Известия ТИНРО

2022 **Том 202, вып. 4. С. 741–773.**

Izvestiya TINRO, 2022, Vol. 202, No. 4, pp. 741–773.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES

Научная статья
УДК 597.552.511(265.53)
DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-741-773
EDN: MEIOUH

ГОРБУША *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIFORMES, SALMONIDAE) МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ. СООБЩЕНИЕ 1. ПРОИЗВОДИТЕЛИ

С.Л. Марченко*
Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
105187, г. Москва, Окружной проезд, 19

Аннотация. Приведены сведения о состоянии запасов, сроках и динамике нерестовой миграции, а также биологическая характеристика горбуши материкового побережья Охотского моря за 1945–2020 гг. Рассмотрены факторы, оказывающие влияние на динамику ее запасов, а также линейно-весовых показателей и плодовитости. Представлены уточненная географическая и темпоральная структуры вида в регионе.

Ключевые слова: горбуша, биологическая характеристика, нерестовая миграция, внутривидовая структура, локальные стада, темпоральные группировки, промысел

Для цитирования: Марченко С.Л. Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae) материкового 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. EDN: MEIOUH.

Original article

PInk salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae) on the continental coast of the Okhotsk Sea. Communication 1. The spawners

Sergey L. Marchenko
Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
19, Okruzhnoj proezd, Moscow, 105187, Russia
Ph.D., adviser, slm@vniro.ru, ORCID 0000-0002-0927-9939

Abstract. Information on the stocks state, timing and dynamics of spawning migration, and biological parameters of pink salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea is presented for entire period of observations. Factors influencing the stocks, body size, and fecundity are considered. Geographical and temporal structure of the species in the region is revised.

Keywords: pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, biological characteristics, spawning migration, intraspecific structure, temporal groups, commercial fishery

For citation: Marchenko S.L. PInk salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmoniformes, Salmonidae) on the continental coast of the Okhotsk Sea. Communication 1. The spawners, *Izv.*

* *Марченко Сергей Леонидович, кандидат биологических наук, советник, slm@vniro.ru, ORCID 0000-0002-0927-9939.*

© Марченко С.Л., 2022

Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2022, vol. 202, no. 4, pp. 741–773. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-741-773. EDN: MEIOUH.

Введение

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1972) — самый многочисленный и наиболее распространенный вид тихоокеанских лососей на материковом побережье Охотского моря. Она формирует основу лососевого промысла в регионе. Тем не менее в отдельные годы (например, в 2003 г.) по численности подходов и объему вылова она уступала кете *O. keta* (Walbaum, 1972).

Цель настоящей статьи — обобщить данные о состоянии запасов, сроках и динамике нерестовой миграции, качественном составе и внутривидовой дифференциации (локальных стадах и темпоральных группировках) горбуши материкового побережья Охотского моря за весь период наблюдений.

Материалы и методы

Материал для настоящей статьи собран в 1945–2020 гг. в реках материкового побережья Охотского моря, которое протянулось от р. Пенжина (Пенжинская губа) до мыса Меньшикова (зал. Сахалинский) (рис. 1).

Производителей горбуши отлавливали активными (закидные невода, спиннинги, удочки) и пассивными (ставные и плавные сети, ставные невода) орудиями лова в низовьях нерестовых рек и в морском прибрежье. В случаях сбора материала в пределах рыболовных участков (на базе рыбодобывающих бригад) пробы горбуши отбирали из промышленных уловов.

Биологический анализ проводили в течение всего периода анадромной миграции горбуши с интервалом 5 дней, реже — 3 дня согласно общепринятой методике [Правдин, 1966; Методическое пособие…, 1974; Инструкция…, 1987*; Глубоковский и др., 2017]. Объем стандартной пробы — 100 рыб. В случае разреженного хода (например, в начале и конце миграции, а также в паводки) пробы объединяли в пределах пятидневки и допускали уменьшение объема стандартной пробы. Для расчета индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) просчитывали икринки из фрагмента средней части ястыка массой 20 г. Вычисляли относительную плодовитость. Всего на биологический анализ собрано 153287 рыб, плодовитость определена у 63220 самок.

Морфометрические измерения рыб проводили один раз в 3–5 дней по модифицированной схеме И.Ф. Правдина [1966]. Объем выборки составлял 25–30 рыб без выраженных нерестовых изменений. В 2000–2003 гг. было промерено 1906 рыб. Для нивелирования аллометрической изменчивости и полового диморфизма пластические признаки трансформировали в индексы Хаксли [Huxley, 1932].

Жизненные стратегии описаны по М.К. Глубоковскому и С.Л. Марченко [Glubokovsky, Marchenko, 2019].

Численность производителей горбуши, прошедших в реки, с 1961 г. оценивали в ходе аэровизуальных исследований в соответствии с рекомендациями В.В. Кондюрина [1965] и А.В. Евзерова [1973, 1975].

Сведения о вылове горбуши до 2009 г. предоставлены Охотским филиалом Главрыбвода, с 2009 г. — Охотским и Амурским территориальными управлениями Росрыболовства. Общую численность подхода производителей горбуши оценивали как сумму рыб, пропущенных на нерест и изъятых промыслом.

Обобщение рек по сходству динамики численности подходов горбуши и исследование изменчивости темпоральной структуры ее хода выполнено непарно-групповым методом (UPGMA) кластерного анализа. В качестве меры расстояния в первом случае использовали 1–коэффициент корреляции Пирсона (1-Pearson r), во втором — Евклидово

* Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на КНС и КНП бассейновых управлений рыбоохраны и станциях ТИНРО. Владивосток: ТИНРО, 1987. 24 с.

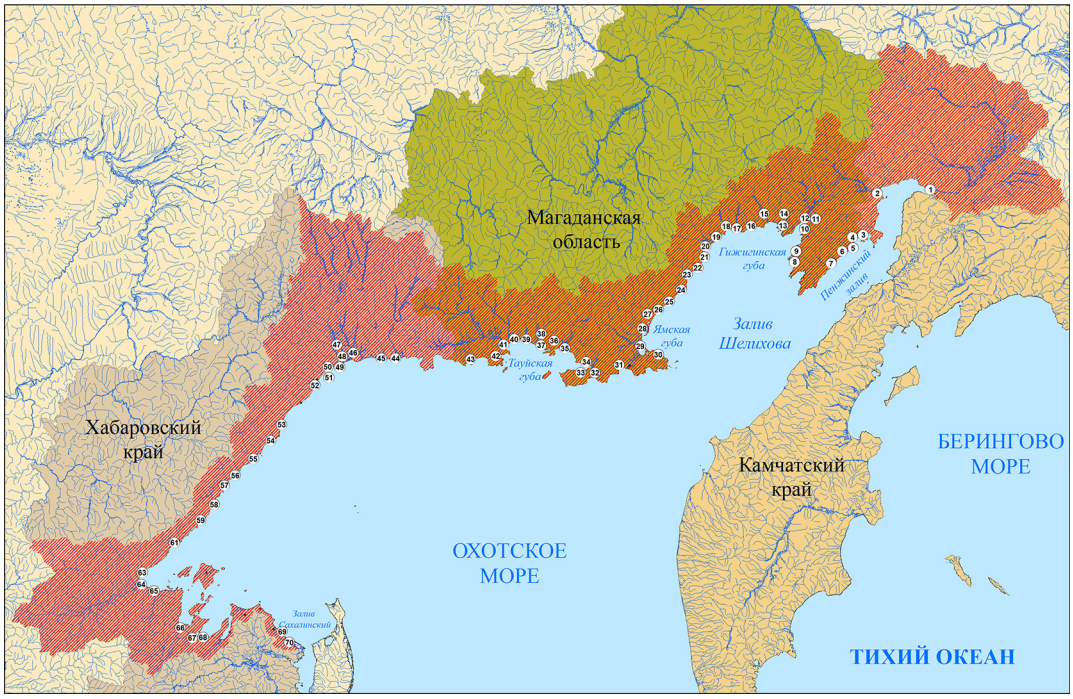

Рис. 1. Карта-схема материкового побережья Охотского моря: *1* — Пенжина, *2* — Парень, *3* — Иттитян, *4* — Айчан, *5* — Кыггаваям, *6* — Вавачун, *7* — Кенгевеем, 8 — Имповеем, *9* — Тополовка, *10* — Большая Чайбуха, *11* — Авекова, *12* — Гижига, *13* — Вархалам, *14* — Большая Гарманда, *15* — Наяхан, *16* — Уйкане, *17* — Таватум, *18* — Широкая, *19* — Пропащая, *20* — Вилига, *21* — Калалага, *22* — Кананыга, *23* — Туманы, *24* — Булун, *25* — Угулан, *26* — Тахтояма, *27* — Иреть, *28* — Малкачан, *29* — Яма, *30* — Иткилан, *31* — Средняя, *32* — Сиглан, *33* — Кулькуты, *34* — Нюрчан, *35* — Ола, *36* — Дукча, *37* — Окса, *38* — Армань, *39* — Ойра, *40* — Яна, *41* — Тауй, *42* — Мотыклейка, *43* — Шельтинга (Быструха), *44* — Иня, *45* — Ульбея, *46* — Кухтуй, *47* — Охота, *48* — Урак, *49* — Чильчикан, *50* — Толмот, *51* — Американ, *52* — Улья, *53* — Унче, *54* — Кекра, *55* — Тукчи, *56* — Эйкан, *57* — Алдома, *58* — Уйка, *59* — Лантарь, *60* — Мутэ, *61* — Немуй, *62* — Киран, *63* — Огне, *64* — Уда, *65* — Тором, *66* — Тугур, *67* — Ульбан, *68* — Иткан, *69* — Коль, *70* — Иска

