

УДК 597.552.511–113.4

А.М. Каев*

Сахалинский филиал ВНИРО (СахНИРО),
693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196**ОСОБЕННОСТИ РОСТА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*
В ПОКОЛЕНИЯХ С РАЗНЫМ УРОВНЕМ ВЫЖИВАЕМОСТИ
В МОРСКОМ ПЕРИОДЕ ЖИЗНИ**

В классической промысловой ихтиологии считается, что замедление роста как одного из важнейших атрибутов динамики стада может приводить к снижению численности рыб. В связи с произошедшим в последние годы резким уменьшением численности горбуши на восточном побережье о. Сахалин предпринято изучение ее роста у поколений с разным уровнем выживаемости в течение морского периода жизни. По промерам чешуи проведен ретроспективный анализ темпов роста горбуши из возвратов на юго-восточное побережье о. Сахалин в 2005–2018 гг. Результаты сопоставления характеристик роста рыб (прирост длины, вариабельность и асимметричность размерного состава) с выживаемостью соответствующих поколений свидетельствуют о том, что показатели роста могут служить индикаторами снижения выживаемости только при нагуле мальков в ранний морской период жизни. Как следствие, не подтверждена гипотеза о наличии «критического размера» у ювенильных лососей, недостижение которого к концу летне-осеннего нагула существенно снижает шансы на выживание во время зимовки. Полученные данные показывают, что осуществляемые оценки величин размерно-селективной смертности отличаются от реальных не только по причине возможной некорректности сравниваемых фактически наблюдаемых (неполноценные выборки) и рассчитанных по чешуе длин сеголеток. Недостоверность оценок может возникать также вследствие того, что изменения в рассчитанном размерном составе у выживших рыб в какой-то мере отражают аналогичные процессы, происходящие изначально во всей генерации в целом.

Ключевые слова: остров Сахалин, горбуша, темп роста, вариабельность и асимметричность размерного состава рыб, выживаемость в морской период жизни.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-62-75.

Каев А.М. Growth features for pink salmon *Oncorhynchus gorduscha* in generations with different survival rate in the marine period of life // Izv. TINRO. — 2021. — Vol. 201, Iss. 1. — P. 62–75.

There is believed in classical fishery ichthyology, that slower growth can be a reason for decreasing of fish abundance. A sharp decrease occurred recently in the pink salmon abundance on the eastern coast of Sakhalin Island that inspired this study of growth in the pink generations with different survival during the marine period of life. The growth rates were determined using the scale measurements for the pink salmon returned to the southeastern coast of Sakhalin in 2005–2018. The growth parameters (length increments, variability and asymmetry of size composition) were compared with the survival rate of corresponding year-classes. Slower growth coincided with lower survival for feeding fry only, i.e. in the early marine period of pink salmon

* Каев Александр Михайлович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, e-mail: kaev@outlook.com.

Kaev Alexander M., D.Biol., principal researcher, Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO), 196, Komsomolskaya, Yuzhno-Sakhalinsk, 693023, Russia, e-mail: kaev@outlook.com.

life. So, the hypothesis is not confirmed about a «crucial size» for salmon juveniles that must be reached until the end of summer-autumn feeding to survive during wintering. That means that previous estimations of size-selective mortality of pink juveniles are not realistic because of both inadequate samplings and reconstructions in size composition during the juveniles growth.

Key words: Sakhalin Island, pink salmon, growth rate, variability of size composition, asymmetry of size composition, survival rate during marine period of life.

Введение

На восточном побережье Сахалина произошло почти трехкратное снижение уловов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* — с 93181 т (в среднем в 2001–2014 гг.) до 33328 т (в среднем в 2015–2019 гг.). Причем это снижение особенно сильно проявилось по доминантной линии нечетных лет (в эти же периоды с 134971 до 19911 т), в результате чего уловы в последние нечетные годы стали ниже, чем в четные. Произошедшее падение уловов не соответствовало прогнозным ожиданиям, вследствие чего оно явилось весьма неприятным сюрпризом для предприятий рыбохозяйственного комплекса. Актуальным стало понять причины столь резкого изменения уловов горбуши и выявить возможные индикаторы их тестирования. Прежде всего было установлено, что почти во всех случаях причиной снижения численности горбуши могли быть тайфуны, которые приводили к разрушению нерестилищ (паводки в реках) и к гибели только что скатившейся в море молоди (штормы) [Каев, 2018]. Затем было показано, что предвестником общего падения запасов горбуши может служить начавшееся снижение численности ее ранней темпоральной формы, которая первой реагирует на ухудшение природных условий [Каев, 2019]. В данной работе предпринята попытка изучения роста горбуши как одного из важнейших показателей условий жизни рыб, отражающего противоречивое единство организма и внешней среды [Никольский, 1974]. Поэтому в рыбопромысловых исследованиях рост рассматривался как один из основных признаков, характеризующих реакцию вида на изменение условий обитания, более того, считалось, что его изучение способствует предвидению изменений численности рыб в их популяциях [Дементьева, 1976].

Несмотря на такую значимость вопроса, в последующие годы число публикаций по изучению особенностей роста рыб сократилось [Решетников и др., 2013], хотя совершенствование техники измерения чешуи позволяло расширить границы применения метода построения склеритограмм [Дгебуадзе, Чернова, 2009]. Это относится и к тихоокеанским лососям: статей, в которых рост рассматривался как один из атрибутов динамики стада рыб, было немного. Внимание исследователей сосредоточивалось в основном на сопоставлении длины рыб с их численностью в популяциях с точки зрения действия факторов, зависящих от плотности [Bigler, Helle, 1994; Helle, Hoffman, 1995; Kaeriyama, 1996; Волобуев, Волобуев, 2000; Nagasawa, 2000; Кловач, 2003; Kaeriyama et al., 2009; Beamish et al., 2010; Карпенко и др., 2013; Ruggerone, Irvine, 2018], или на выявлении особенностей роста рыб как признаков для идентификации их происхождения [Ishida et al., 1989; Каев, 1998, 2015a; Темных, 1998; Бугаев, 2005; Бугаев и др., 2012]. Однако в последние годы возрос интерес к изучению роста тихоокеанских лососей вследствие появления гипотезы о двух критических периодах их жизни, связанных в том числе с особенностями роста в течение первого года обитания в морских водах и с наличием так называемого «критического размера», достижение которого в течение летнего нагула обеспечивает лучшие шансы выживания во время зимовки [Beamish, Mahnken, 2001; Howard et al., 2016]. Стала широко обсуждаться проблема размерно-селективной смертности [Beacham et al., 2018].

