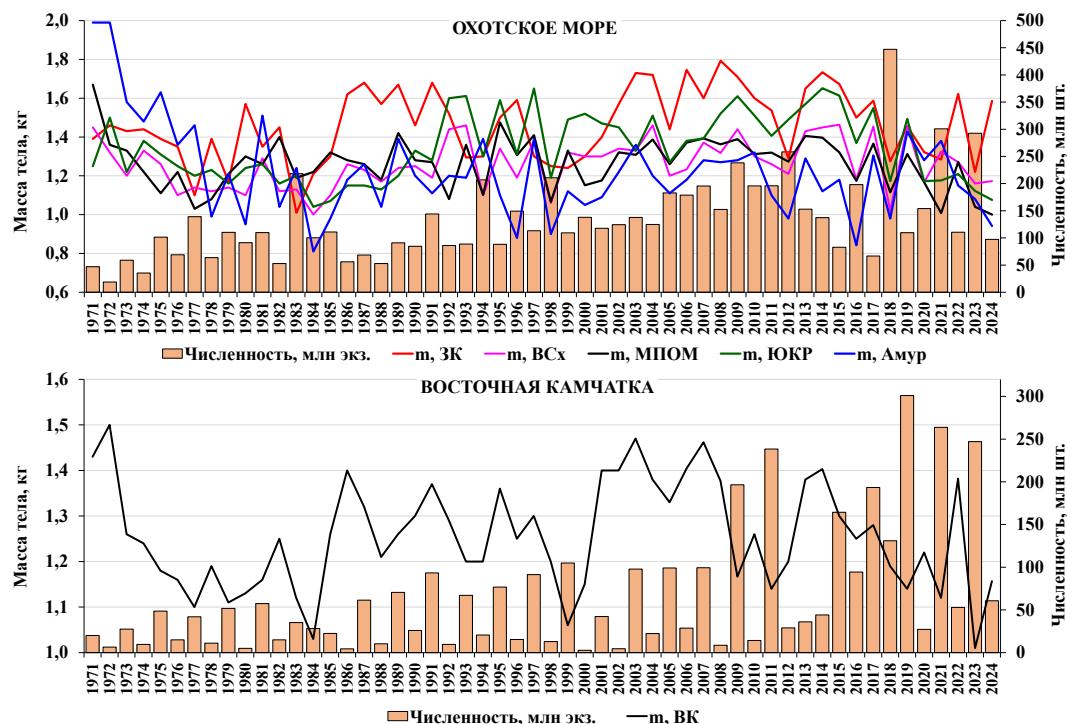


Рис. 4. Динамика средней массы тела (m, кг) горбуши разных региональных стад и общей их численности (млн экз.)

Fig. 4. Dynamics of body weight (kg) averaged by regional herds of pink salmon and abundance of these herds ( $10^6$  ind.)

Welch, Morris, 1994; Bigler et al., 1996; Kaeriyama, 1998, 2003; Волобуев, Волобуев, 2000; Каев, 2003; Лагунов, 2004; Свиридов и др., 2004; Заволокин и др., 2008, 2012; и др.]. Связь биологических показателей горбуши с численностью (региональной и суммарной) и в разные периоды лет проверили с помощью корреляционного анализа.

**Зависимость массы тела от региональной численности.** В каждом отдельно взятом районе в соответствии со сложившимися условиями воспроизводства и адаптациями к гидрографии и гидрологии локального пресноводного бассейна исторически

сформировался определенный запас горбуши, различающийся в смежных поколениях, и наблюдаются различия по биологическим характеристикам. Поэтому в первую очередь зависимость размеров рыб от их численности проверили отдельно для каждого регионального стада (далее по тексту размер/региональная численность).

На обоих побережьях Камчатки наиболее выраженное снижение массы тела отмечено в нечетные годы воспроизводства последнего десятилетия. Но на западном побережье это произошло при повышении численности неурожайной линии (с 2015 по 2023 г.), а на восточном — урожайной (с 2009 по 2023 г.) (см. рис. 2). И наоборот, повышение показателей массы наблюдалось при сокращении численности подходов урожайного поколения западнокамчатской и неурожайного поколения восточнокамчатской горбуши. По данным 2001–2024 гг. корреляционная связь размер/региональная численность для четных и нечетных линий воспроизводства западнокамчатского региона оказалась сильной с высокой статистической значимостью — соответственно  $r = -0,72, p < 0,01$  и  $r = -0,78, p < 0,01$  (рис. 5). В то же время ретроспективный анализ показал, что у западнокамчатской горбуши в линии нечетного поколения связь была сильной отрицательной только в периоды повышенной численности подходов, т.е. в 1971–1980 гг. и с 2015 г. ( $r$  от  $-0,85$  до  $-0,94, p < 0,05$ ). При очень низкой численности подходов связь была либо положительной ( $r = 0,85, p < 0,05$  в 1991–2000 гг.), либо низкой отрицательной ( $r = -0,15, p < 0,05$  в 2001–2010 гг.). В линии четных (урожайных) поколений статистически значимая средняя и высокая отрицательная корреляции отмечены для всех десятилетий начиная с 1980 г.

У восточнокамчатской горбуши в нечетной (урожайной) линии воспроизводства в 2001–2024 гг. корреляционная связь была сильной и статистически значимой ( $r = -0,87, p < 0,001$ ) (рис. 5). При более детальном анализе выяснили, что при уровне численности горбуши в пределах до 100 млн экз. связь отсутствовала, но при увеличении численности подходов с 2009 г. размеры рыб стали достоверно снижаться ( $r = -0,82, p < 0,05$ ). Для четных менее урожайных поколений полученные значения корреляции лишь указывают на возможную тенденцию к формированию зависимости размер/региональная численность (рис. 5).

Таким образом, явная «противофазность» трендов показателей массы тела и численности горбуши на обоих побережьях наиболее четко проявлялась при высоких ее подходах, особенно при уровне 200 млн экз. и более. Это может объяснить отсутствие значимой связи между рассматриваемыми показателями у восточнокамчатской горбуши, полученной на более ранних материалах (1971–2006 гг.) при не очень высокой (не более 110 млн экз.) ее численности [Темных, Куренкова, 2007; Шунтов, Темных, 2011].

На восточносахалинском побережье, где нечетная линия воспроизводства более урожайная, чем четная, самые высокие подходы (130–170 млн экз.) отмечались в 2009, 2011 и 2013 гг. Но в эти годы пониженная (относительно среднемноголетней) масса тела горбуши наблюдалась только в 2011 г. В целом при разной численности подходов горбуши в четных и нечетных линиях воспроизводства разброс значений средней массы тела рыб был значительным (см. рис. 2). Согласно результатам корреляционного анализа в разные периоды лет связь размер/региональная численность либо была очень слабая отрицательная, либо отсутствовала, в том числе в 2001–2024 гг. (см. рис. 5).

На южных Курильских островах в нечетной линии воспроизводства наиболее крупные ( $m_{max} = 1,56$ – $1,65$  кг) размеры рыб отмечались главным образом при численности подходов ниже среднемноголетнего уровня, а мелкие и средние размеры — при разной численности. В четной линии воспроизводства размеры горбуши были крупными в период как увеличения (1990-е гг.), так и снижения (2008–2016 гг.) численности (см. рис. 2). В последние годы в данном районе прослеживается тенденция снижения массы тела в обеих генеративных линиях. Корреляционная связь размер/региональная численность у южнокурильской горбуши оценена как очень слабая (см. рис. 5). Это согласуется с выводами, полученными ранее [Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2011], что средние размеры горбуши сахалино-курильских стад не зависят от их собственной численности.

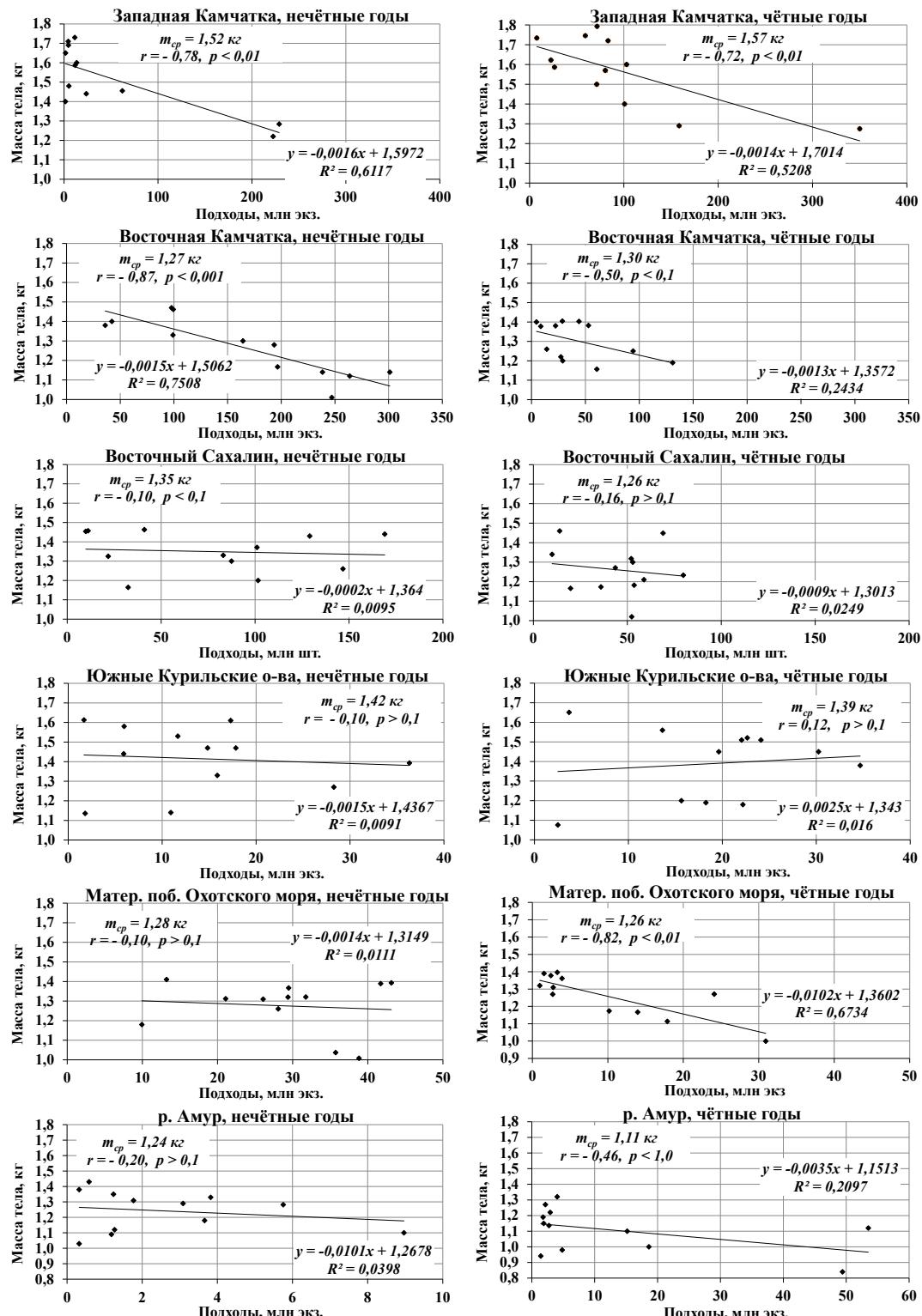


Рис. 5. Динамика изменения средней массы тела (кг) горбуши разных охотоморских стад в зависимости от региональной численности подходов (млн экз.) в четные и нечетные 2001–2024 гг.