Fig. 1. Scheme of the continental coast of the Okhotsk Sea with the spawning grounds (mainly the spawning rivers): *1* — Penzhina, *2* — Paren’, *3* — Ittitian, *4* — Ajchan, *5* — Kyggavayam, *6* — Vavachun, *7* — Kengeveem, *8* — Impoveem, *9* — Topolovka, *10* — Bolshaya Chajbukha, *11* — Avekova, *12* — Gizhiga, *13* — Varkhalam, *14* — Bolshaya Garmanda, *15* — Nayakhan, *16* — Ujkane, *17* — Tavatum, *18* — Shirokaya, *19* — Propashchaya, *20* — Viliga, *21* — Kalalaga, *22* — Kananyga, *23* — Tumany, *24* — Bulun, *25* — Ugulan, *26* — Takhtoyama, *27* — Iret’, *28* — Malkachan, *29* — Yama, *30* — Itkilan, *31* — Srednyaya, *32* — Siglan, *33* — Kul’kuty, *34* — Nyurchan, *35* — Ola, *36* — Dukcha, *37* — Oksa, *38* — Arman’, *39* — Ojra, *40* — Yana, *41* — Tauj, *42* — Motykleyka, *43* — Shel’tinga (Bystruha), *44* — Inya, *45* — Ul’beya, *46* — Kukhtuj, *47* — Okhota, *48* — Urak, *49* — Chil’chikan, *50* — Tolmot, *51* — Amerikan, *52* — Ul’ya, *53* — Unche, *54* — Kekra, *55* — Tukchi, *56* — Ejkan, *57* — Aldoma, *58* — Ujka, *59* — Lantar’, *60* — Mute, *61* — Nemuj, *62* — Kiran, *63* — Ognyo, *64* — Uda, *65* — Torom, *66* — Tugur, *67* — Ul’ban, *68* — Itkan, *69* — Kol’, *70* — Iska

расстояние (Euclidean distance). Разделение дендрограмм на отдельные дендриты (кластеры) выполняли по точкам перелома, представленным на соответствующих графиках объединения (Graph of amalgamation schedule). Степень различий между темпоральными группами оценивали при помощи квадрата расстояния Махаланобиса (D_M^2), отражающего удаленность центроидов выборок друг от друга в многомерном пространстве.

Данные по температуре атмосферы и почвы, а также по скорости ветра, высоте снежного покрова и уровню осадков были получены с сайта ВНИИГМИ-МЦД [Бу-

лыгина и др., 2014]. Суровость погоды оценена при помощи параметра Бодмана (*S*), выражаемого в баллах: $S = (1 - 0{,}04T) \cdot (1 + 0{,}272V)$, где *T* — температура воздуха, °C; *V* — скорость ветра, м/с: 1 балл — несуровая, мягкая; 1–2 балла — малосуровая; 2–3 балла — умеренно суровая; 3–4 балла — суровая; 4–5 баллов — очень суровая; 5–6 баллов — жестко суровая; > 6 баллов — крайне суровая [Акимов, 2012].

Накопление и стандартизация данных, построение графиков и проверка достоверности корреляционных зависимостей проведены в электронных таблицах MS Excel; кластерный анализ — в Statistica. Вся обработка материалов, включавшая формирование электронных массивов данных, подготовку макросов в Visual Basic for Application для накопления и обобщения массивов в MS Excel, проведена автором. Статистическая обработка материалов выполнена автором в соответствии с рекомендациями И.Ф. Правдина [1966] и Г.Ф. Лакина [1980]. Визуализация данных на топооснове проведена автором в ArcGIS, графики построены в MS Excel, дендрограммы — в Statistica.

При подготовке настоящей статьи автор систематизировал и обобщил в электронные таблицы MS Excel материалы Магаданского и Хабаровского филиалов ВНИРО, Охотского филиала Главрыбвода, Охотского и Амурского территориальных управлений Росрыболовства, которые отражают сроки и динамику миграции производителей горбуши, их биологические характеристики, результаты аэровизуального учета и промысловой статистики.

Автор был инициатором расширения сети сезонных наблюдательных пунктов на реках Магаданской области, на которых осуществляли сбор материалов по качественному составу горбуши — с трех до двенадцати, а также настроил периодичность сбора материала. Автор организовал масштабные морфометрические исследования горбуши. Сбор полевого материала в реках северного побережья Охотского моря (Гижига, Ола, Тауй) с 1995 по 2014 г. и последующая камеральная обработка выполнены как автором, так при его непосредственном участии.

Результаты и их обсуждение

Жизненные стратегии. В границах нативного ареала горбуша в онтогенезе реализует только проходную жизненную стратегию. В подавляющем большинстве районов воспроизводства, в том числе на материковом побережье Охотского моря, она представлена только типичным анадромным фенотипом. Карликовый анадромный фенотип (каюрки) известен из локальных районов на юге ареала: в Азии — юго-восток о. Сахалин, а также о-ва Итуруп, Кунашир, Ребун, Хоккайдо, в Северной Америке — Пьюджет Саунд [Glubokovsky, Marchenko, 2019]. Самки среди каюрок известны у горбуши о-вов Хоккайдо и Ребун [Hikita, 1984].

Состояние запасов и промысел. На материковом побережье Охотского моря горбуша размножается во всех реках, которые свободно разгружаются в море и в которых в холодный период года сохраняется сток. За редким исключением [Anas, 1959; Turner, Bilton, 1968; Иванков и др., 1975, 1987; Ефанов, Кочнева, 1980; Foster et al., 1981; Иванов, 1996; Каев, 2002; Точилина, Смирнов, 2015; Christensen et al., 2021] горбуша созревает в возрасте 1+ лет. Эта особенность приводит к формированию у нее двух практически не перекрывающихся поколений четных и нечетных лет, резко различающихся динамикой численности. Наибольшими запасами и, соответственно, объемами вылова в регионе характеризуется горбуша линии нечетных лет. В 1957 г. она сформировала исторический максимум вылова — 25,6 тыс. т. За без малого 100-летний период наблюдений у горбуши ряда нечетных лет были по одному периоду снижения (1959–1965 гг.) и депрессии (1967–1969 гг.) запаса, по два периода роста (1927–1933, 1971–2001 гг.) и высокого уровня (1935–1957, 2003–2021 гг.) запасов (рис. 2, А).

Динамика запасов горбуши ряда четных лет на материковом побережье Охотского моря имеет более сложный характер. У нее был один период снижения запасов