Учитывая такое большое значение, которое придается характеристикам роста в динамике численности тихоокеанских лососей, цель данной статьи — установить значение роста горбуши в динамике ее стада на основе ретроспективной оценки его особенностей у поколений с разным уровнем выживаемости рыб в течение морского периода жизни.

Материалы и методы

Объектом исследования послужила горбуша из возвратов на юго-восточное побережье Сахалина, для которой характерен в среднем наиболее высокий уровень численности на Сахалине и имеется наиболее продолжительный ряд данных по межсклеритным расстояниям на чешуе, необходимых для ретроспективной оценки роста. Выживаемость рыб каждого поколения в течение морского периода жизни оценена в процентном соотношении численности взрослых рыб, вернувшихся на нерест после нагула в морских водах, и численности молоди, скатившейся из рек (коэффициент возврата — КВ). Возврат рассчитан как сумма рыб, выловленных при промысле (биомасса уловов по пятидневкам, деленная на среднюю массу особей) и зашедших в реки на нерест (расчет по данным визуального подсчета рыб преимущественно сотрудниками Сахалинского филиала Главрыбвода при пеших обходах ряда рек). Численность покатной молоди установлена путем умножения числа производителей во всех реках побережья на индекс ската (отношение числа покатной молоди к числу производителей по данным их ежегодного учета в двух-трех контрольных реках) [Каев, Klovach, 2014; Kaev, Irvine, 2016].

Ретроспективная оценка роста по чешуе осуществлена для рыб, вернувшихся на нерест в 2005–2018 гг. Измерения межсклеритных расстояний на чешуе вели в направлении наибольшего радиуса, начиная со второго склерита. Промеры первого склерита (центральная чешуйная пластинка) не делали вследствие возможных ошибок из-за разной степени деформации центра чешуи, присущей в той или иной степени всем рыбам на завершающих этапах нерестовой миграции лососей. Длина тела рыб на момент формирования первого склерита принималась равной 0,133 FL взрослой рыбы в соответствии с ранее проведенными наблюдениями [Каев, 2015б]. Вследствие того что эта величина не является наблюденной для непосредственно изучаемой особи, анализ скорости роста осуществлен начиная со второго склерита. По этой же причине длина молоди при указанном числе склеритов представлена как сумма приростов за время их формирования, исключая центральную чешуйную пластинку. Ретроспективное изучение роста проведено только для самок. Отчасти это было вызвано тем, что чешуя изучена не у всех рыб в пробах из-за различного рода ее повреждений и деформаций, вследствие чего соотношение самцов и самок в изученной выборке не соответствовало таковому в возврате. Но главной причиной было разное физиологическое состояние рыб в разных пробах — от серебрянок до сильно выраженных брачных изменений, что могло повлиять на результат, учитывая значительные изменения формы тела при половом созревании самцов. Кроме того, для изучения роста использованы пробы, собранные только в период массового хода рыб поздней формы (в среднем около 85 % уловов), чтобы исключить влияние на результат морфобиологических различий между рыбами ранней и поздней темпоральных форм. Изучен рост у 1372 самок (от 44 до 240 в разные годы) из 38 проб (от 2 до 6 в разные годы). За первый год роста чешуи принимали расстояние включительно до среднего из пяти смежных склеритов с наименьшей суммой межсклеритных расстояний, затем число склеритов в первой годовой зоне нормировали к 23 склеритам [Каев, 2015а]. Число склеритов второго года роста не нормировано к какому-то определенному значению, так как использованы результаты измерений только первых пяти склеритов.

Анализ массивов данных по величине межсклеритных расстояний показал, что 312 из 351 эмпирических распределений статистически не отличались от нормального (значения χ^2 варьировали в пределах 0,46–18,88 при p от 0,996 до 0,052). В 30 распределениях уровень отклонения от нормального превысил первый (χ^2 от 6,19 до 19,19, p от 0,011 до 0,049) и только в девяти — второй статистический уровень значимости (χ^2 от 11,66 до 26,02, p от 0,002 до 0,009), что вполне приемлемо для биологических исследований [Плохинский, 1970]. Статистическая обработка материалов проведена в среде Windows в программе Microsoft Office Excel. В тексте и таблицах использованы

следующие символы: M — среднее значение, CV — коэффициент вариации, A_s — коэффициент асимметрии, r — коэффициент корреляции Пирсона, p — уровень значимости нуль-гипотезы, n — объем выборки. Проверка данных на соответствие нормальному распределению (по критерию χ^2) выполнена с применением компьютерной программы «Statistica».

Результаты и их обсуждение

Поколения горбуши ранжированы по трем группам: с низким, средним и высоким уровнями выживаемости в течение морского периода жизни (табл. 1). Диапазон изменений КВ не сильно различался у поколений нечетных и четных лет нереста, что позволило в условиях сравнительно короткого ряда наблюдений рассматривать эти поколения совместно. Поколение возврата в 2014 г. (КВ 13,99 %) исключено из анализа, так как неожиданно большая его численность отчасти была связана с подходом в этот район рыб курильского происхождения [Каев, Животовский, 2017].

Таблица 1

Выживаемость горбуши в течение морского периода жизни с ранжированием поколений по низкому, среднему и высокому уровням ее значений

Table 1

Survival of pink salmon during marine period of life for the year-classes ranked by its rate (onto low, medium and high survival)

Низкий уровень		Средний уровень		Высокий уровень	
Год возврата	КВ, %	Год возврата	КВ, %	Год возврата	КВ, %
2015	0,87	2005	7,65	2009	10,32
2017	1,49	2007	6,53	2011	10,40
2008	4,20	2012	8,77	2013	15,09
2016	4,49	—	—	2006	18,02
2018	2,84	—	—	2010	12,99

Рассматривая выживаемость горбуши в связи с ее скоростью роста (рис. 1), в первую очередь обращаем внимание на прибрежный морской период ее жизни (ориентировочно до формирования 5–6-го склерита), который по ряду признаков является определяющим в становлении численности поколений [Каев, Irvine, 2016]. Это вполне согласуется с данными по изучению роста молоди и ее выживаемости у разных популяций горбуши в северной части зал. Аляска, которые свидетельствуют о снижении потерь от воздействия хищников после откочевки молоди в открытые морские воды [Malick et al., 2011]. У изученных поколений горбуши юго-восточного побережья Сахалина поколение с самым быстрым ростом в прибрежных морских водах (возврат в 2013 г.) относилось к группе поколений с высокой выживаемостью, а поколение с самым медленным ростом (возврат в 2016 г.) — к группе поколений с низкой выживаемостью. При этом выживаемость первого поколения не была рекордно высокой, а выживаемость второго — была наибольшей в своей группе поколений с низким уровнем выживаемости.