Fig. 5. Dynamics of body weight (kg) averaged by regional herds of pink salmon in the Okhotsk Sea in dependence on their returns ( $10^6$  ind.) in 2001–2024, by even and odd year-classes

На материковом побережье северной части Охотского моря выраженная противофазность изменчивости размеров рыб и их численности отмечалась у поколений четных лет. В 2000–2014 гг. при снижении численности подходов четной неурожайной линии величина массы тела горбуши не имела большого разброса и была повышенной ( $m_{cp} = 1,35$  кг). При повышении с 2015 г. численности четной линии масса тела рыб снизилась ( $m_{cp} = 1,15$  кг), в то время как в нечетной урожайной линии изменчивость показателей массы была значительной. Однако при увеличении с 2003 г. численности подходов горбуши ее размеры остались выше среднемноголетней величины. И только в последние 2021 и 2023 гг. наблюдалось снижение массы тела горбуши (см. рис. 2). Это может свидетельствовать о том, что не только численность является причиной изменения продукции показателей. Сила связи размер/региональная численность для четной неурожайной линии (2002–2024 гг.) оценена как высокая ( $r = -0,82, p < 0,01$ ), а в нечетной урожайной (2001–2023 гг.) она отсутствовала (см. рис. 5). До 2000-х гг., наоборот, коэффициент корреляции в разные десятилетия в нечетной линии изменялся от  $-0,18$  до  $-0,46$ , а в четной линии связь либо отсутствовала, либо была очень слабой.

Масса тела амурской горбуши в четной урожайной линии воспроизводства ниже, чем в нечетной неурожайной (см. рис. 2). В данном районе изменчивость значений массы тела в четные годы (2002–2024) составила от 0,84 до 1,32 кг, а в нечетные (2001–2023 гг.) — от 1,03 до 1,43 кг. При повышенной численности в четные урожайные 2010–2016 годы воспроизводства масса тела рыб была ниже среднемноголетней, но при снижении численности в последующие годы горбуши имела как повышенные, так и низкие показатели массы. Соответственно, коэффициент корреляции между данными параметрами для четных 2002–2024 гг. составил  $-0,46 (p > 0,1)$  (см. рис. 5). Для нечетных 2001–2023 гг. получено отсутствие корреляционной связи. Однако для периода с 1971 по 1990 г. для обеих линий воспроизводства получены высокие статистически значимые значения корреляции (соответственно  $r = -0,80$  и  $-0,83, p < 0,05$  для четных и нечетных линий).

Следует отметить, что в 2001–2024 гг. высокая и средняя корреляция размер/региональная численность горбуши в обеих линиях воспроизводства западной и восточной Камчатки, в четной менее урожайной североохотоморского побережья и четной урожайной амурской линии получены при существенном изменении региональной численности (в случае менее урожайных поколений при ее увеличении).

**Зависимость массы тела от общей численности.** Поскольку области распространения молоди горбуши разных охотоморских стад совпадают при осеннем нагуле в глубоководной части Охотского моря и частично перекрываются для охотоморских и восточнокамчатских стад зимой в океане [Шунтов, Темных, 2008, 2011; Шунтов и др., 2010а], можно предположить, что суммарная численность всех региональных стад в качестве плотностно-зависимого фактора может сказываться на размерах производителей.

Для периода наблюдений начиная с 1971 г. между массой тела горбуши, рассчитанной в среднем по охотоморскому региону, и величиной ее общих подходов в Охотское море корреляционная связь для нечетных поколений оценена как слабая отрицательная ( $r = -0,42, p < 0,05$ ), а в отношении четных поколений можно говорить об отсутствии связи ( $r = -0,29, p > 0,1$ ). Для периода 2001–2024 гг. коэффициенты корреляции были несколько выше, составляя в нечетных и четных линиях соответственно  $-0,62 (p < 0,05)$  и  $-0,54 (p < 0,10)$ .

При анализе зависимости размеров производителей горбуши каждого отдельного стада и суммарной численности их подходов в охотоморский регион (размер/общая численность) также получены низкие коэффициенты корреляции для всего ряда наблюдений. Для периода 2001–2024 гг. отрицательная статистически значимая связь ( $r$  на уровне от  $-0,52$  до  $-0,69$  при  $p < 0,05$ ) прослеживалась только в четной линии воспроизводства на западной Камчатке и восточном Сахалине и нечетной линии на южных Курильских островах и материковом побережье Охотского моря (рис. 6).

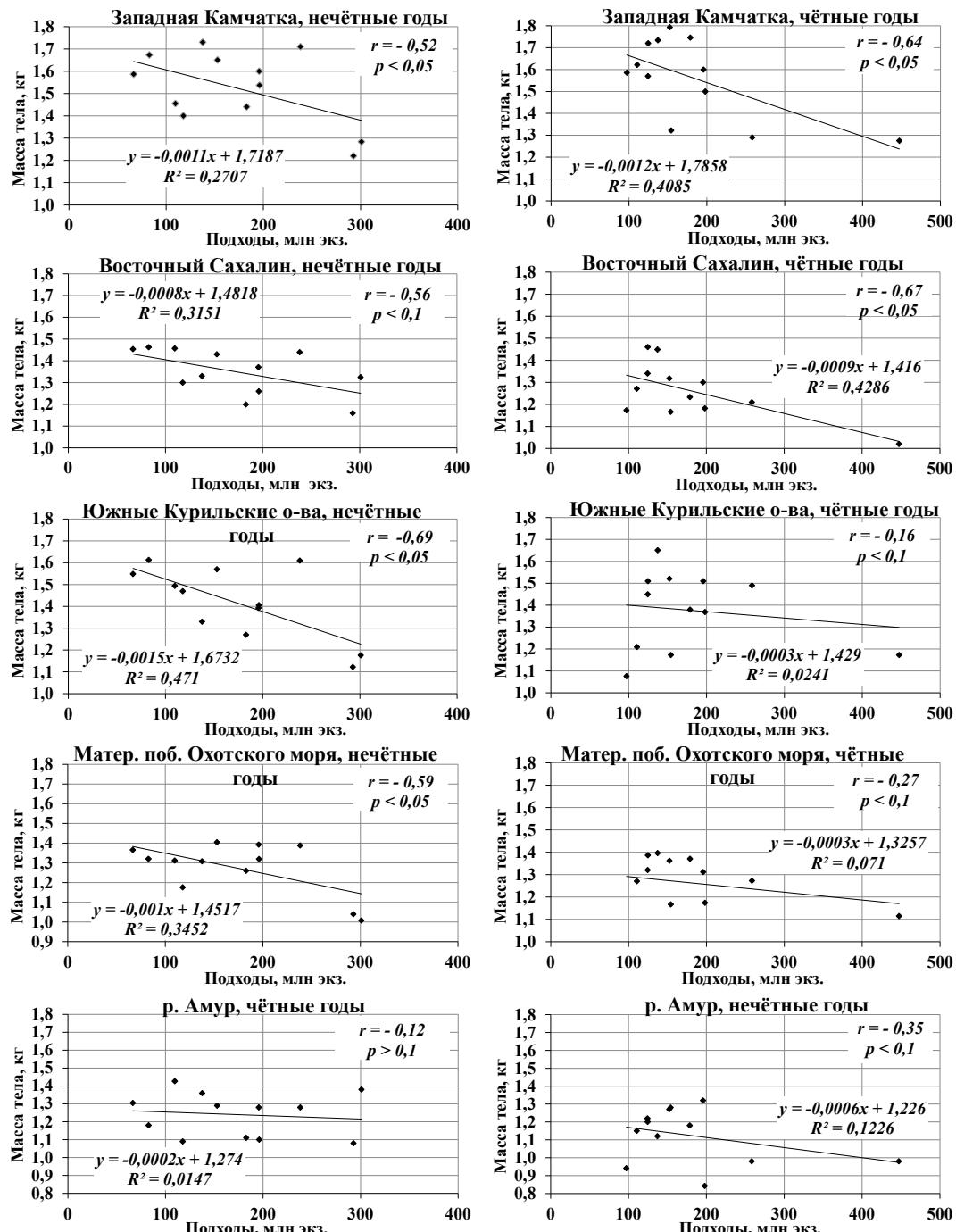


Рис. 6. Зависимость массы тела (кг) горбуши разных охотоморских стад и суммарной численности их подходов (млн экз.) в охотоморский бассейн в четные и нечетные 2001–2024 гг.

Fig. 6. Dependence of body weight (kg) for pink salmon from certain herds on their total return ( $10^6$  ind.) to the Okhotsk Sea basin in 2001–2024, by even and odd year-classes

У южнокурильской, восточносахалинской и североохотоморской горбуши статистически значимые отрицательные корреляционные связи (соответственно  $r = -0,71$ ,  $-0,63$  и  $-0,44$ ) между навеской и общими подходами горбуши всех охотоморских стад были также выявлены в 1990–2002 гг., в то время как у западнокамчатской горбуши связь в эти годы отсутствовала [Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2011]. Но, анализируя связь

размер/общая численность в отдельных смежных поколений западнокамчатской горбуши, мы получили в четной линии отрицательный коэффициент корреляции ( $r = -0,69, p < 0,1$ ), в нечетной — положительный ( $r = 0,55, p < 0,1$ ). Следует отметить, что у горбуши четных поколений западной Камчатки с 1994 г. начала увеличиваться собственная численность, а у нечетных поколений, напротив, она значительно снизилась по сравнению с 1980-ми гг. Как указывалось выше, в эти годы сила связи размер/региональная численность была сильной: в четных поколениях отрицательной, в нечетных — положительной. Вероятно, размерно-массовые показатели западнокамчатской горбуши могли в большей степени зависеть от собственной численности.