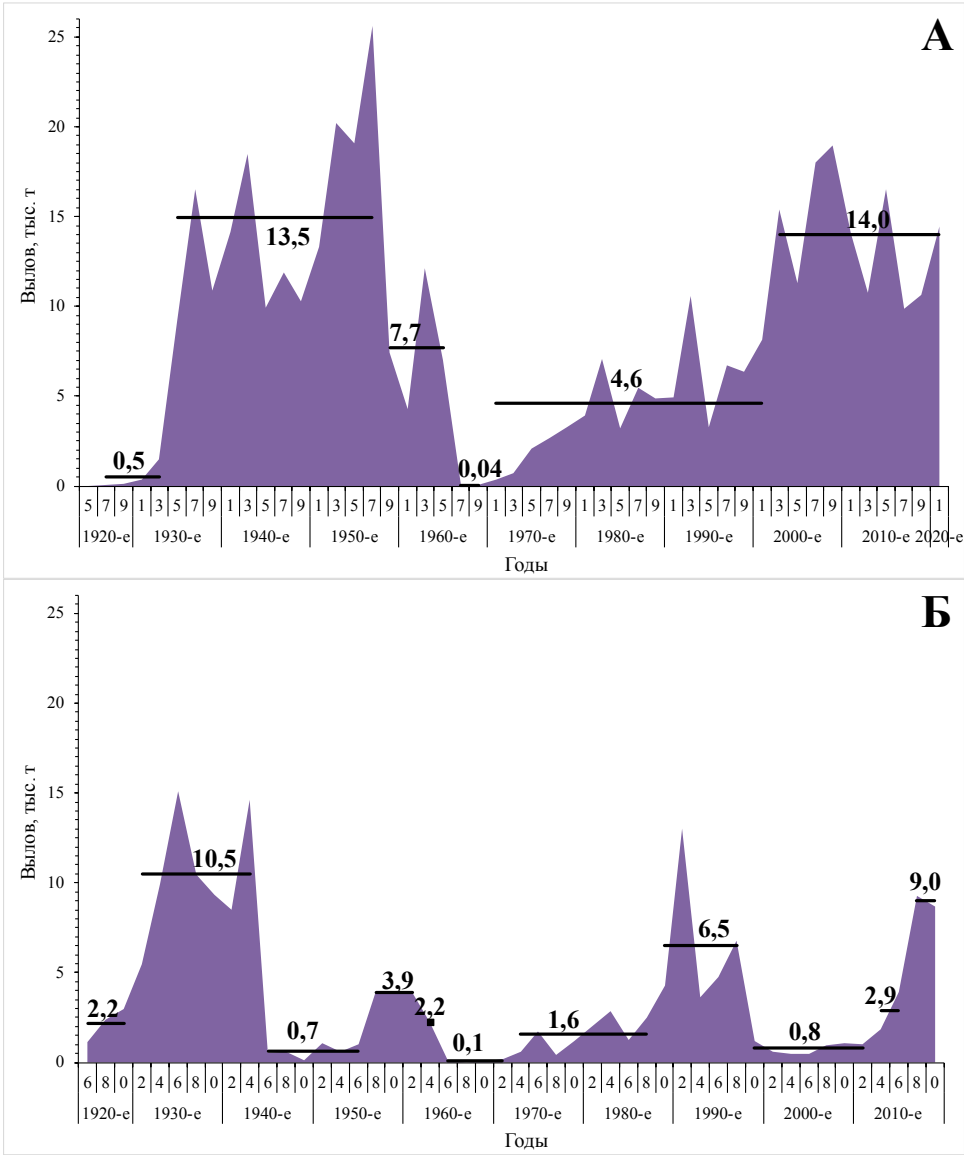

Рис. 2. Динамика вылова горбуши на материковом побережье Охотского моря в 1926–2021 гг.
Fig. 2. Dynamics of the pink salmon commercial catch on the continental coast of the Okhotsk Sea in 1926–2021

(1964 г.), три периода депрессии запасов (1946–1956, 1966–1970, 2000–2012 гг.), по четыре периода роста (1926–1930, 1958, 1972–1988, 2012–2014 гг.) и высокого уровня (1932–1944, 1990–1998, 2018–2020 гг.) запасов (рис. 2, Б). Несмотря на то что линия четных лет в регионе является рецессивной, за время наблюдений она по уровню запасов трижды доминировала — в 1926–1934, 1966–1970 и 1992–1994 гг. В этом ряду лет был получен исторический минимум вылова горбуши в регионе — 11,5 т (1968 г.).

Факторы, влияющие на изменение численности. На материковом побережье Охотского моря наиболее глубокая депрессия численности горбуши, охватившая обе линии поколений, была во второй половине 1960-х — начале 1970-х гг. Снижению и депрессии численности вида предшествовало похолодание климата (рис. 3), а также соответствовало малое количество осадков в июле-августе и в ноябре-декабре и их увеличение в мае (рис. 4) [Булыгина и др., 2014].

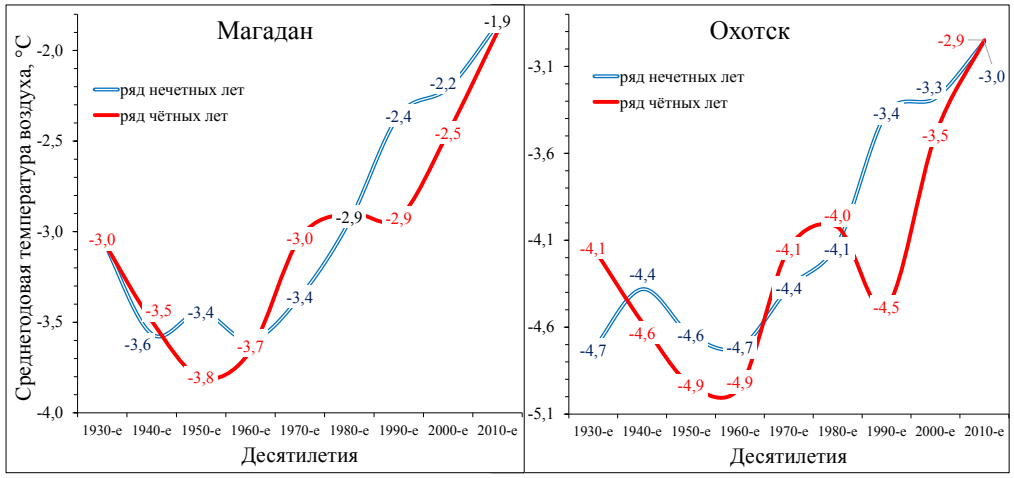

Рис. 3. Динамика среднегодовой температуры воздуха на метеостанциях материкового побережья Охотского моря

Fig. 3. Dynamics of mean annual air temperature at meteorological stations on the continental coast of the Okhotsk Sea

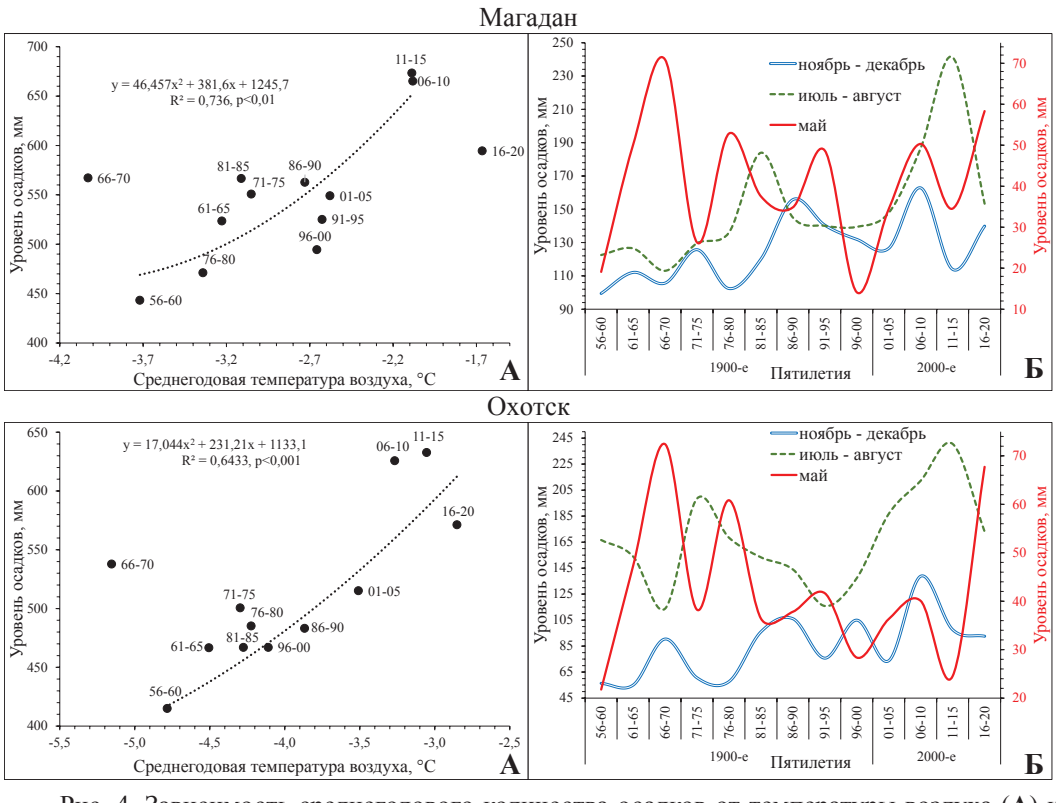

Рис. 4. Зависимость среднегодового количества осадков от температуры воздуха (**А**) и динамика количества осадков в отдельные периоды года (**Б**). Данные осреднены по пятилетиям

Fig. 4. Correlation between mean annual precipitation and air temperature (**А**) and dynamics of precipitation in certain seasons, by 5-years (**Б**)

Дефицит дождевых осадков в июле-августе (рис. 4, Б) был причиной уменьшения водности рек, что препятствовало проходу производителей горбуши на отдельные нерестилища (июль), а в период размножения (август) снижало площадь нерестовых акваторий, что негативно сказывалось на репродуктивном потенциале вида. Из-за

слабых осадков в ноябре-декабре (рис. 4, Б) формировался тонкий снежный покров, который не обеспечивал теплоизоляцию поверхности водных объектов от выхоложенной атмосферы. В результате резко возрастала доля вод, отвлеченных на формирование покровных льдов [Ресурсы..., 1969; Глотов, Глотова, 2013]. Кроме того, слабый снегозапас был причиной глубокого промерзания сезонно-талого слоя почвы (рис. 5), что сопровождалось увеличением объема вод, связанных в грунтовых льдах.