Привлекают внимание особенности размерного состава ювенильных рыб в процессе их роста, выраженные в дисперсии (CV) и конфигурации (A_s) полученных распределений по длине на момент формирования соответствующих склеритов. Сопоставлены длины рыб и их распределения при 2 (условное начало роста в прибрежье), 7 (после его завершения) и 23 склеритах (зимовка) (табл. 2). С одной стороны, наблюдается уменьшение вариабельности по мере роста, которое особенно хорошо заметно для периода формирования первых склеритов. Так, значение коэффициента вариации, среднее для всех рассмотренных групп поколений, снизилось за время формирования первых склеритов (с 2 по 7) с 13,7 до 11,3 %. Это снижение наблюдалось и в последующем — до 7,6 % при 23 склеритах, но его темп замедлился вдвое в расчете на один формируемый

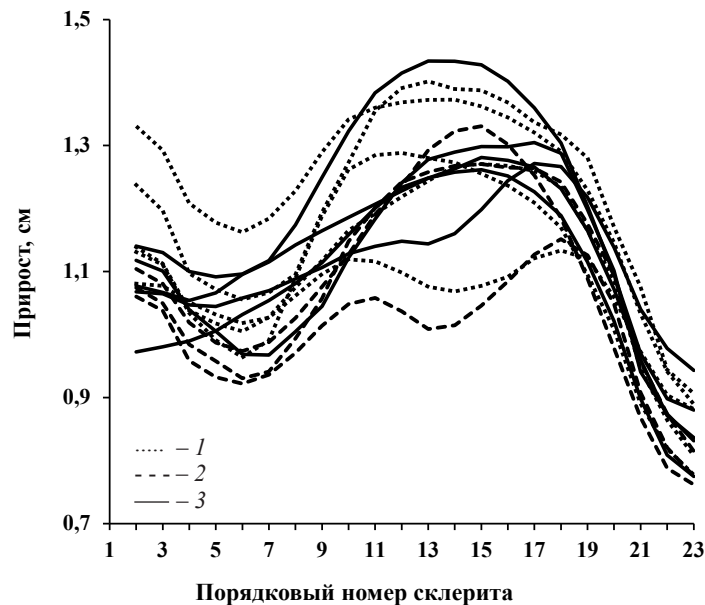


Рис. 1. Приросты длины за время формирования соответствующих склеритов у самок горбуши поколений с высоким (1), средним (2) и низким (3) уровнями выживания в течение морского периода жизни

Fig. 1. Length increments during formation of certain sclerites on scales for pink salmon females from the year-classes with high (1), medium (2), and low (3) survival rates during marine period of their life

Таблица 2

Длина самок (FL), вариабельность (CV) и асимметричность (A_s) ее распределения при 2, 7 и 23 склеритах на чешуе горбуши у поколений с высоким, средним и низким уровнями выживаемости в течение морского периода жизни

Table 2

Body length (FL), variability (CV) and asymmetry (A_s) of the length distribution for pink salmon females with 2, 7, and 23 sclerites on scales from the year-classes with high, medium and low survival rates during marine period of their life

Год возврата	FL , см			CV , %			A_s		
	2	7	23	2	7	23	2	7	23
Высокая выживаемость									
2009	1,24	6,67	26,4	11,5	8,1	6,4	0,20	0,01	0,02
2011	1,07	6,26	23,3	12,8	11,1	8,3	0,11	-0,06	-0,22
2013	1,31	7,22	26,8	11,1	9,9	7,2	0,36	0,14	0,29
2006	1,13	6,32	24,3	12,0	8,8	7,3	-0,03	0,52	0,25
2010	1,15	6,25	24,3	13,1	10,6	6,9	0,81	0,32	0,17
<i>M</i>	<i>1,18</i>	<i>6,54</i>	<i>25,0</i>	<i>12,1</i>	<i>9,7</i>	<i>7,2</i>	<i>0,29</i>	<i>0,19</i>	<i>0,10</i>
Средняя выживаемость									
2005	1,09	6,12	23,7	12,9	12,2	8,7	-0,15	0,01	-0,35
2007	1,09	6,03	24,1	12,5	11,7	7,6	0,38	0,60	-0,10
2012	1,06	5,82	21,9	15,0	11,3	7,2	-0,15	-0,56	-0,16
<i>M</i>	<i>1,08</i>	<i>5,99</i>	<i>23,2</i>	<i>13,5</i>	<i>11,7</i>	<i>7,8</i>	<i>0,03</i>	<i>0,01</i>	<i>-0,20</i>
Низкая выживаемость									
2015	1,07	6,35	24,3	15,0	13,8	9,8	0,35	-0,17	-0,18
2017	1,11	6,58	26,2	15,3	11,7	7,4	0,23	0,45	0,08
2008	1,10	6,13	24,2	16,6	13,9	7,8	-0,08	-0,42	-0,02
2016	0,97	6,04	23,8	15,7	11,6	6,4	0,42	0,11	-0,01
2018	1,06	6,39	24,6	14,6	11,5	7,3	0,12	-0,43	0,15
<i>M</i>	<i>1,06</i>	<i>6,30</i>	<i>24,6</i>	<i>15,4</i>	<i>12,5</i>	<i>7,8</i>	<i>0,21</i>	<i>-0,09</i>	<i>0,00</i>

склерит. С другой стороны, наблюдается хорошо выраженное увеличение дисперсии длины молоди от группы с высокой к группе с низкой выживаемостью поколений, также особенно заметное для ранних сроков морского обитания. Затем расхождения в дисперсии уменьшаются вплоть до ее выравнивания у рыб рассматриваемых групп.

По асимметричности распределений длины тела нет такой хорошо выраженной тенденции изменения ее значений между группами с разным уровнем выживаемости поколений, как при сопоставлении *CV*. Однако обращает на себя внимание большая разница между значениями A_s внутри групп при сопоставлении смежных значений по мере роста рыб. В среднем наибольшая разница этих значений характерна для группы поколений с низким уровнем выживаемости.