У горбуши северного побережья Охотского моря наиболее заметное сокращение размеров наблюдалось в 1990-е гг., при этом размеры производителей некоторых северных рек (Гижика, Кухтуй и Тауй) в большей мере коррелировали с уловами западнокамчатской горбуши (соответственно  $r = -0,5; -0,59; -0,65$ ), чем с суммарными уловами охотоморских стад [Темных и др., 2002а]. В качестве одной из возможных версий изменения размеров, в частности их заметного уменьшения в линии четных поколений, допустили влияние фактора плотности, когда высокая численность западнокамчатской горбуши в местах совместного нагула лимитировала рост горбуши североохотоморских группировок в четные годы [Марченко, 2004; Темных и др., 2004]. По нашим данным размеры горбуши североохотоморских рек коррелировали с численностью подходов западнокамчатской в разные годы с разной силой ( $r$  составил  $-0,55, -0,71, 0,28$  и  $-0,64$  ( $p < 0,05$ ) соответственно для 1980, 1990, 2000-х и 2011–2024 гг.). Но если в 1980-х и 1990-х гг. уменьшение размеров североохотоморской горбуши наблюдалось на фоне повышения численности западнокамчатской горбуши, то в 2000-е гг. ее размеры были выше среднемноголетних, несмотря на то что численность подходов западнокамчатской горбуши осталась на высоком уровне. При этом подходы горбуши к рекам материкового побережья северной части Охотского моря, напротив, сократились, а производители стали крупнее. Исходя из этого полагаем, что размеры североохотоморской горбуши также в большей степени зависят от ее региональной численности, чем от численности западнокамчатского или всех охотоморских стад.

У горбуши восточного Сахалина зависимость размеры/общая численность в разные периоды изменялась довольно сильно. В частности, в этом регионе в нечетной линии воспроизводства сила связи варьировала от очень слабой ( $r = -0,02, p < 0,1$ ) в 1991–2009 гг. до высокой ( $r = -0,84, p < 0,1$ ) в 2011–2023 гг., когда общая численность подходов в Охотское море несколько увеличилась. Из этого можно было бы заключить, что уменьшение размеров восточносахалинской горбуши связано с общей высокой численностью горбуши. Но в последние десятилетия сокращение размеров наблюдалось у горбуши и других региональных стад, в том числе тех, у которых корреляция размеров с общей численностью была низкой. В четной менее урожайной линии связь размер/общая численность во все годы была выше, чем в нечетной, особенно при увеличении численности горбуши охотоморских стад в 1992–2010 гг., в то время как корреляция размер/региональная численность в четных поколениях была низкой. Таким образом, в случае с восточносахалинской горбушей наблюдается неоднозначная картина корреляции размеров рыб как с общей, так и с региональной численностью.

Влияние суммарной численности охотоморских и восточнокамчатских стад на размеры рыб восточнокамчатской горбуши возможно только во время их совместного нагула в океане. Однако нагульные акватории горбуши этих бассейнов перекрываются лишь частично [Атлас..., 2002; Темных, 2004; Шунтов, Темных, 2008, 2011], что необходимо учитывать при интерпретации полученных результатов. Так, высокие значения коэффициента корреляции ( $r = -0,88, p < 0,001$ ) размеры рыб/общая численность в нечетных поколениях воспроизводства в 2021–2023 гг. совпали не только с высокой численностью охотоморской горбуши в эти годы, но и с высокой численностью подходов восточнокамчатской (когда корреляция размер/региональная численность была

сильной). В четных поколениях 2002–2024 гг. корреляция размер/общая численность была слабой ( $r = -0,49$ ,  $p < 0,1$ ), как и корреляция размер/региональная численность (см. рис. 5). В то же время в период с 1971 до 1990 г., когда общая численность горбуши была ниже, чем в 2000–2010-е гг., связь размеров с общей численностью в обоих смежных поколениях была высокой, а связь с региональной численностью оценена как средняя.

Таким образом, результаты корреляционного анализа показали, что размеры горбуши разных районов воспроизводства (кроме восточного Сахалина и южных Курильских островов) в большей степени коррелируют с региональной численностью, чем с суммарной численностью всех стад. В некоторых случаях наблюдается совпадение высокой общей численности горбуши и снижения размеров рыб конкретного стада, обусловленное собственной динамикой численности, а также локальными нагульными и иными условиями.

**Численность и упитанность горбуши.** Одним из возможных факторов плотностно-зависимой регуляции является обеспеченность пищей. Если в местах совместного нагула различных стад горбуши при высокой численности изменяется пищевая обеспеченность, то это, по всей видимости, должно отражаться на ее упитанности, поскольку данный показатель является не только отражением биологического состояния рыб (возраста, пола, степени зрелости гонад, времени года), но и условий обитания. Некоторая противофазность колебаний упитанности горбуши (проходящей в июнь–июле через тихоокеанские воды Курильских островов и Камчатки) и численности ее подходов в Охотское море действительно отмечается, хотя коэффициент корреляции для этих переменных оказался средним —  $-0,47$  ( $p < 0,05$ ) (рис. 7). Однако следует иметь в виду, что структуру миграционного потока преданадромной горбуши из океана в Охотское море слагают рыбы различных региональных (южных и северных) и временных (ранних и поздних) группировок. Соответственно, в уловах присутствуют рыбы с разными биологическими показателями, поэтому при интерпретации полученных результатов учитывали количественное соотношение региональных стад в общих подходах.

Так, при очень высокой численности (более 250 млн экз.) охотоморской горбуши в 2012, 2018, 2021 и 2023 гг. коэффициент упитанности рыб, проходящих через тихоокеанские прикурильские воды, не превышал среднемноголетний показатель ( $k_{up} = 1,06$ ) (рис. 7, б, в красном квадрате). Причем наименьшая упитанность ( $k = 1,0$ ) горбуши наблюдалась в 2018 г. при самой высокой (более 400 млн экз.) численности ее подходов в Охотское море. В указанные годы в подходах доминировала западнокамчатская горбуша (61–78 % общей численности охотоморских стад) с низкой массой тела (1,2–1,3 кг), что и отразилось на общем показателе упитанности рыб. Следует отметить, что в 2012, 2018 и 2023 гг. снижение биологических показателей наблюдалось у горбуши не только западной Камчатки, но и во всех регионах одновременно.

Самая высокая упитанность ( $k \geq 1,1$ ) горбуши наблюдалась в 2009 и 2022 гг. при ее разной численности. Величина подхода горбуши в районы воспроизводства в Охотском море в 2009 г. превысила среднемноголетний уровень в 2 раза, составив 238 млн экз., из которых на долю рыб западной Камчатки пришлось всего 2 %, а восточного Сахалина — 71 %. Характеристики массы горбуши этих регионов были повышенными — у западнокамчатской 1,7 кг (что было вторым показателем начиная с 2000 г.), у восточно-сахалинской (несмотря на высокую для этого региона численность подходов) — 1,4 кг. Масса тела рыб других регионов также была выше среднемноголетней (см. рис. 2). За счет доминирования в подходах в охотоморский бассейн крупноразмерной горбуши средний коэффициент упитанности рыб, учтенных в прикурильских тихоокеанских водах, был высоким (см. рис. 7, б). В 2022 г. общая численность охотоморской горбуши оценена всего в 111 млн экз., среди которых доминировала рыба восточносахалинского, западнокамчатского и северного материкового побережий (соответственно 40, 21 и 22 %). В этих и других регионах подходы горбуши были ниже, а ее размеры — выше

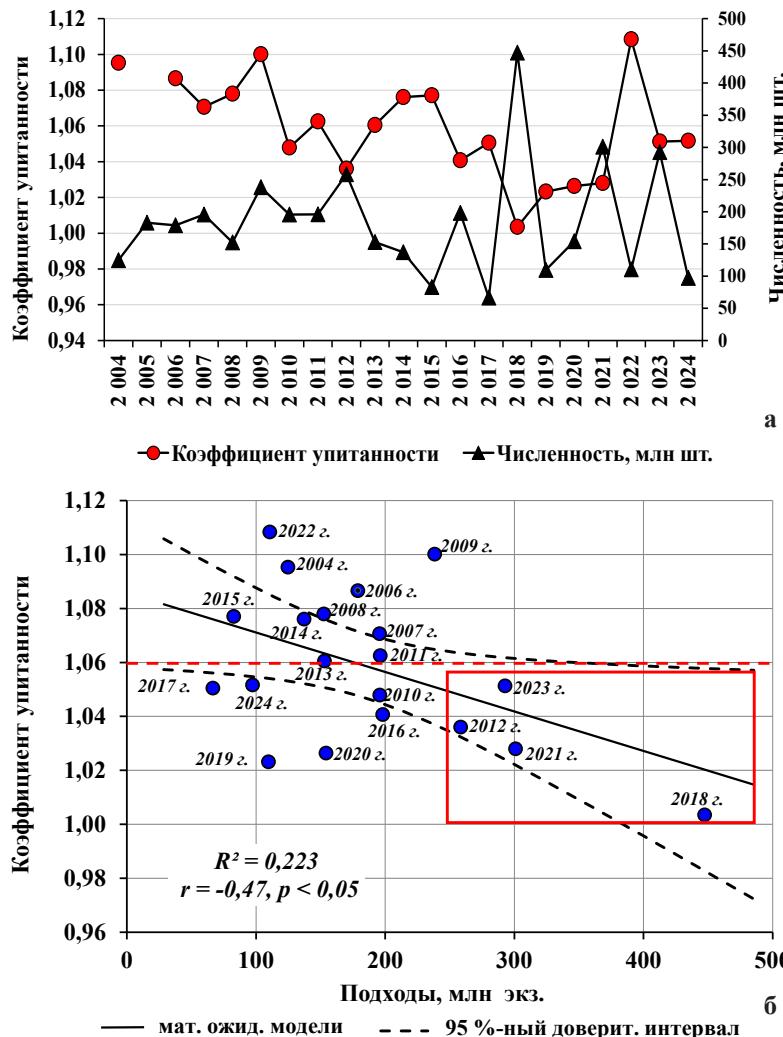


Рис. 7. Межгодовая динамика упитанности горбуши (а) и динамика изменения упитанности (б) в зависимости от общей численности (млн экз.) подходов горбуши в охотоморский бассейн. Указаны годы подхода, коэффициент корреляции ( $r$ ); пунктирная красная линия — среднемноголетний показатель коэффициента упитанности

Fig. 7. Interannual dynamics of pink salmon fatness by Clark [1928] (a) and the fatness increments (б) in dependence on their total return ( $10^6$  ind.) to the Okhotsk Sea basin. The years of returns are indicated; dashed red line — long-term mean coefficient of fatness

среднемноголетнего уровня. Соответственно, средняя упитанность горбуши в общих подходах оказалась высокой. Повышенную упитанность горбуши отмечали также в 2004–2008, 2014 и 2015 гг. при ее пониженной численности. В остальных случаях (при численности подходов не более 200 млн экз.) упитанность рыб варьировала от 1,02 до 1,06. Коэффициент корреляции упитанности и средней массы всей охотоморской горбуши составил 0,58 ( $p < 0,01$ ).

Таким образом, средняя упитанность преданадромной горбуши, учтенной в тихоокеанских водах Курильских островов и Камчатки, изменялась в зависимости от численного доминирования региональных группировок с определенными производственными показателями рыб. При доминировании в общем миграционном потоке горбуши конкретных стад с низкой массой тела общий коэффициент упитанности был пониженным, и наоборот, при повышенной массе тела — повышенным.