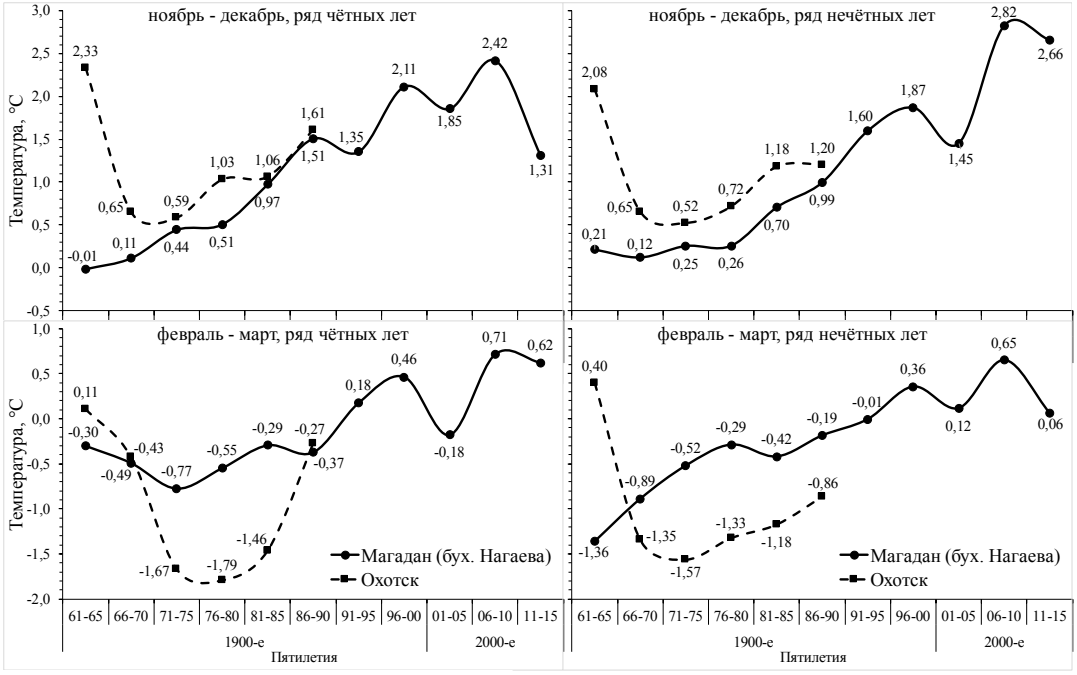

Рис. 5. Температура почвы на глубине 320 см на метеостанциях Магадан и Охотск в 1961–2015 гг. Данные осреднены по пятилетиям

Fig. 5. Soil temperature at 320 cm depth at Magadan and Okhotsk meteostations in 1961–2015, by 5-years

Следствием маломощных осадков и роста доли вод, отвлеченных из активного зимнего водообмена рек за счет формирования поверхностных и почвенных льдов, стало снижение речного стока в зимнюю межень. Например, в конце зимней межени (февраль-март) в 1960–1970-е гг. сток воды в р. Тауй (гидропост Талон) был минимальным за последние 60 лет (рис. 6).

Обобщение многолетних метеорологических материалов [Булыгина и др., 2014] подтвердило предположение В.Л. Костарева [1973] о том, что снижение численности горбуши Охотского района в конце 1960-х — начале 1970-х гг. было обусловлено неблагоприятными гидрологическими условиями из-за ухудшения водоснабжения нерестилищ. Вместе с тем уменьшение речного стока в зимнюю межень сопровождалось не только обсыханием и последующим промерзанием нерестовых гнезд горбуши, но и снижением проточности грунтов на нерестилищах. В частности, уменьшение скорости потока с 2,67 до 1,07 см/с сопровождается снижением выживаемости развивающихся эмбрионов и личинок в гнездах горбуши в 2,3 раза [Wickett, 1958].

Дополнительным фактором, оказавшим негативное влияние на численность горбуши в конце 1960-х — начале 1970-х гг., был высокий расход воды в реках фенологической весной (рис. 7) — речной поток вымывал в морское прибрежье молодь (по морфологическим признакам соответствующую личинкам), физиологически не подготовленную к смене среды обитания, что значительно увеличивало смертность горбуши. В частности, экспериментальными работами показано, что 50 %-ная смертность такой молоди в морской воде (31,8 ‰) наблюдается в течение 69–85 ч [Weisbart, 1968].

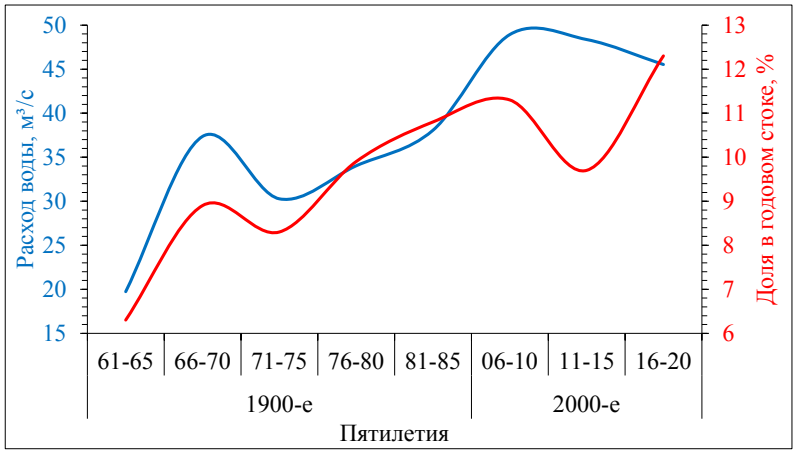

Рис. 6. Динамика расхода воды в р. Тауй (гидропост Талон) в конце зимней межени. Данные осреднены по пятилетиям

Fig. 6. Dynamics of water discharge in the Tauj River at Talon gauging station in the end of winter low-water season, by 5-years

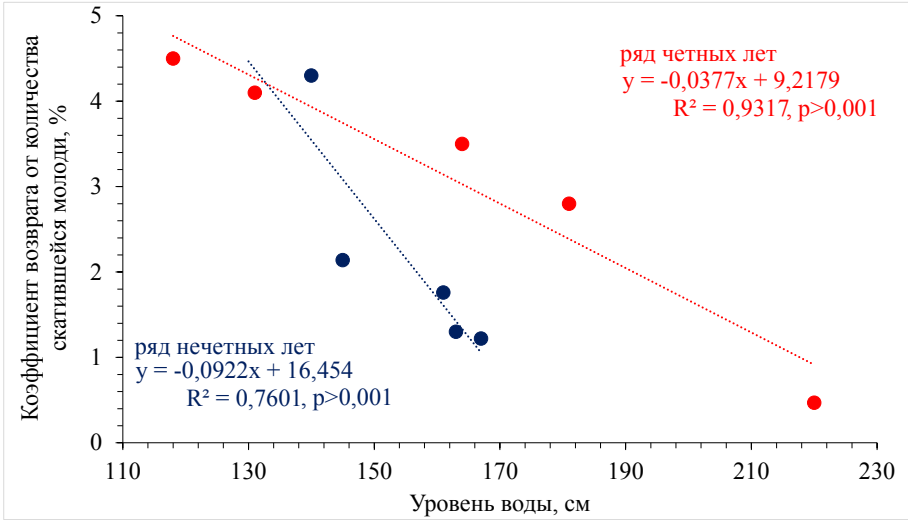

Рис. 7. Зависимость коэффициента возврата горбуши от уровня воды в р. Ола во второй половине 1960–1970 гг.

Fig. 7. Coefficient of the pink salmon return in dependence on water level in July-December of 1960–1970

Увеличение речного стока фенологической весной было обусловлено ростом количества дождей в мае (см. рис. 4, Б). При этом наиболее мощными они были в 1966–1970-е гг., что прослеживается по отклонению от общего тренда точки, отражающей для этого периода зависимость «среднегодовое количество осадков — среднегодовая температура воздуха» (рис. 4, А). Кроме того, увеличению расхода воды фенологической весной способствовали наледи. Частота их формирования возрастала в малоснежные холодные зимы в условиях существенного снижения расхода воды в зимнюю межень [Аржакова, 2001]. Фенологической весной наледи выступали в качестве естественных запруд, которые накапливали талые и дождевые воды, и их разрушение сопровождалось залповым увеличением речного стока, что, например, прослеживалось по изменению уровня воды.