С учетом наиболее высокой дисперсии значений длин, характерной для раннего морского периода жизни, рассмотрим, как изменялось частотное распределение длины молоди в разных группах на момент формирования 2 и 7 склеритов, т.е. за время обитания в прибрежных морских водах. Принимая во внимание существенное расхождение размеров особей при формировании этих склеритов, данные по их длине представлены в виде долей в процентах к средним значениям выборок для каждого поколения, которые были затем ранжированы по группам с низким, средним и высоким уровнями выживаемости (рис. 2). Как видим, в течение прибрежного обитания происходило увеличение доли модальных размерных групп, соответственно, доли мелких

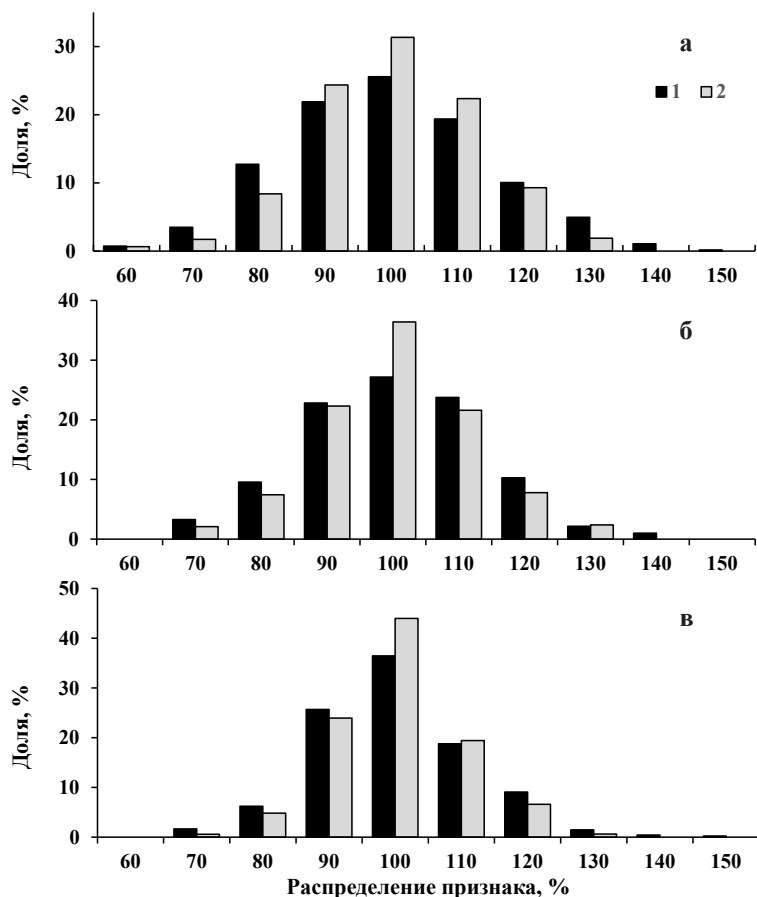


Рис. 2. Размерный состав горбуши (% к среднему значению) при двух (1) и семи (2) склеритах на чешуе в среднем для поколений с низким (а), средним (б) и высоким (в) уровнями выживаемости в течение морского периода жизни

Fig. 2. Size composition (relative to the mean size, %) for pink salmon with two (1) and seven (2) sclerites on scales, on average, for the year-classes with low (а), medium (б), and high (в) survival rates during marine period of their life

и крупных особей уменьшались. Однако снижение долей мелких рыб превалировало, особенно в группе поколений с низкой выживаемостью, у которых потеря долей в диапазоне частот 60–80 % составила 6,2 % против 3,3 и 2,5 % в группах поколений со средней и высокой выживаемостью.

С таким изменением размерного состава сеголеток хорошо согласуются изменения асимметричности распределения длин по мере прироста числа склеритов (рис. 3). У всех трех групп поколений с разными уровнями выживаемости наблюдалось уменьшение положительной асимметричности в распределении длин во время обитания в прибрежных морских водах. При этом у поколений с высоким и средним уровнями выживаемости этот процесс был сравнительно непродолжительным, особенно у первой группы поколений, в то время как у поколений с низким уровнем выживаемости он был наиболее глубоким и продолжительным. В последующем характер изменений асимметричности распределения длин у сеголеток в группах с высоким и средним уровнями выживания был сходным, отличаясь от такового у сеголеток из группы поколений с низким уровнем выживаемости.

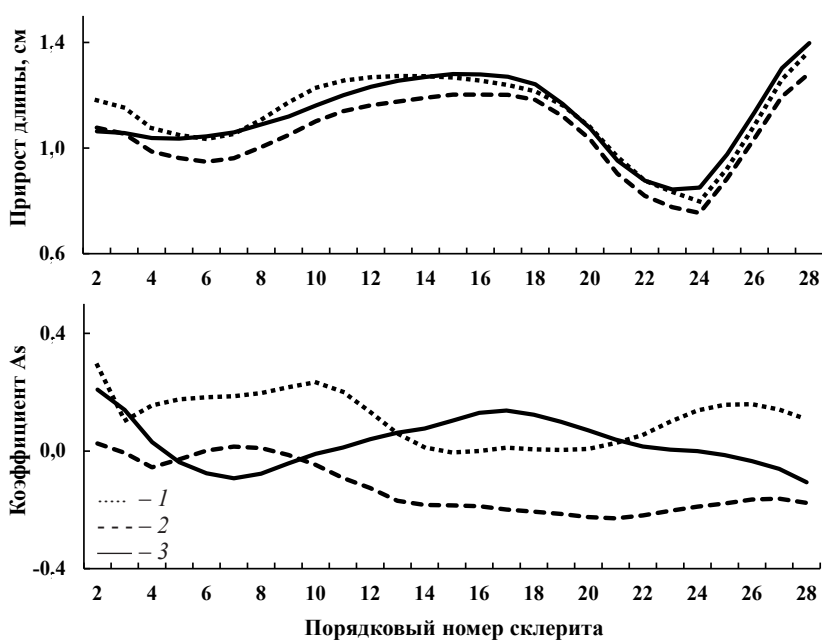


Рис. 3. Приросты длины сеголеток горбуши за время формирования соответствующих склеритов и изменения асимметричности распределения длин в среднем для поколений с высоким (1), средним (2) и низким (3) уровнями выживания в течение морского периода жизни

Fig. 3. Length increments for pink salmon juveniles during formation of certain sclerites and changes in asymmetry of the length distribution, averaged for the year-classes with high (1), medium (2), and low (3) survival rates during marine period of their life

На первый взгляд, данные по скорости роста горбуши в ранний морской период жизни соответствуют точке зрения о более высокой выживаемости, присущей в среднем крупной и быстрорастущей молодежи этого вида [Cross et al., 2008]. Отсутствие статистически достоверной корреляции между приростом за время формирования первых четырех склеритов и выживаемостью соответствующих поколений ($r = 0,38$; $p > 0,05$) можно объяснить не только коротким рядом наблюдений (13 поколений), но и тем, что маловероятна прямая зависимость выживаемости от скорости роста, ведь она определяется не только успешностью нагула, но и целым рядом других причин, в частности активностью и размерным составом хищных рыб. К тому же усилению данной связи способствовали экстремальные значения трех поколений (двух с наиболее быстрыми и одного с наиболее медленными приростами), в то время как фрагменты

кривых, характеризующих приросты молоди в прибрежных морских водах остальных поколений, расположены довольно компактно и попеременно из трех групп с разным уровнем выживаемости. Таким образом, в нашем случае скорость роста молоди не позволяет однозначно трактовать ее как фактор, обеспечивающий разную выживаемость рассмотренных поколений.