Как уже было сказано выше, показатель упитанности горбуши, возвращающейся на нерест, отражает в том числе и степень успешности нагула в районах, через которые ей приходится мигрировать. При этом районы обитания и нагула на пути ее миграций, довольно существенно различаются по составу и запасам кормовых ресурсов. Доступность и достаточное обилие наиболее важных кормовых объектов в этих районах обусловливают пищевую обеспеченность горбуши, одним из показателей которой является накормленность. Анализ большого массива фактических данных по питанию лососей показал, что, во-первых, синхронного изменения накормленности горбуши и кормовой базы в местах ее нагула не происходит. В некоторых случаях одновременное снижение интенсивности питания рыб и обилия пищи может наблюдаться, но в целом низкие коэффициенты корреляции между двумя этими показателями свидетельствуют об отсутствии связи. Например, во время миграций горбуши через тихоокеанские воды Курильских островов он составил всего 0,10 [Найденко, 2023]. Слабая связь получена нами и для других районов нагула. Во-вторых, запасы кормовых организмов, даже с учетом сезонной динамики количественного распределения и выедания прочими потребителями, значительно выше, чем пищевые потребности горбуши. Установлено, что пищевая обеспеченность лососей в морских и океанических районах может изменяться, но не в тех пределах, чтобы жестко лимитировать выживаемость, определять их итоговую численность или линейно-массовые показатели [Дулепова, 2002; Темных, 2004; Чучукало, 2006; Найденко, 2007, 2023; Шунтов и др., 2010б; Заволокин и др., 2012; Заволокин, 2014; Волков, 2016; Найденко, Темных, 2016; Шунтов, 2016]. Это подтверждается и тем фактом, что наблюдаются разнонаправленные отклонения (относительно среднемноголетних значений) биологических показателей горбуши разных региональных стад, несмотря на одинаковые условия их нагула в совместных скоплениях (осенью в море и в зимне-весенний период в океане). То, что варьирование размеров рыб, особенно в малочисленных поколениях, нельзя объяснить только недостатком пищи и внутривидовой конкуренцией, было показано и в ранних исследованиях на примере камчатской горбуши [Семко, 1954].

**Зависимость между массой тела молоди и вернувшихся на нерест производителей.** В соответствии с уже высказанными заключениями [Каев, Чупахин, 2002; Радченко и др., 2002] факторы внешней и внутренней среды влияют на изменения темпов роста горбуши в ранний морской период ее жизни (включая обитание в прибрежных водах) довольно значительно. В частности, существенное прямое или косвенное воздействие на развитие, питание, сроки миграций молоди горбуши оказывает гидрологический режим вод [Хованская, 2007; Коваль, Коломейцев, 2011; Каев, 2015, 2018; Дедерер и др., 2024; Каев и др., 2024; Шевляков и др., 2024]. Следовательно, изменчивость размеров горбуши — это результат не только морских и океанических условий нагула, но и в большей мере условий обитания ее молоди в прибрежных водах. На это должно указывать наличие связи между размерами сеголеток (после завершения роста в прибрежье и глубоководных районах моря) и взрослых рыб (вернувшихся на нерест).

В южной глубоководной половине Охотского моря, где в летне-осенний сезон сосредоточены высокие концентрации кормовых объектов, нагуливается значительная доля общей массы молоди горбуши разных региональных комплексов [Дулепова, 1998; Темных и др., 2002а, б, 2003; Шунтов, Темных, 2008]. Соответственно, определить размеры сеголеток горбуши с привязкой к конкретным регионам невозможно. Поэтому для корреляционного анализа использовали массу тела всей молоди охотоморской горбуши (рассчитанной как средневзвешенное значение по числу рыб, учтенных в период осеннего нагула в глубоководной части моря) и массу тела производителей (в среднем по охотоморскому бассейну), вернувшихся на следующий год. Такой подход отображает исследуемую зависимость только в общих чертах, тем не менее он позволяет проследить межгодовые изменения размеров молоди у разных поколений горбуши и выявить наличие связи между размерами сеголеток и взрослых рыб.

По данным 1998–2007 гг. средние размеры сеголеток нечетных (высокочисленных) поколений охотоморской горбуши были выше, чем четных (25 см и 161 г против 24 см и 147 г) [Шунтов, Темных, 2008]. По результатам учетных осенних съемок 2003–2024 гг. средняя масса молоди нечетных поколений также отличалась от четных (соответственно 155 и 152 г), но незначительно, что может быть связано в том числе и с изменением в 2010-х гг. численности обоих поколений горбуши западнокамчатского и восточносахалинского регионов. Однако в четные 2010 и 2022 и нечетные 2011, 2017, 2019 годы осенних учетов средняя масса тела молоди охотоморской горбуши в смешанных скоплениях была пониженной (менее 140 г). Вернувшись на нерест производители в 2011 г. (при высокой численности и доминировании в общих подходах восточносахалинской и североохотоморской горбуши) и в 2012, 2018, 2020 и 2023 гг. (при доминировании западнокамчатской горбуши при ее высокой численности в эти годы) также имели низкие производственные показатели ( $m$  1,12–1,32 кг) (рис. 8, в нижнем красном квадрате).

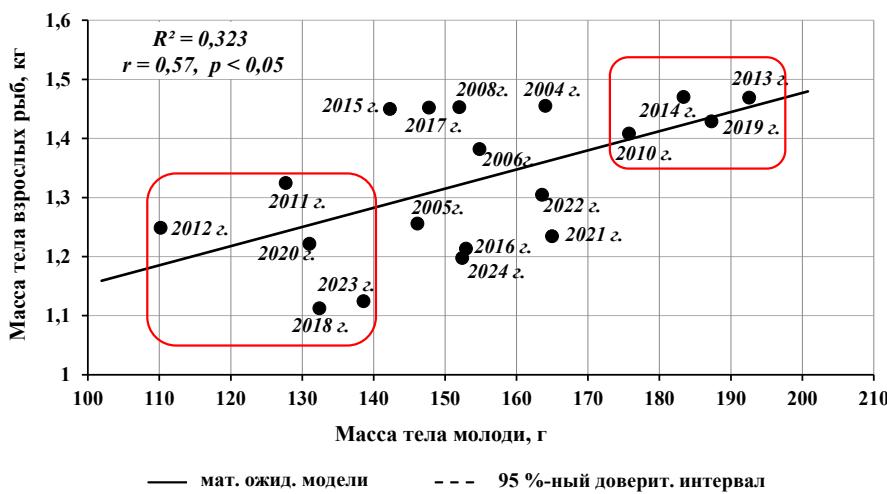


Рис. 8. Корреляция средневзвешенной по съемке массы тела осенней молоди и средней массы тела вернувшихся через год производителей охотоморской горбуши. Указаны годы подхода горбуши в Охотское море. В красных квадратах — годы максимальных и минимальных производственных показателей горбуши

Fig. 8. Relationship between the body weight of pink salmon juveniles (averaged by annual autumn surveys) and the mean body weight of their adults returned to the Okhotsk Sea in a year later. The years of return are indicated; red squares show the years with the maximum and minimum body weight of adults

В другие годы учетов при средних размерах молоди (от 140 до 175 г) масса тела вернувшихся взрослых рыб варьировала от 1,17 до 1,46 кг, а при повышенных (масса молоди более 175 г) — была только высокой (у взрослых рыб в 2010, 2013–2014 и 2019 гг. от 1,41 до 1,47 кг) (рис. 8, в верхнем красном квадрате). Коэффициент корреляции между данными параметрами, вероятно, в силу обобщения данных по всему охотоморскому бассейну, оказался средним ( $r = 0,57, p < 0,05$ ), тем не менее связь между размерами молоди и массой вернувшихся через год взрослых рыб вполне просматривается и статистически значима.

Детально такую связь можно проследить на примере восточносахалинской горбуши. По данным ретроспективного изучения линейного роста горбуши юго-восточного побережья о. Сахалин [Каев и др., 2023] среднемноголетняя (за 2004–2019 гг.) длина ее молоди при 1 (условное начало роста в прибрежье), 7 (после его завершения) и 16 (завершение периода быстрого роста сеголеток в Охотском море) склеритах на чешуе составила соответственно 6,01; 12,31 и 23,24 см. Среднемноголетние размерные показатели молоди сравнили с данными промысловой статистики о производственных по-

казателях производителей (данные любезно предоставлены А.М. Каевым, СахНИРО). Выявлена довольно четкая связь между размерами молоди после нагула в прибрежье и осенью в глубоководной части моря и массой тела взрослых рыб, вернувшихся на нерест (рис. 9, а, б). Однако сила связи различалась в четных и нечетных поколениях горбуши (рис. 9, в–е).

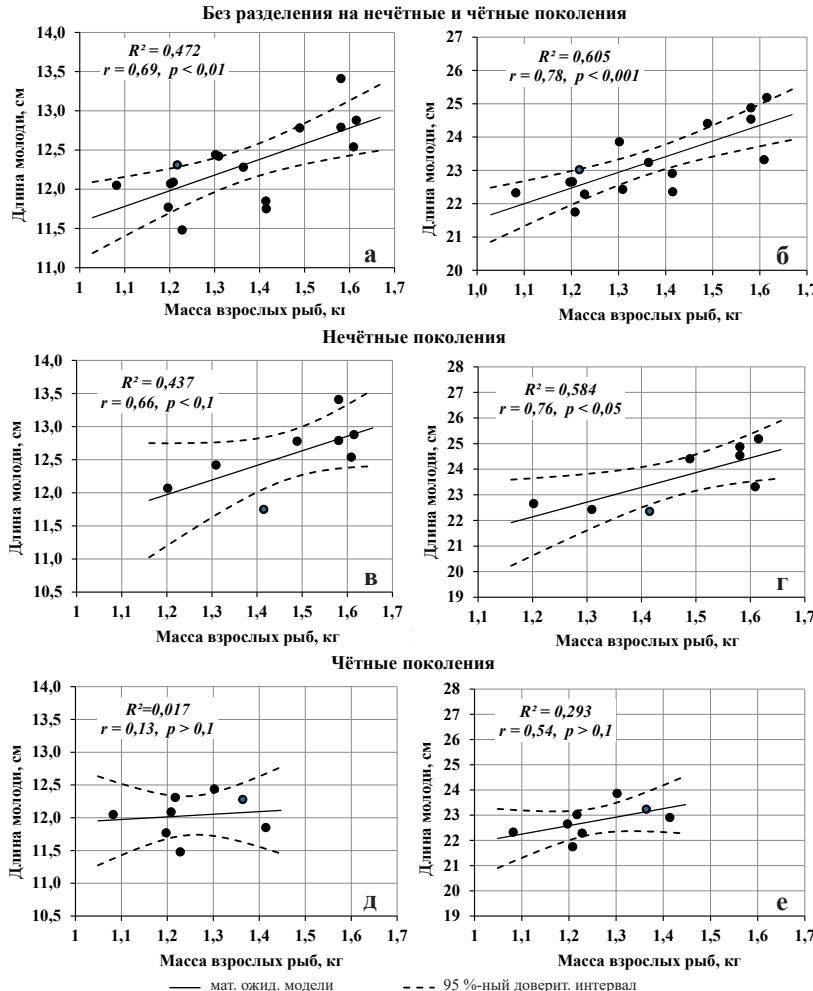


Рис. 9. Зависимость массы тела (кг) взрослых рыб, вернувшихся на нерест, от длины (AS, см) молоди горбуши юго-восточного побережья о. Сахалин, завершившей нагул в прибрежных водах (а, в, д) и в глубоководной части Охотского моря осенью (б, г, е) (по данным А.М. Каева с соавторами [2023], в том числе неопубликованным)

Fig. 9. Body weight (kg) of adult pink salmon returned for spawning in dependence on length (AS, cm) of their juveniles at the southeast coast of Sakhalin Island after feeding in the coastal waters (a, b, d) and in the deep-water area of Okhotsk Sea in autumn (b, g, e) on the data of A.M. Kaev et al. [2023] and unpublished

Как указывалось выше, на восточном побережье о. Сахалин нечетные поколения горбуши более урожайные, чем четные, хотя после 2015 г. численность нечетных поколений сократилась (см. рис. 2). Горбуша нечетных поколений крупнее, чем четных (рис. 2 и 5), а у юго-восточного побережья крупнее, чем у северо-восточного, но тенденция изменения массы тела рыб этих побережий почти совпадает (рис. 10).