Малоснежные суровые зимы на материковом побережье Охотского моря были причиной снижения численности горбуши не только в конце 1960-х — начале 1970-х гг., но

и в 2000–2012 гг. Сопоставление метеорологических данных [Булыгина и др., 2014] показало, что в эти периоды (в начальный период ледостава) значения среднесуточной температуры воздуха были близкими, тогда как высота снежного покрова в 2000–2012 гг. была немногим меньше, чем в конце 1960-х — начале 1970-х гг. В зимнюю межень 2000–2012 гг. и высота снежного покрова, и среднесуточная температура воздуха были ниже, чем в конце 1960-х — начале 1970-х гг. (табл. 1). Исходя из этого, следовало ожидать, что в 2000–2012 гг. численность горбуши должна была деградировать значительно сильнее, чем в конце 1960-х — начале 1970-х гг. Однако этого не произошло (см. рис. 2).

Таблица 1

Высота снежного покрова и температура воздуха на материковом побережье Охотского моря

Table 1

Snow cower depth and air temperature on the continental coast of the Okhotsk Sea

Период	Средняя высота снежного покрова, см	Среднесуточная температура воздуха, °С
Период ледостава (ноябрь-декабрь)		
Конец 1960-х — начало 1970-х гг.	7,1–15,2	От –17,8 до –13,7
2000–2012 гг.	6,9–10,8	От –17,1 до –13,4
Период межени (февраль-март)		
Конец 1960-х — начало 1970-х гг.	7,3–10,7	От –15,7 до –13,8
2000–2012 гг.	1,8–7,8	От –16,5 до –14,4

Несоответствие фактических данных ожидаемому сценарию в рассматриваемые периоды времени связано с различиями в суровости погодных условий, которые зависят от скорости ветра. Так, согласно параметру Бодмана погодные условия в конце 1960-х — начале 1970-х гг. были более суровыми, чем в 2000–2012 гг. — соответственно 5,7 (погода жестко суровая) и 3,9 (погода суровая) баллов. В результате в конце 1960-х — начале 1970-х гг. как во время ледостава, так и во время зимней межени сезонно-талый слой почвы промерзал на бóльшую глубину, чем в 2000–2012 гг. (рис. 5).

Особенностью 2000–2012 гг. было снижение до преддепрессивного уровня численности горбуши только в ряду четных лет. В то же время в ряду нечетных лет ее численность выросла до очередного исторического максимума (см. рис. 2). Причиной разнонаправленной динамики численности горбуши смежных рядов лет, по-видимому, была квазидвухлетняя изменчивость атмосферных процессов [Хайруллина, Астафьева, 2011], которая в ряду четных лет прослеживалась по более глубокому промерзанию сезонно-талого слоя почв (рис. 5) из-за разновременности установления снежного покрова и его мощности. Так, на метеостанции Ола фенологической зимой 2000/01 г. устойчивый снежный покров установился во второй половине октября. Его суммарная высота в октябре-декабре составила 240 мм, в январе-марте — 29 мм. Фенологической зимой 2002/03 г. снежный покров установился только в начале января. Суммарная высота снежного покрова в октябре-декабре была равна 20 мм, в январе-марте — 490 мм снега, из них в январе, феврале и марте — 95, 80 и 410 мм. В результате в апреле 2001 и 2003 гг. температура почвы на глубине 320 см опустилась соответственно до минус 1,2 и минус 1,4 °С. Для сравнения, фенологической зимой 2001/02 г. снежный покров установился в конце октября. Общая высота снега в октябре-декабре и в январе-марте была равна соответственно 755 и 653 мм. Фенологической зимой 2003/04 г. устойчивый снежный покров сформировался в начале ноября, а общая высота снежного покрова в октябре-декабре и в январе-марте составила соответственно 395 и 200 мм. На глубине 320 см температура почвы в апреле 2002 и 2004 гг. была 0 и минус 0,53 °С [Булыгина и др., 2014].

Деградация запасов горбуши материкового побережья Охотского моря в периоды похолодания была связана не только с изменением гидрологического режима не-

рестовых рек. Негативное влияние на становление численности поколений горбуши оказывало длительное сохранение в морском прибрежье остаточных льдов, которое сдерживает прогрев его акватории фенологической весной (рис. 8). Показательным примером в этом отношении являются результаты исследований, проведенных в 1995 г. в зал. Мотыклейском. В тот год молодь горбуши мигрировала из нерестовых рек в акваторию залива в обычные сроки — с конца мая по конец июня. Вместе с тем до середины июня бóльшая часть залива была занята остаточными ледовыми полями, а температура воды в прибрежье не превышала 1 °С. Во время отливов вблизи ледовых полей автором была отмечена погибшая молодь горбуши, плотность которой достигала 8 рыб/м². По-видимому, количество погибших мальков было еще выше, так как ими активно кормились многочисленные кулики (Charadrii) и чайки (Lari).

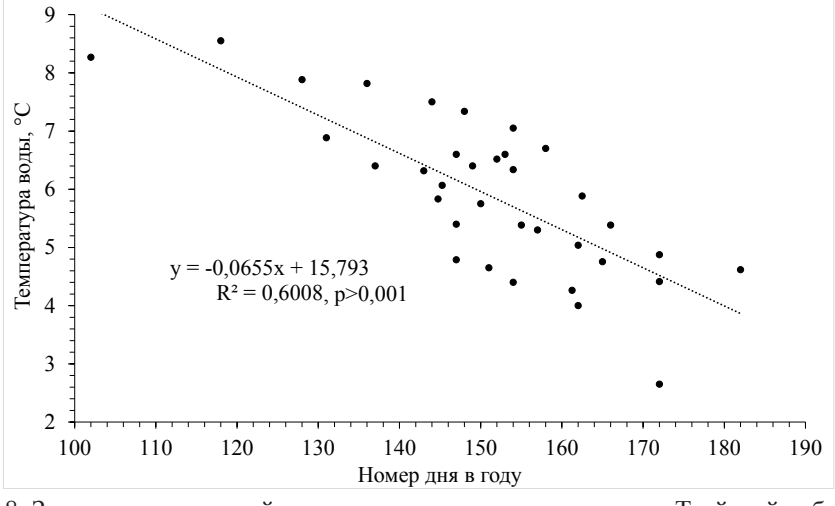

Рис. 8. Зависимость средней температуры воды в июне-июле в Тауйской губе от сроков выноса льда

Fig. 8. Dependence of mean water temperature in the Tauiskaya Guba Bay in June-July on the timing of sea ice removal

Следствием неблагоприятного термического режима морского прибрежья стал низкий коэффициент возврата горбуши к рекам зал. Мотыклейского в 1996 г. — 0,5 %. Аналогично в 1999 г. в приустьевой зоне р. Ола (Тауйская губа) остаточные льды сохранялись до первых чисел июля. Задержка прогрева морского прибрежья стала причиной обвального снижения запаса горбуши р. Ола — численность дочернего поколения в 2000 г. (240 тыс. рыб) была более чем на порядок ниже численности родительского поколения в 1998 г. (2600 тыс. рыб). Отмечу, что повышенная смертность горбуши из-за выхолаживания морского прибрежья остаточными льдами описана для камчатской и сахалинской горбуши [Гриценко и др., 1987; Карпенко, 1998].

В целом коэффициент возврата поколений горбуши в реки Тауйской губы превышал 1 % в тех случаях, когда молодь выходила в морское прибрежье, прогретое до 2,25 °С и выше (рис. 9). Это значение, близкое к нижней границе термопреферендума тихоокеанских лососей — 2,5 °С [Смирнов, 1975; Bell, 1990] — и в том числе к нижней границе температуры воды, при которой молодь начинает интенсивно питаться, — 2,5–3,0 °С [Смирнов, 1975]. Последнее важно в том отношении, что морское прибрежье является стартовой нагульной акваторией молоди горбуши [Леванидов, Леванидова, 1957; Леванидова, 1964; Енютина, 1972; Кинас, 1988; Карпенко, 1998].