Наряду со скоростью линейного роста важными параметрами состояния популяции рыб являются показатели, характеризующие их размерное разнообразие, которое выражается не только в вариативности длины, но и в асимметричности ее распределений [Дгебуадзе, 2001]. У молоди горбуши и кеты после ската из рек наблюдается резкое увеличение вариативности по размерам, что определяется не только начинающимся быстрым ростом с переходом на внешнее питание, но и продолжительностью покатной миграции, в результате которой к уже подросшим малькам на прибрежном морском мелководье добавляются новые покатники [Каев, Ромасенко, 2002]. В отношении кеты было замечено, что поколениям, у которых размерный состав молоди в заливах изначально характеризовался сильно выраженной положительной асимметрией, была свойственна низкая выживаемость. Для горбуши такую закономерность четко выявить не удалось по причине, видимо, особенностей ее биологии. Молодь горбуши раньше кеты откочевывает из прибрежья в открытые морские воды, в результате какая-то часть ее, в первую очередь наиболее крупные особи, уходит из-под контроля наблюдателей [Каев, 2003]. Считается, что уменьшение вариативности размерного состава молоди по мере ее роста в морских водах является обыденным явлением, связанным, в частности, с более высокой смертностью мелких особей в ювильной популяции [Beacham et al., 2018]. С этим вполне можно согласиться, однако подобное уменьшение наблюдается и среди выживших особей (табл. 2).

Сопоставление размерного состава молоди, наблюдаемого и рассчитанного по чешуе, используется для выявления размерно-селективной смертности на основании того, что у вернувшихся взрослых рыб, судя по расчетам, был более крупный размер в начале морского обитания по сравнению с длиной тела всей совокупности молоди, наблюдаемой ранее в прибрежных морских водах [Moss et al., 2005; Cross et al., 2009; Claiborne et al., 2011]. В то же время нельзя не согласиться с тем, что в таких ситуациях пойманная молодь, возможно, характеризовала не всю популяцию, вследствие чего было недооценено наличие более крупных ювильных особей, недоступных при отборе проб, и, как следствие, переоценено воздействие селективно-размерной смертности [Beacham et al., 2018]. К тому же дополнительную неопределенность в этом вопросе могут создавать особенности роста, выявленные у выживших рыб, ведь преимущественное уменьшение в размерных распределениях по мере роста доли мелких рыб, особенно выраженного у поколений с низким уровнем выживаемости (см. рис. 2), вполне соответствует критериям размерно-селективной смертности. С этим согласуются также изменения в течение нагула молоди в прибрежных морских водах асимметричности распределений длины в сторону отрицательной асимметрии, также особенно выраженные у поколений с низким уровнем выживаемости (рис. 3), ведь такое изменение конфигурации означает снижение в размерном составе доли мелких рыб. Такой эффект приходилось наблюдать у молоди кеты при ее сборах в прибрежье о. Итуруп до и после штормов. В пробах, собранных после штормов, доля мелкой молоди снижалась, возможно, вследствие повышенной смертности, что и послужило основанием к отнесению ее к группе риска при возникновении экстремальных ситуаций во время нагула в морском прибрежье. Подросшие мальки обладают более высокой скоростью плавания, что очень существенно для выживания на ранних стадиях развития, а недавние покатники в условиях штормов становились к тому же малоподвижными, сбиваясь в плотные стаи [Каев, 1992].

В открытых морских водах тенденция дальнейших изменений асимметричности распределения по длине тела также оставалась сходной у поколений горбуши с высоким и средним уровнями выживаемости, в отличие от поколений с низкой вы-

живаемостью, однако темп этих изменений в расчете на время формирования одного склерита, как и у вариабельности размерного состава, существенно ниже, чем в прибрежных морских водах (рис. 3). Летне-осенний нагул сеголеток горбуши происходит в основном на акватории глубоководной части Охотского моря [Шунтов, Темных, 2008], где наблюдается самое высокое количество макрозоопланктона на единицу биомассы нектона [Шунтов, 2001; Дулепова, 2002]. Несмотря на почти трехкратные колебания биомассы крупных фракций зоопланктона в этих водах в разные годы [Волков, 2008], отрицательных последствий в плане обеспеченности пищей молоди лососей не наблюдалось. Поэтому вполне резонным является заключение о том, что если временами и возникал некоторый дефицит пищи, то он мог сказываться на темпе роста лососей и их распределении, но каких-либо достоверных фактов жесткого лимитирования их численности пищевым фактором никем до сих пор не получено [Шунтов и др., 2010а, б, 2017, 2019; Волков, 2016]. О том, что изменения роста горбуши в этот период не имеют существенного значения для выживаемости, свидетельствуют два поколения с аномально низкой скоростью роста рыб в открытых водах Охотского моря (см. рис. 1), одно из них (2011 года возврата) входило в группу с высоким, а другое (2012 года возврата) — со средним уровнем выживаемости в течение морского периода жизни.

Тем не менее на основе сопоставления межсклеритных расстояний по группам склеритов у сеголеток при завершении их нагула в Охотском море и у двухлеток, мигрирующих в следующем году через прикурильские воды океана в направлении Охотского моря, была показана преимущественная смертность медленнорастущей горбуши в течение зимне-весеннего обитания в океане [Заволокин, Стрежнева, 2013]. Однако к этим результатам следует относиться весьма осторожно, так как во взятых пробах неизвестно соотношение рыб, происходящих из разных районов размножения. Ведь склеритограммы достоверно различаются по своей конфигурации у рыб даже из разных районов в пределах Сахалино-Курильского региона [Каев, 2015а], не говоря уже о межрегиональном уровне [Темных, 1998]. К тому же следует учитывать, что скорость роста определяется воздействием множества факторов. К примеру, существенным фактором может быть температура воды, ускоряющая или замедляющая обменные процессы у пойкилотермных организмов. В этом случае при замедлении роста сохраняется жизнестойкость рыб, а скорость плавания при относительно небольших различиях по длине тела не имеет такого существенного значения для обеспечения выживаемости, как у мальков.