В нечетные высокочисленные 2005 и 2011 гг. масса тела горбуши восточносахалинского побережья была заметно ниже среднемноголетних значений (рис. 10). В эти годы рыба юго-восточного побережья имела мелкие размеры не только в период

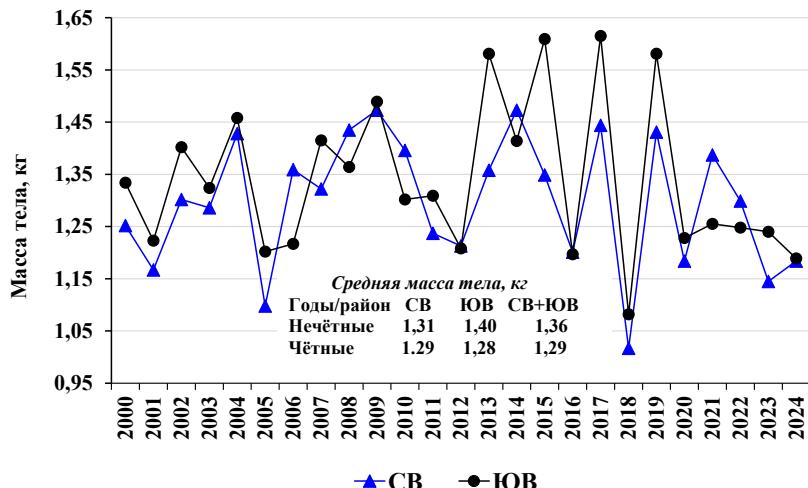


Рис. 10. Межгодовая динамика массы тела (кг) горбуши северо-восточного (CB) и юго-восточного (IOB) побережий о. Сахалин (по неопубликованным данным А.М. Каева (СахНИРО))

Fig. 10. Interannual dynamics of body weight (kg) for pink salmon at the northeastern (CB) and southeastern (IOB) coasts of Sakhalin Island (A.M. Kaev, personal communication)

подхода на нерест. Исходя из данных линейного роста [Каев и др., 2023], рыба была мелкоразмерной уже на этапе нагула молоди в прибрежье и глубоководных районах моря (см. рис. 9, в, д). В то же время в высокоурожайные 2007, 2009 и 2013 гг. горбуши была, напротив, крупноразмерной как на этапе половозрелых рыб, так и годом ранее, на стадии молоди. В годы снижения численности высокоурожайных поколений, в частности в 2015, 2017 и 2019, у горбуши на всех стадиях нагула до момента нереста наблюдались размеры выше среднемноголетних. Сила связи между размерами молоди и вернувшихся на нерест взрослых рыб для нечетного поколения оценена как средняя ( $r = 0,66, p < 0,10$ ) и высокая ( $r = 0,76, p < 0,05$ ) после нагула соответственно в прибрежье и море.

В четные, менее урожайные, годы размеры производителей мельче, чем в нечетные, и варьируют, в частности у рыб юго-восточного побережья, от 1,08 до 1,46 кг (см. рис. 10). При этом в 2012, 2016, 2018 и 2020 гг. взрослая горбуши имела размеры ниже или на уровне среднемноголетних, в том числе и на стадии молоди, а в 2008 и 2010 гг. — чуть выше среднемноголетних на всех этапах нагула. Следует отметить, что подходы горбуши к восточносахалинскому побережью в эти годы (кроме 2020 г.) были лишь немного выше среднемноголетнего уровня (см. рис. 2). Для четной линии воспроизведения получены низкий и средний коэффициенты корреляции размеров молоди и вернувшихся рыб (см. рис. 9, д, е).

На западной Камчатке самые минимальные с 2001 по 2024 г. размеры половозрелых рыб (с массой тела 1,22–1,29 кг) отмечены при высокой численности — в четные высокоурожайные 2012 и 2018 гг., а также при повышении численности менее урожайных нечетных поколений в 2021 и 2023 гг. (см. рис. 2). По результатам осенних учетных съемок именно в 2011, 2017, 2020 и 2022 гг. размеры молоди горбуши в смешанных скоплениях (где численно доминировала западнокамчатская рыба) были пониженными, и масса тела вернувшейся через год охотоморской горбуши (среди которой также доминировала рыба западной Камчатки) была ниже среднемноголетней величины ( $m_{\text{сред}} = 1,34$  кг) (см. рис. 8, нижний красный квадрат). Подобная ситуация отмечалась и ранее, в частности в 1982, 1995 и 1997 гг., когда размерные показатели и коэффициент упитанности ( $k$ , по Фультону) молоди горбуши западнокамчатского происхождения в прикамчатских водах были замечены ниже (AC 18,6–19,8 см и  $k = 0,97$ –1,07), чем в иные годы (1985–1991 гг.: AC 19,5–22,9 см и  $k = 1,06$ –1,19) [Ерохин, 2002]. Производители,

подошедшие на следующий год на нерест в реки западной Камчатки, также имели производственные показатели ниже среднемноголетних, особенно при высоких возвратах горбуши в 1983 и 1998 гг. (масса соответственно 1,01 и 1,25 кг).

На восточной Камчатке, где самым многочисленным является восточнокамчатское стадо, основной запас которого сосредоточен в реках Карагинского залива, связь между размерами молоди и возвращающихся на нерест взрослых рыб прослеживается довольно четко. В этом районе учет численности осенней молоди горбуши во время ее откочевки в океан проводят с начала 2000-х гг. Но для оценки силы связи между исследуемыми параметрами использовались данные только тех съемок, которые совпадали по срокам проведения учетных работ. Даже на малом ряде наблюдений хорошо выражена связь ( $r = 0,82, p < 0,01$ ) между средней массой осенней молоди восточнокамчатской горбуши и средней массой взрослых рыб, вернувшихся летом следующего года (рис. 11). При этом в годы высокой численности молодь и взрослые рыбы имели преимущественно мелкие размеры.

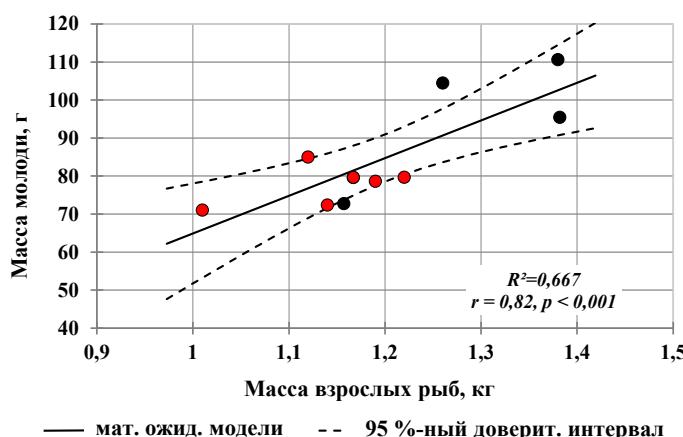


Рис. 11. Корреляция средневзвешенной по съемке массы тела осенне-зимней молоди и средней массы тела вернувшихся через год производителей восточнокамчатской горбуши. Красным цветом обозначена масса тела в годы высокочисленных подходов

Fig. 11. Relationship between the body weight of pink salmon juveniles (averaged by annual autumn surveys) and the mean body weight of their adults returned to East Kamchatka in a year later. The years of highly abundant returns are indicated by red color

Таким образом, у восточносахалинской горбуши между размерами молоди и вернувшихся на нерест взрослых рыб высокая корреляция наблюдалась главным образом в линии нечетных урожайных поколений, но при разной численности подходов. Западнокамчатская горбуша имела мелкие размеры при высокой численности в обеих линиях воспроизводства на стадии как молоди, так и вернувшихся производителей. У восточнокамчатской горбуши отмечена четкая зависимость между этими переменными: при высокой численности молодь уже была мелкоразмерной.

### Заключение

Проведенное исследование выявило слабую связь между размерами горбуши и ее численностью для всего периода исследований с 1971 по 2024 г. и зависимость разного уровня (в некоторых случаях высокую) при анализе данных отдельно по смежным генеративным линиям воспроизводства и разным периодам лет. В 2001–2024 гг. на обоих побережьях Камчатки в обоих линиях воспроизводства, а также в четных поколениях на североохотоморском побережье и в бассейне р. Амур размеры рыб в большей степени коррелировали с численностью своего регионального стада, чем с суммарной численностью всех стад. При этом размеры горбуши этих регионов достоверно снижались при очень высокой региональной численности, в том числе при

ее увеличении в линии менее урожайных поколений. В то же время на восточном Сахалине и южных Курильских островах такой связи установлено не было. В этих районах с начала 1990-х и почти до 2010 г. увеличению численности горбуши сопутствовали ее крупные размеры. Это вполне может быть связано как с благоприятными в этот период общими и провинциальными климато-океанологическими условиями, так с деятельностью лососевых рыбоводных заводов, выпускающих в естественную среду уже подрошенную молодь.