В нормальных климатических условиях сроки массового выхода молоди горбуши из рек совпадают с началом обильного цветения микроводорослей в морском прибрежье, которое прослеживается по изменению концентрации хлорофилла-*a* (рис. 10) и предшествует массовому развитию кормового зоопланктона [Лапшина, 1996; Cooney

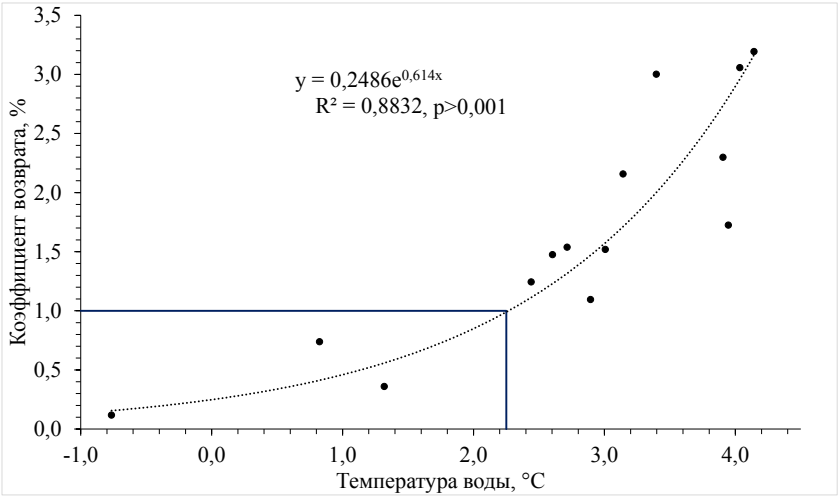

Рис. 9. Зависимость коэффициента возврата горбуши от температуры воды в Тауйской губе

Fig. 9. Coefficient of the pink salmon return in dependence on water temperature in the Tauiskaya Guba Bay

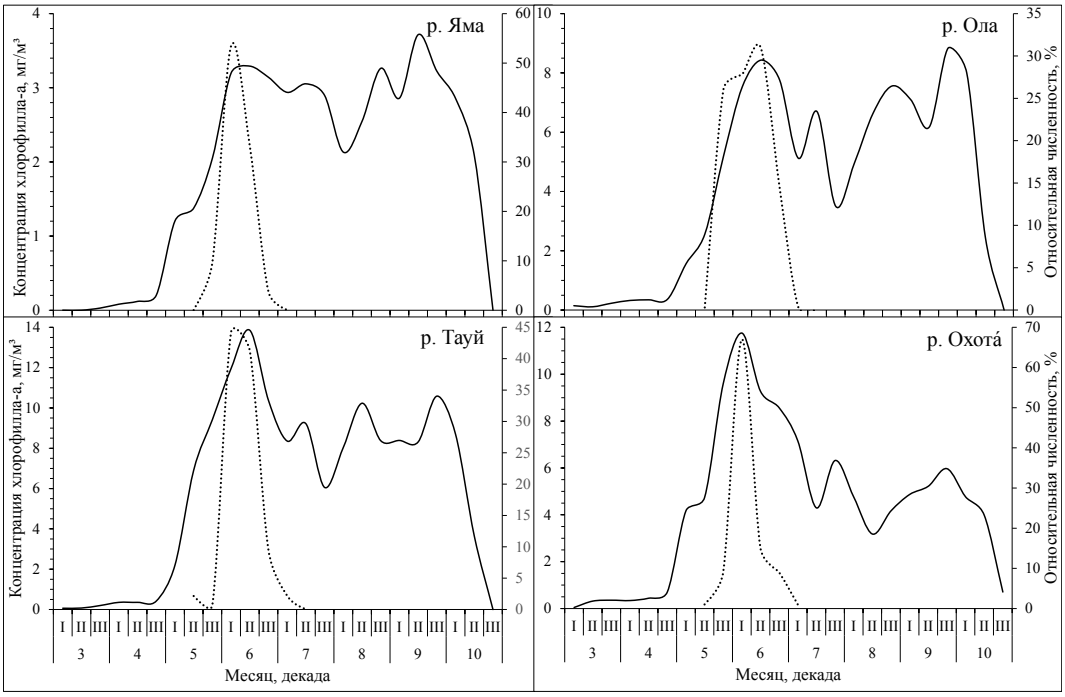

Рис. 10. Осредненные динамики концентрации хлорофилла-*а* (*пунктирная линия*) в морском прибрежье вблизи устьев рек и покатной миграции (*сплошная линия*) молоди горбуши из рек материкового побережья Охотского моря в 2002–2014 гг.

Fig. 10. Averaged dynamics of chlorophyll-*a* concentration (*dashed line*) in the areas adjacent to the river mouths and intensity of the pink salmon seaward migration from the rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea (*solid line*) in 2002–2014

et al., 2001; Eslinger et al., 2001]. С плотностью последнего на нагульных акваториях напрямую связана выживаемость молоди всех тихоокеанских лососей [Cooney et al., 2001; Willette et al., 2001; Moss et al., 2005].

Начало развития планктонных сообществ в морском прибрежье, тесно связанное с термическим режимом вод [Hop et al., 2006; Hunt et al., 2011; Мордасова, 2014; Eisner

et al., 2014; Лепская, 2015; Волков, 2018], ежегодно носит квазистационарный характер [Цхай, 2007]: выхолаживание вод морского прибрежья из-за длительного сохранения остаточных ледовых массивов приводит к задержке развития кормового зоопланктона. Низкая плотность и небольшие размеры зоопланктонных организмов — кормовых объектов молоди горбуши, израсходовавшей внутренние энергетические запасы (остаток желточного мешка) во время миграции с нерестилищ, — негативно отражаются на ее выживаемости [Ивлев, 1955].

Длительность нахождения остаточных льдов в морском прибрежье фенологической весной связана не только с динамикой атмосферных процессов, но и с морскими течениями, которые имеют циклоническое направление движения вдоль материкового побережья Охотского моря [Чернявский, 1981; Файман, 2015] и в весенний период переносят остаточные льды из северных районов в южные. Так, в 2012 г. в Тауйской губе фенологическая весна началась в среднемноголетние сроки — во второй половине мая. Однако из-за остаточных льдов, принесенных течениями из зал. Шелихова и сохранявшихся на акватории губы до 18 июня, прогрев морского прибрежья начался со значительной задержкой. Наиболее плотными остаточные ледовые поля были в восточной части Тауйской губы. Следствием выхолаживания морского прибрежья стало снижение численности горбуши в 2013 г. (см. рис. 2, А). Например, ее возврат в р. Ола был в 3,7 раза ниже численности родительского поколения — 0,82 против 3,00 млн рыб.

Роль переноса льдов морскими течениями в становлении численности горбуши наиболее показательна в южной части материкового побережья Охотского моря. Ежегодно фенологической весной течения доставляют остаточные ледовые поля из северных районов на акваторию, прилежащую к Шантарским островам, где они сохраняются значительно дольше, чем на севере. Например, в 2011 г. в районе Шантарских островов последние остаточные ледовые поля разрушились 30 июня, тогда как акватории севернее расположенных Гижигинской и Ямской губ, а также зал. Одян (Тауйская губа) очистились ото льда соответственно 29 мая, 18 июня и 03 июня.

Похолодание климата в начале второй половины XX века сопровождалось снижением вылова горбуши в Аяно-Майском районе Хабаровского края с 0,245–0,498 тыс. т в 1920–1930 гг. до 0,001–0,005 тыс. т в 1960–1970 гг. В отличие от севернее расположенных районов материкового побережья Охотского моря, в которых уже в начале 1980 гг. суммарный вылов горбуши вышел на уровень 3,265–6,013 тыс. т, общий объем добычи горбуши Аяно-Майского района и зал. Сахалинского (в границах Хабаровского края) превысил 2,000 тыс. т только во второй половине 2000-х гг., а длительное восстановление запасов было напрямую связано с задержкой остаточных ледовых полей в морском прибрежье до середины — конца июня, в отдельные годы — до первой половины июля. Потепление климата, при котором сроки освобождения морского прибрежья ото льда сдвинулись на конец мая, сопровождалось увеличением численности и, соответственно, вылова горбуши южных стад. В частности, в зал. Сахалинском вылов горбуши был минимальным до тех пор, пока во второй половине мая — первой половине июня средняя температура воды в морском прибрежье не превышала 1,4–1,8 °С. Прогрев морского прибрежья во второй половине мая — первой половине июня в среднем до 3,5–3,6 °С в ряду нечетных лет сопровождался ростом вылова горбуши с 2007 г., в ряду четных лет — с 2014 г. При этом увеличение уловов было связано не только с ростом численности горбуши, но и с расширением периода массовой миграции за счет смещения ее начала с первых чисел августа в начале 1980 — первой половине 2010-х гг. на середину июля в середине 2010-х гг. и далее на начало июля в конце 2010 — начале 2020-х гг. Проведенный анализ влияния гидрометеорологических условий позволяет утверждать, что рост вылова горбуши в зал. Сахалинском не был связан с ее перераспределением из южных регионов воспроизводства, что допускают А.Н. Канзепарова и С.Ф. Золотухин [2015], а стал следствием расширения периода благоприятных температур для раннего морского нагула молоди аборигенной

горбуши, что обеспечило ее высокую выживаемость и поступательный рост численности возвратов производителей.

Локальные стада (группы рек). Динамика численности подходов горбуши материкового побережья Охотского моря имеет выраженную пространственную компоненту — на дендрограмме нерестовые реки объединены по географическому принципу в гижигинскую, ямскую, ольскую, тауйскую и охотскую группы (рис. 11), что в целом подтверждает ранее разработанную схему географической подразделенной горбуши [Марченко, Голованов, 2001; Марченко, 2004], в которой локальные стада по своим границам совпадают с гидрологическими формациями морского прибрежья. Последние различаются гидрологическим режимом, а также качественным и количественным составом планктонных сообществ [Чернявский, 1981; Афанасьев и др., 1991, 1994а, б].