Аномальное снижение темпов роста у поколений 2011 и 2012 годов возврата было связано в основном с температурными условиями, а не с переходом, как это также наблюдалось, на питание второстепенными кормовыми организмами [Каев, 2015б], что полностью согласуется с позицией В.П. Шунтова и многих его соавторов и последователей об отсутствии в открытых морских водах воздействия на лососей факторов, связанных с плотностью. Появление таких поколений дает веские основания полагать, что величина смертности при зимовке, связанная с размером рыб, не является определяющей в формировании конечной численности поколений горбуши. Эти наблюдения позволяют присоединиться к точке зрения, что к настоящему времени не получено веских данных для подтверждения гипотезы о наличии «критического размера» у ювенильных лососей, недостижение которого к концу первого морского лета или осени существенно снижает шансы на выживание во время зимовки [Beacham et al., 2017, 2018].

Заключение

Результаты сопоставления характеристик роста горбуши (прирост длины, вариабельность и асимметричность размерного состава) с выживаемостью соответствующих поколений свидетельствуют о том, что показатели роста могут служить индикаторами предстоящего снижения выживаемости некоторых поколений лишь на мальковом периоде развития в прибрежных морских водах. Не получено данных в подтверждение гипотезы о наличии «критического размера» у ювенильных лососей, недостижение которого к концу первого морского лета или осени существенно снижает шансы на

выживание во время зимовки. В то же время полученные данные показывают, что осуществляемые оценки величин размерно-селективной смертности не соответствуют реальным не только по причине возможной некорректности сравниваемых фактически наблюдаемых (неполноценные выборки) и расчисленных по чешуе длин сеголеток, а еще и по той причине, что изменения в расчисленном размерном составе у выживших рыб в какой-то мере отражают аналогичные процессы, происходящие изначально во всей генерации в целом.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам СахНИРО, обеспечившим сбор проб и проведение биологических анализов горбуши, включавших отбор образцов чешуи.

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

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

Список литературы

- Бугаев А.В.** Некоторые методические аспекты идентификации локальных стад тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* по чешуйным критериям // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 142. — С. 104–112.
- Бугаев А.В., Шапоров Р.А., Коваль М.В. и др.** Распределение региональных комплексов азиатских стад кеты *Oncorhynchus keta* в период преднерестовых миграций в экономической зоне России // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 171. — С. 3–25.
- Волков А.Ф.** Среднегодовое и сезонные значения биомассы, доминирование // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 152. — С. 253–270.
- 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.
- 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.
- Дгебуадзе Ю.Ю.** Экологические закономерности изменчивости роста рыб : моногр. — М. : Наука, 2001. — 276 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф.** Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура : моногр. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2009. — 315 с.
- Дементьева Т.Ф.** Биологическое обоснование промысловых прогнозов : моногр. — М. : Пищевая пром-сть, 1976. — 240 с.
- Дулепова Е.П.** Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.
- Заволокин А.В., Стрежнева Е.В.** Размерно-селективная смертность охотоморской горбуши в период ее зимне-весеннего обитания в океане // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 125–134.
- Каев А.М.** Идентификация происхождения и истории жизни охотоморской кеты *Oncorhynchus keta* по чешуе // Вопр. ихтиол. — 1998. — Т. 38, № 5. — С. 650–658.
- Каев А.М.** О влиянии экстремальных факторов среды на динамику численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Вопр. ихтиол. — 2018. — Т. 58, № 2. — С. 179–191. DOI: 10.7868/S0042875218020078.
- Каев А.М.** О некоторых вопросах динамики численности темпоральных форм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на Сахалине и южных Курильских островах // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 4. — С. 452–460. DOI: 10.1134/S0042875219030081.
- Каев А.М.** О существовании группы риска среди молоди кеты *Oncorhynchus keta* при нагуле в эстуарной зоне // Вопр. ихтиол. — 1992. — Т. 32, вып. 2. — С. 53–60.

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

Каев А.М. Ретроспективная оценка роста горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* по чешуе: региональная изменчивость // Вопр. ихтиол. — 2015а. — Т. 55, № 3. — С. 298–312. DOI: 10.7868/S0042875215030078.

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

Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе // Вопр. ихтиол. — 2017. — Т. 57, № 3. — С. 264–274. DOI: 10.7868/S0042875217030080.

Каев А.М., Ромасенко Л.В. Покатная миграция и формирование изменчивости по длине тела у молоди горбуши и кеты // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 819–828.

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.

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

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов : моногр. — 2-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.

Плохинский Н.А. Биометрия : моногр. — М. : МГУ, 1970. — 368 с.

Решетников Ю.С., Мина М.В., Дгебуадзе Ю.Ю. Тематика ихтиологических исследований на страницах журнала «Вопросы ихтиологии» // Вопр. ихтиол. — 2013. — Т. 53, № 1. — С. 6–15. DOI: 10.7868/S004287521301013X.

Темных О.С. Региональная изменчивость склеритограмм чешуи азиатской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 375–390.

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

Шунтов В.П., Волвенко И.В., Темных О.С. и др. К обоснованию экологической емкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 1. Нагульные акватории тихоокеанских лососей // Изв. ТИНРО. — 2010а. — Т. 160. — С. 149–184.

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

Шунтов В.П., Темных О.С., Иванов О.А. Об устойчивости стереотипов в представлениях о морской экологии тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp.) // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 188. — С. 3–36.

Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено С.В. Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 3–22.

Beacham T.D., Araujo H.A., Tucker S., Trudel M. Validity of inferring size-selective mortality in pacific salmon from scale circulus spacing // NPAFC Tech. Rep. — 2018. — № 11. — P. 56–58.

Beacham T.D., Neville C.M., Tucker S., Trudel M. Is there evidence for biologically significant size-selective mortality of Coho Salmon during the first winter of marine residence? // Trans. Am. Fish. Soc. — 2017. — Vol. 146, Iss. 3. — P. 395–407. DOI: 10.1080/00028487.2017.1285349.

Beamish R.J., Mahnken C. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change // Prog. Oceanogr. — 2001. — Vol. 49, Iss. 1–4. — P. 423–437. DOI: 10.1016/S0079-6611(01)00034-9.

Beamish R.J., Sweeting R.M., Neville C.M., Lange K.L. Competitive interactions between pink salmon and other juvenile pacific salmon in the Strait of Georgia : NPAFC. — 2010. — Doc. 1284. — 26 p.

Bigler B.S., Helle J.H. Decreasing size of north pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): possible causes and consequences : NPAFC. — 1994. — Doc. 61. — 34 p.

Claiborne A.M., Fisher J.P., Hayes S.A., Emmett R.L. Size at release, size-selective mortality, and age of maturity of Willamette River hatchery yearling chinook salmon // Trans. Am. Fish. Soc. — 2011. — Vol. 140, Iss. 4. — P. 1135–1144. DOI: 10.1080/00028487.2011.607050.