За многолетний период наблюдений продукционные характеристики горбуши разных региональных стад, нагуливающихся совместно в пределах морских и океанических акваторий, изменились относительно среднемноголетней величины разнонаправленно, а в отдельные годы — односторонне. Наиболее значительное снижение размеров рыб во всех регионах одновременно отмечалось в линии четных лет в 1984, 1988, 2012, 2018 и 2024 гг. и в линии нечетных — в 2005, 2011, 2023 гг. В некоторых случаях это совпадало с высокой общей численностью горбуши. Мы не исключаем того, что повышенная плотность рыб в совместных нагульных скоплениях, в частности через снижение кормовой обеспеченности, может быть причиной замедления роста и уменьшения размеров горбуши, либо наоборот, при низкой численности условия нагула и роста могут быть лучше. Но достоверной зависимости, и уж тем более высокой корреляции, между обилием пищи именно в период морского/оceanического нагула и такими показателями, как накормленность, упитанность рыб и размеры возвращающихся на нерест производителей горбуши, нами не обнаружено.

В то же время хорошо известно, что плотностно-зависимые факторы большую роль играют на других этапах жизненного цикла горбуши, в частности в пресноводный во время нереста и в прибрежный после массового ската из рек (например, через ограниченность кормовой базы). Несмотря на то что степень жесткости их лимитирующего воздействия на выживаемость, численность и рост горбуши не установлена и оценивается по косвенным признакам, сам факт такого влияния не отрицается. Существенное воздействие на развитие кормовой базы, а также питание, рост и сроки миграций молоди горбуши оказывают внешние факторы, в частности гидрологический режим вод. Следовательно, совокупность плотностно-зависимых факторов и условий среды обитания уже в раннем периоде жизни горбуши может в той или иной степени оказывать влияние на темпы ее роста и дальнейшие размеры. Мы предполагаем, что заложенные в этот период особенности формирования линейно-массовых характеристик сохраняются с некоторыми изменениями в ту или иную сторону в последующие этапы нагула и миграций к местам нереста. Об этом свидетельствует высокая корреляция между размерами молоди и взрослых рыб, вернувшихся на нерест, полученная нами, в частности, для горбуши восточного Сахалина и обоих побережий Камчатки. Но отсутствие достаточных данных, в том числе по другим регионам, не позволяет в полной мере определить, является ли отмеченная зависимость устойчивой, т.е. закономерной. Для полной ясности в этом вопросе необходимы изучение темпов линейного роста горбуши в разных регионах, выявление различий роста рыб северных и южных популяций, а также проведение гидрологического и гидробиологического мониторинга прибрежных вод для оценки условий обитания и качественных характеристик молоди.

### Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают искреннюю благодарность всем участникам экспедиций за сбор и обработку первичных материалов, которые использованы в настоящей публикации, а также всем сотрудникам дальневосточных филиалов ВНИРО, которые принимали участие в сборе информации и формировании статистической базы данных по вылову и биологическим показателям лососей. Отдельная благодарность Е.А. Шевлякову (ТИНРО) за ценные консультации и А.М. Каеву (СахНИРО) за любезно предоставленные материалы.

The authors are grateful to all scientific staff in marine expeditions for collecting and processing the primary materials used for the study and to colleagues from the Far Eastern branches of VNIRO who many years collected the information on catches and biological indices of pacific salmon and created the excellent database, with particular thanks to E.A. Shevlyakov (TINRO) for valuable consultations and to A.M. Kaev (SakhNIRO) for kindly provided data on body weight of pink salmon at Sakhalin.

### **Финансирование работы (FUNDING)**

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study was not supported by sponsorship.

### **Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)**

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were followed.

Authors declare no conflict of interest.

### **Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)**

С.В. Найденко — постановка задачи, анализ материалов, статистическая обработка данных, интерпретация результатов, написание текста статьи, подготовка таблиц и рисунков; А.Н. Старовойтов — сбор материалов, расчет количественных данных, обсуждение результатов.

S.V. Naydenko — concept of the study, data analysis, statistical processing, the results interpretation, the text writing and illustrating; A.N. Starovoitov — data collection and processing, discussion on the results.

### **Список литературы**

**Андиевская Л.Д.** Пищевые взаимоотношения тихоокеанских лососей в море // Вопр. ихтиол. — 1966. — Т. 6, вып. 1(38). — С. 84–90.

**Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций** / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2002. — 190 с.

**Бирман И.Б.** Морской период жизни и вопросы динамики стада тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Агропромиздат, 1985. — 208 с.

**Бугаев А.В.** Оценка влияния численности стад и глобальной температурной аномалии на среднюю массу тела тихоокеанских лососей в бассейне Северной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 191. — С. 3–33. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-3-33.

**Веденский А.П.** Возраст горбуши и закономерности колебаний ее численности // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 111–195.

**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. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186.

**Волобуев В.В., Волобуев М.В.** Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 4. — С. 516–529.

**Гаврилов Г.М., Пушкирева Н.Ф.** Динамика численности приморской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 178–193.

**Горохов М.Н.** Биология, состояние запасов и промысел тихоокеанских лососей в Магаданской области в XXI веке : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : ВНИРО, 2022. — 25 с.

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

**Дедерер Н.А., Шевляков Е.А., Найденко С.В.** Термика прибрежных вод и возможные механизмы формирования высокочисленных поколений западнокамчатской горбуши // Изв.

ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 4. — С. 745–763. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-745-763. EDN: XUCDWA.

**Дулепова Е.П.** Сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *O. keta* в трофической структуре эпипелагиали южной части Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 5. — С. 633–640.

**Дулепова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.

**Енютина Р.И.** Амурская горбуша (промышленно-биологический очерк) // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 77. — С. 3–126.

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

**Ефанов В.Н., Чупахин В.М.** Динамика некоторых показателей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) острова Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, № 1. — С. 54–61.

**Заволокин А.В.** Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 354 с.

**Заволокин А.В., Заволокина Е.А., Хохлов Ю.Н.** Динамика размеров тела и темпа роста анадырской кеты в 1962–2007 гг. // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 79–82.

**Заволокин А.В., Кулик В.В., Глебов И.И. и др.** Динамика размеров, возраста и внутригодовых темпов роста анадырской кеты *Oncorhynchus keta* в 1962–2010 гг. // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, вып. 2. — С. 215–233.

**Золотухин С.Ф., Капланова Н.Ф., Черниенко И.С. и др.** Размеры созревания горбуши р. Амур в различные по гидрологическому типу периоды // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 46–57.

**Иванков В.Н.** Причины периодических и ежегодных флюктуаций численности и изменений биологических признаков горбуши Южных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, № 6. — С. 895–906.

**Кагановский А.Г.** Некоторые вопросы биологии и динамики численности горбуши // Изв. ТИНРО. — 1949. — Т. 31. — С. 3–57.

**Каев А.М.** Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. — 288 с.

**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.

**Каев А.М.** Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: межгодовая изменчивость // Вопр. ихтиол. — 2015. — Т. 55, № 5. — С. 570–585. DOI: 10.7868/S0042875215050094.

**Каев А.М.** Снижение численности горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) в Сахалино-Курильском регионе как следствие действия экстремальных факторов среды // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 3–14. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-3-14.

**Каев А.М., Ромасенко Л.В., Каев Д.А.** Изучение темпа линейного роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) по чешуе // Вопр. ихтиол. — 2023. — Т. 63, № 1. — С. 50–60. DOI: 10.31857/S004287522301006X.

**Каев А.М., Самарский В.Г., Ромасенко Л.В.** Связь сроков эмбрионально-личиночного развития горбуши и покатной миграции ее молоди // Тр. ВНИРО. — 2024. — Т. 198. — С. 18–33.

**Каев А.М., Чупахин В.М.** Динамика стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* о. Итуруп (Курильские острова) // Вопр. ихтиол. — 2003. — Т. 43, № 6. — С. 801–811.

**Каев А.М., Чупахин В.М.** Ранний морской период жизни горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* о. Итуруп // Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 116–132.

**Канзепарова А.Н.** Особенности биологии и современное состояние запасов горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) северо-западного побережья Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2019. — 24 с.

**Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В.** Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — 303 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. «Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг,

управление», посвящ. 80-летнему юбилею ФГУП «КамчатНИРО». — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2012. — С. 165–175.

**Кинас Н.М.** Сравнительная характеристика популяционных параметров четного и нечетного поколения горбуши р. Утка (западное побережье) и р. Хайлюя (восточное побережье Камчатки) // Популяционная биология, генетика и систематика гидробионтов. — Петропавловск-Камчатский, 2005. — Т. 1. — С. 287–294.

**Коваль М.В., Коломейцев В.В.** Особенности гидрологических условий и нагула молоди лососей в прибрежных водах западной Камчатки в июле 2011 г. // Бюл. № 6 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — С. 202–209.

**Крыхтин М.Л., Смирнов А.Г.** О взаимосвязи численности и качественных показателей нерестовых стад амурских лососей // Вопр. ихтиол. — 1962. — Т. 1, вып. 22. — С. 29–41.

**Лагунов И.И.** О рыболовстве японцев на северных Курильских островах // Вопросы истории рыбной промышленности Камчатки. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2004. — Вып. 7. — С. 124–136.

**Марченко С.Л.** Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae) материко-вого побережья Охотского моря. Сообщение 1. Производители // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 4. — С. 741–773. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-741-773.

**Марченко С.Л.** Особенности биологии и популяционная структура горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) северного побережья Охотского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2004. — 24 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.** Трофодинамика нектонных сообществ верхней эпипелагиали северо-западной части Тихого океана и западной части Берингова моря : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток, 2023. — 506 с.

**Найденко С.В., Темных О.С.** Выживаемость тихоокеанских лососей в Северной Пацифике в зимне-весенний период // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 67–94. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-185-67-94.

**Пушкарева Н.Ф.** Состояние запасов приморской горбуши и пути увеличения ее численности // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 106–113.

**Радченко В.И., Кантаков Г.А., Шубин А.О. и др.** Ихтиоцены и физические условия верхней эпипелагиали шельфа юго-восточного Сахалина в период после ската молоди лососей // Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 70–92.

**Рослый Ю.С.** Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне Амура : моногр. — Хабаровск : Хабаровск. кн. изд-во, 2002. — 210 с.

**Свиридов В.В., Темных О.С., Заволокин А.В. и др.** Межгодовая динамика биологических показателей и структура чешуи анадырской кеты // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 139. — С. 61–77.

**Семко Р.С.** Запасы западнокамчатских лососей и их промысловое использование // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 41. — С. 3–109.

**Темных О.С.** Азиатская горбуша в морской период жизни: биология, пространственная дифференциация, место и роль в пелагических сообществах : дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-Центр, 2004. — 465 с.

**Темных О.С.** Рост приморской горбуши *Oncorhinchus gorbuscha* в периоды высокой и низкой ее численности // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, вып. 2. — С. 219–223.

**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.

**Темных О.С., Голованов И.С., Марченко С.Л.** Особенности роста охотоморской горбуши в связи с динамикой ее численности // Изв. ТИНРО. — 2002а. — Т. 130. — С. 893–903.

**Темных О.С., Мельников И.В., Вайтукевич Д.В.** Учет сеголетков горбуши в Охотском море и перспективы путинь в 2002 г. // Рыб. хоз-во. — 2002б. — № 2. — С. 31–32.