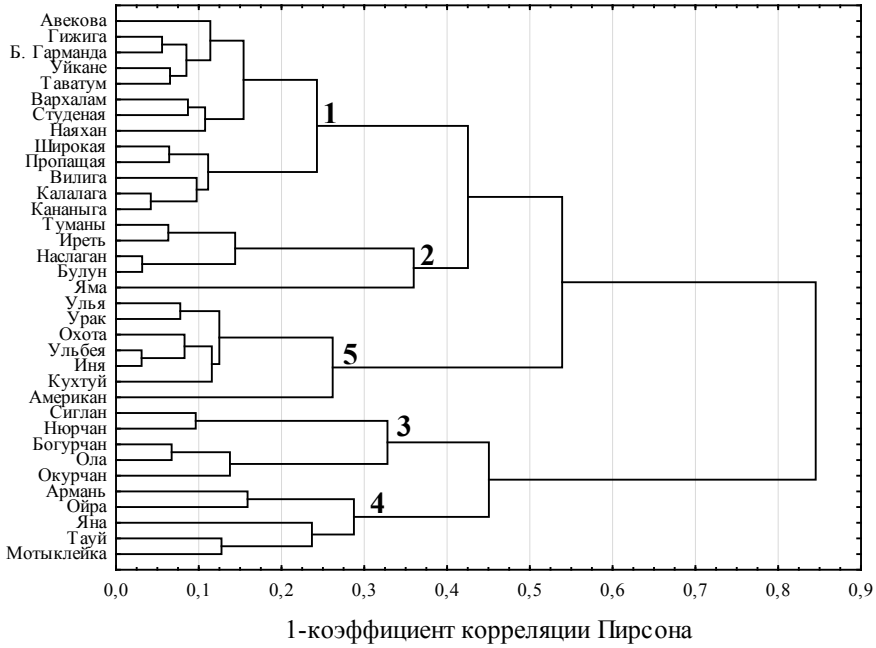

Рис. 11. Дендрограмма объединения рек материкового побережья Охотского моря по динамике численности подходов горбуши в 1966–2020 гг. Локальные стада (группы рек): *1* — гижигинское, *2* — ямское, *3* — ольское, *4* — тауйское, *5* — охотское

Fig. 11. Tree diagram of the rivers similarity by dynamics of the pink salmon runs in 1966–2020 for the continental coast of the Okhotsk Sea. Local stocks of pink salmon (corresponding to the groups of rivers): *1* — Gizhiga, *2* — Yama, *3* — Ola, *4* — Tauj, *5* — Okhota

Границы гижигинского, ямского и охотского локальных стад горбуши совпадают с границами локальных стад кеты [Марченко, 2022]. В то же время кета рек Тауйской губы формирует единое тауйское локальное стадо, однако у горбуши данного района выделяются два локальных стада: ольское (восточная часть Тауйской губы) и тауйское (западная часть Тауйской губы) (рис. 11, 12). Эта особенность связана с тем, что в восточной части Тауйской губы промысловые запасы кеты есть только в р. Ола и при кластеризации данных, отражающих динамику численности поколений кеты, р. Ола была включена в общий кластер рек тауйской группы. В отличие от кеты, горбуша размножается во всех реках Тауйской губы, и для бóльшей их части есть продолжительные ряды наблюдений за динамикой ее численности, что позволило более детально оценить пространственную структуру горбуши.

Для рек Пенжинской губы и рек, расположенных южнее границы распространения охотского стада, нет длительных рядов данных по динамике численности подходов горбуши, что не позволяет использовать методы многомерного статистического

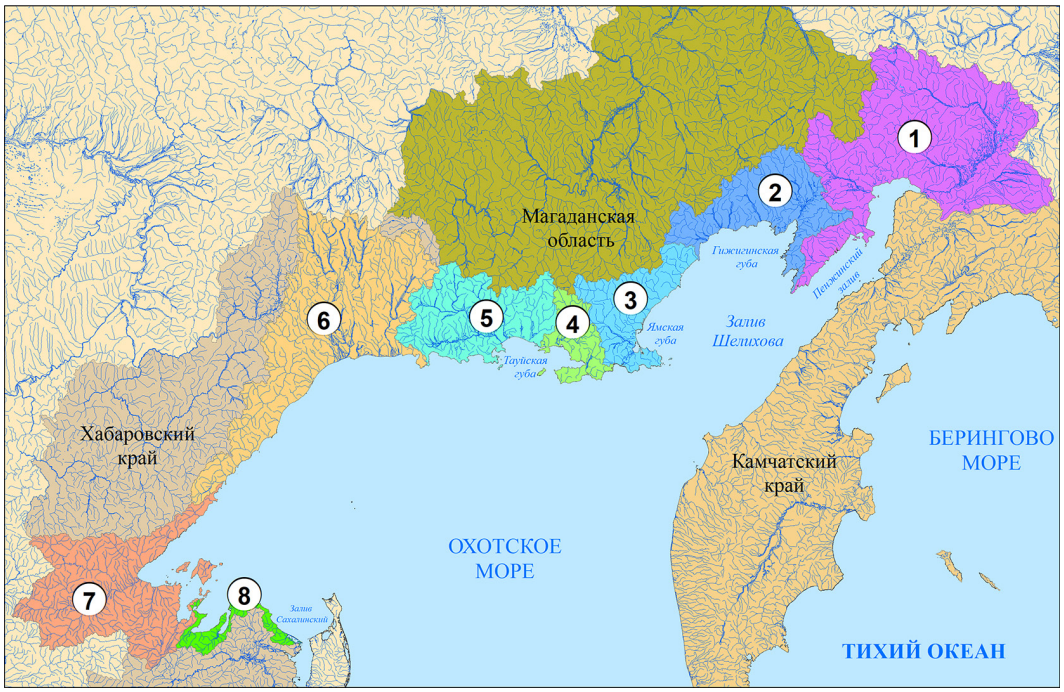

Рис. 12. Карта-схема локальных стад горбуши материкового побережья Охотского моря. Локальное стадо (группы рек): *1* — пенжинское, *2* — гижигинское, *3* — ямское, *4* — ольское, *5* — тауйское, *6* — охотское, *7* — удское (аяно-тугурское), *8* — ульбано-искинское

Fig. 12. Scheme of local stocks for pink salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea. Local stocks, by groups of rivers: *1* — Penzhina, *2* — Gizhiga, *3* — Yama, *4* — Ola, *5* — Tauj, *6* — Okhota, *7* — Uda (Ayan-Tugur area), *8* — Ulban and Iska

анализа для определения границ ее локальных стад. Вместе с тем, исходя из того, что бóльшая часть локальных стад горбуши и кеты совпадают по границам, допустимо для районов, имеющих слабую информационную обеспеченность, использовать структуру локальных стад, разработанных для кеты [Марченко, 2022] (рис. 12).

Сроки и динамика нерестовой миграции. На материковом побережье Охотского моря наиболее рано проходят в реки производители горбуши гижигинского и тауйского локальных стад. Так, в р. Гижига в 2000 гг. гонцы горбуши были отловлены автором в 20 км от устья (метеостанция Липино) 4 июня, а по устному сообщению А.А. Зюлькина, первые производители горбуши подходят в приустьевую часть р. Хаинджа (приток 1-го порядка р. Кава, около 170–175 км от устья р. Тауй) в середине июня.

Несмотря на раннее появление гонцов горбуши в реках, ее массовая миграция начинается значительно позже: в реки гижигинской группы — во II декаде июля, в реки тауйской группы — в конце июня — начале июля. Завершается массовый ход горбуши в реки обеих групп в начале августа (табл. 2).

Завершается ход производителей горбуши в реки гижигинской группы в первых числах сентября, а в реки тауйской группы — в начале октября. Так, согласно результатам работы контрольного невода (ответственный за лов В.В. Волобуев) в р. Тауй в 1973 г. последняя особь горбуши была поймана 2 октября.