Cross A.D., Beauchamp D.A., Moss J.H., Myers K.W. Interannual variability in early marine growth, size-selective mortality, and marine survival for Prince William Sound pink salmon // Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science. — 2009. — Vol. 1, Iss. 1. — P. 57–70. DOI: 10.1577/C08-005.1.

Cross A.D., Beauchamp D.A., Myers K.W., Moss J.H. Early marine growth of pink salmon in Prince William Sound and the coastal Gulf of Alaska during years of low and high survival // Trans. Am. Fish. Soc. — 2008. — Vol. 137, Iss. 3. — P. 927–939. DOI: 10.1577/T07-015.1.

Helle J.H., Hoffman M.S. Size decline and older at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–1992 // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. — 1995. — № 121. — P. 245–260.

Howard K.G., Murphy J.M., Wilson L.I. et al. Size-selective mortality of Chinook salmon in relation to body energy after the first summer in nearshore marine habitats // NPAFC Bull. — 2016. — № 6. — P. 1–11. DOI: 10.23849/npafcb6/1.11.

Ishida Y., Ito S., Takagi K. Stock identification on chum salmon *Oncorhynchus keta* from their maturity and scale characters // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. — 1989. — Vol. 55, № 4. — P. 651–656.

Kaeriyama M. Population dynamics and stock management of hatchery-reared salmon in Japan // Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult. — 1996. — Suppl. 2. — P. 11–15.

Kaeriyama M., Seo H., Kudo H. Trends in run size and carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean // NPAFC Bull. — 2009. — № 5. — P. 293–302.

Kaev A.M., Irvine J.R. Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia // NPAFC Bull. — 2016. — № 6. — P. 297–305. DOI: 10.23849/npafcb6/297.305.

Kaev A.M., Klovach N.V. Revision of data on pink salmon abundance in East Sakhalin and Kuril Islands : NPAFC. — 2014. — Doc. 1501. — 11 p.

Malick M.J., Haldorson L.J., Piccolo J.J., Boldt J.L. Growth and survival in relation to body size of juvenile pink salmon in the northern Gulf of Alaska // Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science. — 2011. — Vol. 3, Iss. 1. — P. 261–270. DOI: 10.1080/19425120.2011.593467.

Moss J.H., Beauchamp D.A., Cross A.D. et al. Evidence for size-selective mortality after the first summer of ocean growth by pink salmon // Trans. Am. Fish. Soc. — 2005. — Vol. 134, Iss. 5. — P. 1313–1322. DOI: 10.1577/T05-054.1.

Nagasawa K. Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) // NPAFC Bull. — 2000. — № 2. — P. 21–32.

Ruggerone G.T., Irvine J.R. Numbers and biomass of natural- and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, 1925–2015 // Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science. — 2018. — Vol. 10, Iss. 2. — P. 152–168. DOI: 10.1002/mcf2.10023.

References

Bugaev, A.V., Some methodical aspects for identification local stocks of pacific salmon by scale pattern analysis, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 142, pp. 104–112.

Bugaev, A.V., Shaporev, R.A., Koval, M.V., Ogorodnikov, V.S., Shubin, A.O., Koinov, A.A., Khokhlov, Yu.N., Zolotukhin, S.F., Kulbachny, S.E., Podorozhnyuk, E.V., Distribution of regional complexes of Asian stocks of chum salmon *Oncorhynchus keta* in the period of prespawning migration within exclusive economic zone of Russia, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 171, pp. 3–25.

Volkov, A.F., Quantitative parameters of zooplankton communities in the Okhotsk and Bering Seas and North-West Pacific (biomass, composition, dynamics), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 152, pp. 253–270.

Volkov, A.F., Elementary trophic ecology of pacific salmon 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.

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.

Dgebuadze, Yu.Yu., *Ekologicheskiye zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb* (Ecological aspects of fish growth variability), Moscow: Nauka, 2001.

- Dgebuadze, Yu.Yu. and Chernova, O.F.**, *Cheshuya kostistykh ryb kak diagnosticheskaya i registriruyushchaya struktura* (Scales of teleosts as the diagnostic and registering structure), Moscow: KMK, 2009.
- Dementieva, T.F.**, *Biologicheskoye obosnovaniye promyslovykh prognozov* (Biological substantiation of fishing forecasts), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1976.
- Dulepova, E.P.**, *Sravnitel'naya bioproduktivnost' makroekosistem dal'nevostochnykh morei* (Comparative Bioproductivity of Macroecosystems in Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2002.
- Zavolokin, A.V. and Strezhneva, E.V.**, Size-selective mortality of the Okhotsk Sea pink salmon during its winter-spring living in the ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 125–134.
- Kaev, A.M.**, Origin and life history of Okhotsk Sea chum salmon *Oncorhynchus keta* as inferred from scale study, *J. Ichthyol.*, 1998, vol. 38, no. 8, pp. 626–634.
- Kaev, A.M.**, Influence of extreme environmental factors on the dynamics of abundance of the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, *J. Ichthyol.*, 2018, vol. 58, no. 2, pp. 204–216. doi 10.1134/S0032945218020066
- Kaev, A.M.**, Some population dynamics issues of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* temporal forms on Sakhalin and the southern Kuril Islands, *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 4, pp. 583–590. doi 10.1134/S003294521903007X
- Kaev, A.M.**, On the existence of a risk group among juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* that feed in the estuarine zone, *Vopr. Ikhtiol.*, 1992, vol. 32, no. 2, pp. 53–60.
- Kaev, A.M.**, *Osobennosti vosпроизводства kety v svyazi s yeyo razmerno-vozrastnoy strukturoi* (Peculiarities of chum salmon reproduction in connection with its size-age structure), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2003.
- Kaev, A.M.**, Retrospective analysis of growth in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* using scales: regional variability, *J. Ichthyol.*, 2015, vol. 55, no. 3, pp. 373–387. doi 10.1134/S0032945215030054
- 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. and Zhivotovsky L.A.**, On possible re-distribution of pink salmon *Onchorhynchus gorbuscha* between the reproduction areas of different Stocks in the Sakhalin-Kuril region, *J. Ichthyol.*, 2017, vol. 57, no. 3, pp. 354–364. doi 10.1134/S0032945217030079
- Kaev, A.M. and Romasenko, L.V.**, Downstream migration of juvenile pink and chum salmon and forming of their variability by body length, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 819–828.
- 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.
- Klovach, N.V.**, *Ekologicheskie posledstviya krupnomasshtabnogo razvedeniya kety* (Ecological Consequences of the Large-Scale Chum Salmon Farming), Moscow: VNIRO, 2003.
- Nikolsky, G.V.**, *Teoriya dinamiki stada ryb kak biologicheskaya osnova ratsional'noi ekspluatatsii i vosпроизводства rybnikh resursov* (The Theory of Fish Stock Dynamics as a Biological Basis for the Rational Exploitation and Reproduction of Fish Resources), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1974, 2nd ed.
- Plokhinsky, N.A.**, *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1970.
- Reshetnikov, Yu.S., Mina, M.V. and Dgebuadze, Yu.Yu.**, Themes of ichthyologic studies in the "Voprosy Ikhtiologii" journal, *Vopr. Ikhtiol.*, 2013, vol. 53, no. 1, pp. 6–15.
- Temnykh, O.S.**, Regional variability of the Asian pink salmon scales' scleritogrammas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 375–390.
- Shuntov, V.P.**, *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2001, vol. 1.
- 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. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 160, pp. 149–184.
- Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., Naidenko, 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. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2010, vol. 161, pp. 25–52.
- Shuntov, V.P. and Temnykh, O.S.**, *Tikhookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* (Pacific Salmon in Marine and Ocean Ecosystems), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1.