**Темных О.С., Куренкова Е.В.** Особенности посткатаадромных и преданадромных миграций горбуши в западной части Берингова моря в 2002–2006 гг. // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 151. — С. 96–114.

**Темных О.С., Старовойтов А.Н., Глебов И.И. и др.** Тихоокеанские лососи в пелагических сообществах южной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 112–153.

**Углова Т.Ю.** Биология, структура нерестовых подходов и промысел горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) о. Итуруп (южные Курильские острова) : автореф. дис. .... канд. биол. наук. — М., 2020. — 26 с.

**Хованская Л.Л.** Влияние температуры воды на рост и развитие личинок и молоди тихоокеанских лососей на ЛРЗ Магаданской области // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 150. — С. 328–351.

**Чучкало В.И.** Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : моногр — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 484 с.

**Шевляков Е.А., Дедерер Н.А.** Динамика численности и внутрипопуляционная структура горбуши западного и северо-восточного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 369–389. DOI: 10.26428/1606-9919-2022- 202-369-389. EDN: FDOGZS.

**Шевляков Е.А., Дедерер Н.А., Островский В.И., Хен Г.В.** Термические условия морских прибрежных вод как фактор, благоприятствующий появлению экстравысокочисленных поколений карагинской горбуши // Изв. ТИНРО. — 2024. — Т. 204, вып. 1. — С. 30–47. DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-30-47. EDN: RVYEMU.

**Шевляков Е.А., Островский В.И.** Вековая динамика запасов и средней индивидуальной массы тихоокеанских лососей Дальнего Востока России через призму климатических циклов и трендов // Изв. ТИНРО. — 2025. — Т. 205, вып. 2. — С. 199–222. DOI: 10.26428/1606-9919-2025-205-199-222.

**Шевляков Е.А., Фельдман М.Г., Ерохин В.Г., Шубкин С.В.** Итоги промысла западнокамчатской горбуши в 2018 г., перспективы дальнейшего состояния ее запаса и промысла // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 41–51.

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

**Шунтов В.П., Волченко 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., Темных О.С., Найденко С.В. и др.** К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической 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. — 2010б. — Т. 161. — С. 25–52.

**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 : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — Т. 1. — 481 с.

**Шунтов В.П., Темных О.С.** Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2011. — Т. 2. — 473 с.

**Bigler B.S., Welch D.W., Helle J.H.** A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1996. — Vol. 53, № 2. — P. 455–465.

**Chaddock R.E.** Principles and methods of statistics. — Boston ; New York ; Chicago ; San Francisko : Houghton Mifflin Company 1925. — 471 p.

**Clark F.N.** The weight-length relationship of the California Sardine (*Sardina caerulea*) at San Pedro // Fish. Bull. — 1928. — № 12. — P. 5–59.

**Helle J.H., Martinson E.C., Eggers D.M., Gritsenko O.** Influence of salmon abundance and ocean conditions on body size of Pacific salmon // NPAFC Bull. — 2007. — № 4. — P. 289–298.

**Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M. et al.** Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1993. — Vol. 50, № 2. — P. 290–295. DOI: 10.1139/f93-033.

**Kaeriyama M.** Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, population released from Hokkaido, Japan // NPAFC Bull. — 1998. — № 1. — P. 90–102.

**Kaeriyama M.** Evolution of Carrying Capacity of Pacific Salmons in the North Pacific Ocean for Ecosystem-Based Sustainable Conservation Management // Bull. NPAFC Techn. Rep. — 2003. — № 5. — P. 1–4.

**Kanzeparova A.N., Naydenko S.V., Shevlyakov V.A. et al.** Biostatistical information on salmon catches, escapement and enhancement production in Russia in 2024 : NPAFC Doc. — 2025. — № 2226. — 2 p. (Available at <http://www.npacfc.org>)

**Ricker W.E., Bilton H.T., Aro K.V.** Causes of the decrease in size of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) : Tech. Rep. Fish. Mar. Serv. Can. — 1978. — № 820. — 93 p.

Welch D.W., Morris J.F.T. Evidence for density-dependent marine growth in British Columbia pink salmon populations : NPAFC Doc. — 1994. — № 97. — 33 p.

## References

- Andriyevskaya, L.D.**, On the food relationships of the Pacific salmon in the sea, *Vopr. Ikhtiol.*, 1966, vol. 6, no. 1(38), pp. 84–90.
- Atlas rasprostraneniya v more razlichnykh stadi tikhookeanskikh lososey v period vesenne-letnego nagula i prednerestovykh migratsiy* (Atlas of the distribution in the sea of various herds of Pacific salmon during the spring-summer feeding and pre-spawning migrations), Gritsenko, O.F., ed., Moscow: VNIRO, 2002.
- Birman, I.B.**, *Morskoi period zhizni i voprosy dinamiki stada tikhookeanskikh lososei* (The Marine Life History and the Issues of Dynamics of the Pacific Salmon Stock), Moscow: Agropromizdat, 1985.
- Bugaev, A.V.**, Evaluation of contributions of stock abundance and global temperature anomaly to mean body weight of pacific salmons in the North Pacific basin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 191, pp. 3–33. doi 10.26428/1606-9919-2017-191-3-33
- Vedensky, A.P.**, The age of pink salmon and patterns of fluctuations in its abundance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 111–195.
- Volkov, A.F.**, Elementary trophic ecology of pacific salmons in the Bering Sea. Species and regional differences. Provision with food in different environments, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 187, pp. 162–186. doi 10.26428/1606-9919-2016-187-162-186
- Volobuyev, V.V. and Volobuyev, M.V.**, Ecology and population structure as principal elements of the formation of the life strategy of *Oncorhynchus keta* on the continental coast of the Sea of Okhotsk, *J. Ichthyol.*, 2000, vol. 40, no. 6, pp. 443–456.
- Gavrilov, G.M. and Pushkareva, N.F.**, Stock dynamics of pink salmon in Primore, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1996, vol. 119, pp. 178–193.
- Gorokhov, M.N.**, Biology, stock status and fishing of Pacific salmon in the Magadan region in the 21<sup>st</sup> century, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow: VNIRO, 2022.
- Gritsenko, O.F.**, *Prokhodnye ryby ostrova Sakhalin (sistematika, ekologiya, promysel)* (Diadromous Fishes of Sakhalin (Systematics, Ecology, Fisheries)), Moscow: VNIRO, 2002.
- Dederer, N.A., Shevlyakov, E.A., and Naydenko, S.V.**, Thermal regime of coastal waters and possible mechanisms of formation for strong year-classes of West Kamchatka pink salmon *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 4, pp. 745–763. doi 10.26428/1606-9919-2024-204-745-763. EDN: XUCDWA.
- Dulepova, E.P.**, Fingerlings of *Oncorhynchus gorbuscha* and *O. keta* in the trophical structure of the epipelagic zone of the southern part of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 1998, vol. 38, no. 5, pp. 633–640.
- Dulepova, E.P.**, *Sravnitel'naya bioproduktivnost' makroekosistem dal'nevostochnykh morei* (Comparative Bioproduction of Macroecosystems in Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2002.
- Yeniyutina, R.I.**, The Amur humpback salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 77, pp. 3–126.
- Erokhin, V.G.**, Biology of juvenile Pacific salmon in the Kamchatka waters of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2002.
- Efanov, V.N. and Chupakhin, V.M.**, Dynamics of some indicators of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) from Iturup Island (Kuril Islands), *Vopr. Ikhtiol.*, 1982, vol. 22, no. 1, pp. 54–61.
- Zavolokin, A.V.**, Food availability for Pacific salmon during the period of feeding in sea and ocean, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.
- Zavolokin, A.V., Zavolokina, E.A., and Khokhlov, Yu.N.**, Dynamics of body size and growth rate of Anadyr chum salmon in 1962–2007, in *Byull. N 3 realizatsii "Konseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. no. 3 Implementation “Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon”), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 79–82.
- Zavolokin, A.V., Kulik, V.V., Glebov, I.I., Dubovets, E.N., and Khokhlov, Y.N.**, Dynamics of body size, age, and annual growth rate of anadyr chum salmon *Oncorhynchus keta* in 1962–2010, *J. Ichthyol.*, 2012, vol. 52, no. 3, pp. 207–225. doi 10.1134/S0032945212010122
- Zolotukhin, S.F., Kaplanova, N.F., Chernienko, I.S., Kanzeparova, A.N., and Kozlova T.V.**, Size at maturity for the Amur River pink salmon in different hydrological periods, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 154, pp. 46–57.

**Ivankov, V.N.**, Causes of periodic and annual fluctuations in abundance and changes in biological characteristics of pink salmon in the South Kuril Islands, *Vopr. Ikhtiol.*, 1984, vol. 24, no. 6, pp. 895–906.

**Kaganovsky, A.G.**, Some questions of biology and population dynamics of pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1949, vol. 31, pp. 3–57.

**Kaev, A.M.**, *Osobennosti vosproizvodstva kety v svyazi s yevo razmerno-vozrastnoy strukturoi* (Features of Reproduction of Chum Salmon in Relationship with Its Size and Age Structure), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2003.

**Kaev, A.M.**, Features of fishery and indices of reproduction for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of Iturup Island (Kuril Islands), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 71–91. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-71-91

**Kaev, A.M.**, Retrospective analysis of growth of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* from scales: interannual variability, *J. Ichthyol.*, 2015, vol. 55, no. 5, pp. 707–722. doi 10.1134/S0032945215050070

**Kaev, A.M.**, A decrease in the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) abundance in the Sakhalin-Kuril region under the effects of extreme environmental factors, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2018, vol. 44, no. 7, pp. 540–548. doi 10.1134/S1063074018070039

**Kaev, A.M., Romasenko, L.V., and Kaev, D.A.**, Study of the linear growth rate of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) by scales, *Vopr. Ikhtiol.*, 2023, vol. 63, no. 1, pp. 50–60. doi 10.31857/s004287522301006x

**Kaev, A.M., Samarsky, V.G., and Romasenko, L.V.**, Relationship between the timing of embryonic and larval development of pink salmon and downstream migration of its juveniles, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 198, pp. 18–33.

**Kaev, A.M. and Chupakhin, V.M.**, Dynamics of the school of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of Iturup Island (the Kuril Islands), *J. Ichthyol.*, 2003, vol. 43, no. 6, pp. 801–811.

**Kaev, A.M. and Chupakhin, V.M.**, Early sea period of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and chum salmon *Oncorhynchus keta* in Iturup Island, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 4, pp. 116–132.

**Kanzeparova, A.N.**, Features of biology and the current state of the stocks of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) on the northwestern coast of the Sea of Okhotsk, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2019.

**Karpenko, V.I., Andrievskaya, L.D., and Koval', M.V.**, *Pitaniye i osobennosti rosta tikhookeanskikh lososei v morskikh vodakh* (Feeding Habits and Pattern of Growth of Pacific Salmon in Marine Waters), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2013.