- Shuntov, V.P., Temnykh, O.S. and Ivanov, O.A.**, On the persistence of stereotypes concerning the marine ecology of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), *Russ. J. Mar. Biol.*, 2017, vol. 43, no. 7, pp. 507–534. doi 10.1134/S1063074017070045
- Shuntov, V.P., Temnykh, O.S. and Naydenko S.V.**, Once again on factors limiting the number of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp., fam. *Salmonidae*) during the oceanic period of their life, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 3–22.
- Beacham, T.D., Araujo, H.A., Tucker, S., and Trudel, M.**, Validity of inferring size-selective mortality in pacific salmon from scale circulus spacing, *NPAFC Tech. Rep.*, 2018, no. 11, pp. 56–58.
- Beacham, T.D., Neville, C.M., Tucker, S., and Trudel, M.**, Is there evidence for biologically significant size-selective mortality of Coho Salmon during the first winter of marine residence?, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2017, vol. 146, no. 3, pp. 395–407. doi 10.1080/00028487.2017.1285349
- Beamish, R.J. and Mahnken, C.**, A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change, *Prog. Oceanogr.*, 2001, vol. 49, no. 1–4, pp. 423–437. doi 10.1016/S0079-6611(01)00034-9
- Beamish, R.J., Sweeting, R.M., Neville, C.M., and Lange, K.L.**, Competitive interactions between pink salmon and other juvenile pacific salmon in the Strait of Georgia, *NPAFC*, 2010, doc. 1284.
- Bigler, B.S. and Helle, J.H.**, Decreasing size of north pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): possible causes and consequences, *NPAFC*, 1994, doc. 61.
- Claiborne, A.M., Fisher, J.P., Hayes, S.A., and Emmett, R.L.**, Size at release, size-selective mortality, and age of maturity of Willamette River hatchery yearling chinook salmon, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2011, vol. 140, no. 4, pp. 1135–1144. doi 10.1080/00028487.2011.607050
- Cross, A.D., Beauchamp, D.A., Moss, J.H., and Myers, K.W.**, Interannual variability in early marine growth, size-selective mortality, and marine survival for Prince William Sound pink salmon, *Mar. Coastal Fish.: Dyn., Manage., Ecosyst. Sci.*, 2009, vol. 1, no. 1, pp. 57–70. doi 10.1577/C08-005.1
- Cross, A.D., Beauchamp, D.A., Myers, K.W., and Moss, J.H.**, Early marine growth of pink salmon in Prince William Sound and the coastal Gulf of Alaska during years of low and high survival, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2008, vol. 137, no. 3, pp. 927–939. doi 10.1577/T07-015.1
- Helle, J.H. and Hoffman, M.S.**, Size decline and older at maturity of two chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stocks in western North America, 1972–1992, *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 1995, no. 121, pp. 245–260.
- Howard, K.G., Murphy, J.M., Wilson, L.I., Moss, J.H., and Farley, E.V., Jr.**, Size-selective mortality of Chinook salmon in relation to body energy after the first summer in nearshore marine habitats, *NPAFC Bull.*, 2016, no. 6, pp. 1–11. doi 10.23849/npafcb6/1.11
- Ishida, Y., Ito, S., and Takagi, K.**, Stock identification on chum salmon *Oncorhynchus keta* from their maturity and scale characters, *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 1989, vol. 55, no. 4, pp. 651–656.
- Kaeriyama, M.**, Population dynamics and stock management of hatchery-reared salmon in Japan, *Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult.*, 1996, suppl. 2, pp. 11–15.
- Kaeriyama, M., Seo, H., and Kudo, H.**, Trends in run size and carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean, *NPAFC Bull.*, 2009, no. 5, pp. 293–302.
- Kaev, A.M. and Irvine, J.R.**, Population dynamics of pink salmon in the Sakhalin-Kuril Region, Russia, *NPAFC Bull.*, 2016, no. 6, pp. 297–305. doi 10.23849/npafcb6/297.305
- Kaev, A.M. and Klovach, N.V.**, Revision of data on pink salmon abundance in East Sakhalin and Kuril Islands, *NPAFC*, 2014, doc. 1501.
- Malick, M.J., Haldorson, L.J., Piccolo, J.J., and Boldt, J.L.**, Growth and survival in relation to body size of juvenile pink salmon in the northern Gulf of Alaska, *Mar. Coastal Fish.: Dyn., Manage., Ecosyst. Sci.*, 2011, vol. 3, no. 1, pp. 261–270. doi 10.1080/19425120.2011.593467
- Moss, J.H., Beauchamp, D.A., Cross, A.D., Myers, K.W., Farley, E.V., Jr., Murphy, J.M., and Helle, J.H.**, Evidence for size-selective mortality after the first summer of ocean growth by pink salmon, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2005, vol. 134, no. 5, pp. 1313–1322. doi 10.1577/T05-054.1
- Nagasawa, K.**, Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.), *NPAFC Bull.*, 2000, no. 2, pp. 21–32.
- Ruggerone, G.T. and Irvine, J.R.**, Numbers and biomass of natural- and hatchery-origin pink salmon, chum salmon, and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, 1925–2015, *Mar. Coastal Fish.: Dyn., Manage., Ecosyst. Sci.*, 2018, vol. 10, no. 2, pp. 152–168. doi 10.1002/mcf2.10023

Поступила в редакцию 22.10.2020 г.

После доработки 9.11.2020 г.

Принята к публикации 26.02.2021 г.