**Karpenko, V.I., Andrievskaya, L.D., and Koval, M.V.**, The role of the trophic factor in the formation of production of Kamchatka Pacific salmon in sea waters, in *Mater. Vseross. nauchn. konf. posvyashch. 80-letnemu yubileyu FGUP "KamchatNIRO" "Vodnye biologicheskie resursy severnoi chasti Tikhogo okeana: sostoyanie, monitoring, upravlenie"* (Proc. All-Russ. Sci. Conf. Commem. 80<sup>th</sup> Aniv. FGUP KamchatNIRO "Aquatic Biological Resources of the Northern Pacific Ocean: Status, Monitoring, and Management"), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2012, pp. 165–175.

**Kinas, N.M.**, Comparative characteristics of population parameters of even and odd generations of pink salmon of the Utka River (western coast) and the Khaylyulya River (eastern coast of Kamchatka), in *Populyatsionnaya biologiya, genetika i sistematika gidrobiontov* (Population biology, genetics and systematics of hydrobionts), Petropavlovsk-Kamchatsky, 2005, vol. 1, pp. 287–294.

**Koval, M.V. and Kolomeitsev, V.V.**, Features of hydrological conditions and feeding of juvenile salmon in the coastal waters of western Kamchatka in July 2011, in *Byull. N 6 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 6 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, pp. 202–209.

**Krykhtin, M.L. and Smirnov, A.G.**, On the relationship between the abundance and qualitative indicators of spawning stocks of Amur salmon, *Vopr. Ikhtiol.*, 1962, vol. 1, no. 22, pp. 29–41.

**Lagunov, I.I.**, On the fishing of the Japanese in the northern Kuril Islands, in *Voprosy istorii rybnoy promyshlennosti Kamchatki* (Issues of the history of the fishing industry in Kamchatka), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatGTU, 2004, no. 7, pp. 124–136.

**Marchenko, S.L.**, Pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae) on the continental coast of the Okhotsk Sea. Communication 1. The spawners, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 4, pp. 741–773. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-741-773

**Marchenko, S.L.**, Features of biology and population structure of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) from the northern coast of the Sea of Okhotsk, *Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004.

- Naydenko, S.V.**, Implication of pacific salmon in trophic structure of the upper epipelagic layer in the western bering sea in summer-autumn of 2002–2006, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 151, pp. 214–239.
- Naidenko, S.V.**, Trophodynamics of nekton communities of the upper epipelagic zone of the northwestern Pacific Ocean and the western Bering Sea, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2023.
- Naydenko, S.V. and Temnykh, O.S.**, The survival of pacific salmon in the North Pacific in the winter and spring, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2016, vol. 42, no. 7, pp. 527–550. doi 10.1134/S1063074016070087
- Pushkareva, N.F.**, The state of stocks of Primorsky pink salmon and ways to increase its numbers, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 106–113.
- Radchenko, V.I., Kantakov, G.A., Shubin, A.O., Stominok, D.Yu., Fefilov, Yu.V., Malakhova, Yu.A., and Dolgikh, M.G.**, Ichthyocenes and physical conditions of the upper epipelagic zone of the shelf of southeastern Sakhalin in the period after the downstream migration of juvenile salmon, *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 4, pp. 70–92.
- Roslyi, Yu.S.**, *Dinamika populyatsii i vosproizvodstvo tikhookeanskikh lososei v basseine Amura* (Dynamics of Populations and Reproduction of Pacific Salmon in the Amur River Basin), Khabarovsk: Khabarovskoye Knizhnoye Izd., 2002.
- Sviridov, V.V., Temnykh, O.S., Zavolotkin, A.V., Panchenko, E.A., and Putivkin, S.V.**, Interannual dynamics in Anadyr River chum salmon biological characteristics and scale parameters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 139, pp. 61–77.
- Semko, R.S.**, Stocks of West Kamchatka salmon and their commercial use, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 41, pp. 3–109.
- Temnykh, O.S.**, Asian pink salmon in the marine period of life: biology, spatial differentiation, place and role in pelagic communities, *Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004.
- Temnykh, O.S.**, Growth of primorsky pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* during periods of high and low abundance, *Vopr. Ikhtiol.*, 1999, vol. 39, no. 2, pp. 219–223.
- Temnykh, O.S., Glebov, I.I., Naydenko, S.V., Starovoytov, A.N., Efimkin, A.Ya., Sviridov, V.V., Rassadnikov, O.A., and Kuznetsova, N.A.**, Contemporary status of Pacific salmon in the pelagic communities of the Far Eastern Seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 137, pp. 28–44.
- Temnykh, O.S., Golovanov, I.S., and Marchenko, S.L.**, Features of the pink salmon growth in relation with abundance of the Okhotsk Sea stock, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 893–903.
- Temnykh, O.S., Melnikov, I.V., and Vaitukovich, D.V.**, Survey of pink salmon fingerlings in the Sea of Okhotsk and perspectives of the fishing season in 2002, *Rybn. Khoz.*, 2002, no. 2, pp. 31–32.
- Temnykh, O.S. and Kurenkova, E.V.**, Distinctive features of preanadromous and postcatadromous migrations of pink salmon in the western Bering Sea in 2002–2006, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 151, pp. 96–114.
- Temnykh, O.S., Starovoytov, A.N., Glebov, I.I., Merzlyakov, A.Yu., and Sviridov, V.V.**, Pacific salmon in the epipelagic fish communities of the south Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 112–153.
- Uglova, T.Yu.**, Biology, structure of spawning approaches and fisheries for pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) Iturup (South Kuril Islands), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow, 2020.
- Khovanskaya, L.L.**, Water temperature influence on growth and development of young pacific salmons at the salmon hatcheries of Magadan Region, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 150, pp. 328–351.
- Chuchukalo, V.I.**, *Pitanie i pishchevye otnosheniya nektona i nektobentosa v dal'nevostochnykh moryakh* (Diet and Feeding Interactions among Nekton and Nektobenthos in the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.
- Shevyakov, E.A. and Dederer, N.A.**, The dynamics of the abundance and intrapopulation structure of pink salmon at the western and northeastern coasts of Kamchatka, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2022, vol. 48, no. 7, pp. 555–568. doi 10.1134/s1063074022070124
- Shevyakov, E.A., Dederer, N.A., Ostrovsky, V.I., and Khen, G.V.**, Thermal conditions in marine coastal waters as a favorable factor for formation of extremely strong year classes of Karaginsky Bay pink salmon, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2024, vol. 50, no. 7, pp. 486–496. doi 10.1134/S106307402470041X
- Shevyakov, E.A. and Ostrovsky, V.I.**, Century-long dynamics of stocks and average body weight of pacific salmon in the Russian Far East through the prism of climate cycles and trends, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2025, vol. 205, no. 2, pp. 199–222. doi 10.26428/1606-9919-2025-205-199-222. EDN: BZQPII.

**Shevlyakov, E.A., Feldman, M.G., Erokhin, V.G., and Shubkin, S.V.**, The results of the fishing of Western Kamchatka pink salmon in 2018, the prospects for the further state of its stock and fishing, in *Byull. N 13 izucheniya Tikookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 13 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 41–51.

**Shuntov, V.P.**, *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2016, vol. 2.

**Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Temnykh, O.S., Volkov, A.F., Zavolokin, A.V., Naydenko, S.V., and Dolganova, N.T.**, To substantiation of carrying capacity of the Far-Eastern Seas and Subarctic Pacific for pacific salmon pasturing. Report 1. Feeding grounds of pacific salmon, *Izv. Tikookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 160, pp. 149–184.

**Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., Naydenko, S.V., Zavolokin, A.V., Dolganova, N.T., Volkov, A.F., and Volvenko, I.V.**, To substantiation of carrying capacity of the Far-Eastern Seas and Subarctic Pacific for pacific salmon pasturing. Report 4. Effect of density-dependent interactions on pacific salmon food supply and role of the salmon in consumption of nekton's forage base, *Izv. Tikookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 161, pp. 25–52.

**Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, Study of the ecology of pink salmon at different stages of the life cycle in connection with forecasting catches and managing its resources and fisheries, in *Byull. N 5 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikookeanskikh lososei"* (Bull. no. 5 Implementation “Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon”), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2010, pp. 226–242.

**Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikookeanskie lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1.

**Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikookeanskie lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2.

**Bigler, B.S., Welch, D.W., and Helle, J.H.**, A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1996, vol. 53, no. 2, pp. 455–465.

**Chaddock, R.E.**, *Principles and methods of statistics*, Boston; New York; Chicago; San Francisco: Houghton Mifflin Company, 1925.

**Clark, F.N.**, The weight-length relationship of the California Sardine (*Sardina caerulea*) at San Pedro, *Fish. Bull.*, 1928, no. 12, pp. 5–59.

**Helle, J.H., Martinson, E.C., Eggers, D.M., and Gritsenko, O.**, Influence of salmon abundance and ocean conditions on body size of Pacific salmon, *NPAFC Bull.*, 2007, no. 4, pp. 289–298.

**Ishida, Y., Ito, S., Kaeriyama, M., McKinnell, S., and Nagasawa, K.**, Resent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1993, vol. 50, no. 2, pp. 290–295. doi 10.1139/f93-033

**Kaeriyama, M.**, Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, population released from Hokkaido, Japan, *NPAFC Bull.*, 1998, no. 1, pp. 90–102.

**Kaeriyama, M.**, Evolution of Carrying Capacity of Pacific Salmons in the North Pacific Ocean for Ecosystem-Based Sustainable Conservation Management, *Bull. NPAFC Techn. Rep.*, 2003, no. 5, pp. 1–4.

**Kanzeparova, A.N., Naydenko, S.V., Shevlyakov, V.A., Lysenko, A.V., Batanov, R.L., Bugaev, A.V., Kaev, A.M., Khovanskaya, L.L., and Kozlova, T.V.**, Biostatistical information on salmon catches, escapement and enhancement production in Russia in 2024, *NPAFC Doc.*, 2025, no. 2226.

**Ricker, W.E., Bilton, H.T., and Aro, K.V.**, Causes of the decrease in size of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Tech. Rep. Fish. Mar. Serv. Can.*, 1978, no. 820.

**Welch, D.W. and Morris, J.F.T.**, Evidence for Density-Depended Marine Growth in British Columbia Pink Salmon Population, *NPAFC Doc.*, 1994, no. 97.

*NPAFC Statistics: Pacific Salmonid Catch and Hatchery Release Data.* <https://www.npacfc.org/statistics/>. Cited September, 30, 2025.

<http://vniro.ru/ru/nauchnaya-deyatelnost/lososevaya-putina>. Cited September, 30, 2025.

<https://www.npacfc.org/statistics/>. Cited September, 30, 2025.

*Поступила в редакцию 22.10.2025 г.*

*После доработки 26.11.2025 г.*

*Принята к публикации 3.12.2025 г.*

*The article was submitted 22.10.2025; approved after reviewing 26.11.2025; accepted for publication 3.12.2025*