Сроки нерестового хода горбуши в реки ямской группы в целом сходны со сроками ее миграции в реки гижигинской группы, а в реки ольской группы — со сроками хода в тауйскую группу рек (табл. 2). При этом массовый ход горбуши ольского локального стада начинается и завершается раньше, чем горбуши тауйского локального стада. Отдельные особи горбуши в реки ольской группы проходят до конца сентября [Ионов, 1987], а в реки ямской группы — до начала ноября. Так, в 1979 г. рыбаки пере-

Таблица 2

Динамика анадромной миграции горбуши в реки материкового побережья Охотского моря, %

Table 2

Dynamics of the pink salmon anadromous migration to the rivers of the continental coast of the Okhotsk Sea, %

Водный объект	Месяц, пятидневка																							
	Июнь						Июль						Август						Сентябрь					
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Пенжинская группа рек																								
Пенжина	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Ед.	Ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Парень	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Ед.	Ед.	Ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Гижигинская группа рек																								
Гижига	0,1	Ед.	1,2	0,5	Ед.	0,4	0,4	3,5	6,1	33,4	31,8	19,8	2,7	0,1	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	–	–	–	–	–
Большая Гарманда	–	–	–	–	0,1	1,4	2,7	7,6	13,0	19,0	19,1	16,8	7,5	5,6	4,9	2,1	0,2	–	–	–	–	–	–	–
Наяхан	–	–	–	–	–	–	1,5	9,1	14,4	23,9	22,6	17,6	9,6	0,8	0,2	0,1	0,2	–	–	–	–	–	–	–
Ямская группа рек																								
Туманы	–	–	–	–	–	–	3,4	10,7	14,9	33,5	21,7	12,3	3,5	Ед.	Ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Тахтояма	–	–	–	–	–	–	0,7	4,1	8,3	10,3	15,7	26,6	16,9	12,5	4,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Иреть	–	–	–	–	–	–	1,7	4,1	7,2	23,1	17,2	27,5	8,9	3,0	7,2	–	–	0,1	–	–	–	–	–	–
Яма	–	–	–	–	–	–	–	17,9	21,7	26,6	19,6	9,1	4,9	0,2	Ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ольская группа рек																								
Кулькуты	–	–	–	–	–	18,9	14,0	18,5	22,5	20,1	5,8	0,1	0,1	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	–	–	–	–	–	–	–
Ола	–	–	–	0,2	8,0	11,6	13,5	13,2	0,7	13,8	12,6	12,7	4,6	3,2	2,6	2,3	0,9	0,1	Ед.	–	–	–	–	–
Тауйская группа рек																								
Армань	–	–	–	–	–	Ед.	1,3	7,6	22,4	2,8	3,8	27,5	19,2	8,8	1,0	0,9	1,1	1,6	1,6	0,4	–	–	–	–
Яна	–	–	–	–	–	5,1	11,5	12,9	16,5	12,8	12,5	11,2	8,0	5,8	1,8	1,1	0,8	Ед.	Ед.	–	–	–	–	–
Тауй	Ед.	Ед.	Ед.	0,1	0,4	3,6	8,9	13,7	19,1	21,1	16,8	10,2	3,3	2,0	0,4	0,2	0,2	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.
Охотская группа рек																								
Иня	–	–	–	–	–	–	–	2,9	8,1	23,2	16,0	23,6	14,6	3,9	4,1	1,4	1,2	1,0	–	–	–	–	–	–
Кухтуй	–	–	–	–	–	–	0,3	0,5	7,0	14,5	17,7	24,6	9,3	6,7	5,7	2,0	3,8	6,4	1,4	0,1	–	–	–	–
Охота	–	–	–	–	–	–	–	0,2	9,6	14,3	9,6	33,9	15,1	7,4	2,6	1,8	2,5	1,1	1,8	–	0,1	–	–	–
Урак	–	–	–	–	–	–	–	–	5,2	6,8	20,5	25,1	21,4	9,4	9,8	1,0	0,3	0,5	Ед.	–	–	–	–	–
Улья	–	–	–	–	–	–	3,3	1,2	13,8	13,1	10,0	20,5	35,5	2,6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Ульбея	–	–	–	–	–	–	–	–	1,0	27,8	17,0	22,1	9,3	1,4	9,6	1,1	9,1	1,3	0,3	–	–	–	–	–
Алдома	–	–	–	–	–	–	–	2,1	1,9	19,5	15,3	8,1	7,6	9,1	8,2	6,2	17,3	4,3	0,4	–	–	–	–	–

Окончание табл. 2
Table 2 finished

Водный объект	Месяц, пятидневка																							
	Июнь						Июль						Август						Сентябрь					
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Удская группа рек																								
Уда	–	–	–	–	–	–	–	–	0,8	8,8	9,0	22,4	15,0	16,4	11,5	5,0	3,1	3,4	0,9	1,3	0,4	0,3	1,7	–
Тугур	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7,4	6,6	12,2	19,5	13,9	35,6	4,8	–	–	–	–	–	–
Ульбано-искинская группа рек																								
Зал. Ульбанский	–	–	–	–	–	–	–	–	1,4	7,7	12,1	14,5	15,0	15,4	17,6	8,9	6,9	0,5	Ед.	Ед.	–	–	–	–
Коль	–	–	–	–	–	–	–	0,5	0,7	11,5	10,9	28,5	13,9	23,9	4,9	0,7	3,9	0,4	0,1	0,1	–	–	–	–
Зал. Сахалинский	–	–	–	–	–	–	–	0,6	2,3	7,7	12,8	22,0	18,4	12,5	10,1	3,6	5,0	5,0	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.

Примечание. Ед. — единичные уловы.

дали в МагаданНИРО пять самок горбуши без брачных изменений, выловленных из-подо льда в р. Тахтояма 7 ноября. При этом не исключено, что горбуша может проходить в реки и в более поздние сроки. Например, во время контрольного лова нагульной сельди в горле Тауйской губы 15 ноября 2001 г. в улове был отмечен половозрелый самец горбуши (длина по Смитту — 54,5 см, масса тела — 2,15 кг).

В сравнении с северными группами рек нерестовая миграция горбуши в реки охотской, удской и ульбано-искинской групп сдвинута в среднем на более поздние сроки. Так, производители горбуши в реках охотской и ульбано-искинской групп появляются в конце июня — начале июля, а их массовый ход начинается в середине июля. Заканчивается массовый ход горбуши в охотской группе в середине августа, в ульбано-искинской группе — в конце августа (табл. 2).

Наиболее поздний нерестовый ход горбуши в регионе в реках удской группы. В р. Уда ее массовый ход охватывает период с середины июля по середину августа, а в р. Тугур — с конца июля по конец августа (табл. 2). Различия в сроках массовой миграции горбуши в данные реки, по-видимому, связаны с гидрологическими особенностями морского прибрежья, которое в приустьевой части р. Уда очищается ото льда и прогревается до оптимальной температуры примерно на декаду раньше, чем в приустьевой зоне р. Тугур. Завершается ход горбуши на нерест в реки охотской, удской и ульбано-искинской групп, как правило, в начале сентября, а отдельные производители проходят в реки до середины — конца сентября (табл. 2).

Рассмотрим биологические показатели горбуши.

Длина и масса тела. Плодовитость. Соотношение полов. Индивидуальные показатели длины и массы тела горбуши материкового побережья Охотского моря варьируют соответственно от 25,4 до 76,0 см и от 0,290 до 3,975 кг при изменчивости средних значений этих показателей в пределах 44,9–49,1 см и 1,116–1,478 кг. Средняя плодовитость горбуши изменяется от 1326 до 1933 икр. Соотношение полов в подходах в целом близко 1 : 1. Преобладание в биологических анализах самцов или самок, как правило, наблюдается в случаях, когда сбор биологического материала не охватывал весь период нерестовой миграции горбуши (табл. 3).

Таблица 3

Биологическая характеристика горбуши материкового побережья Охотского моря

Table 3

Biological characteristics for pink salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Гижигинская группа рек									
Авекова	47,0 ± 0,2 37,5–63,5	45,5 ± 0,1 38,9–51,0	46,2 ± 0,1 37,5–63,5	1,205 ± 0,017 0,520–3,125	1,061 ± 0,007 0,630–1,570	1,132 ± 0,009 0,520–3,125	1601 ± 21 723–3328	51,1	851
Гижига	46,7 ± 0,1 32,0–63,0	45,4 ± 0,1 30,0–60,0	46,0 ± 0,1 30,0–63,0	1,262 ± 0,005 0,400–2,850	1,119 ± 0,002 0,480–2,650	1,180 ± 0,002 0,400–2,850	1531 ± 4 94–3669	57,1	14272
Вар-халам	50,2 ± 0,2 32,5–61,0	47,3 ± 0,1 38,0–53,5	49,1 ± 0,1 32,5–61,0	1,598 ± 0,016 0,400–2,710	1,299 ± 0,011 0,560–1,810	1,478 ± 0,012 0,400–2,710	1776 ± 17 792–5287	40,1	800
Большая Гарманда	46,3 ± 0,1 34,0–59,0	45,0 ± 0,1 36,0–54,7	45,7 ± 0,1 34,0–59,0	1,272 ± 0,006 0,410–3,000	1,131 ± 0,003 0,530–2,110	1,207 ± 0,003 0,410–3,000	1411 ± 6 371–2992	46,3	7669
Наяхан	47,7 ± 0,1 33,0–67,0	45,8 ± 0,1 25,4–60,0	46,6 ± 0,1 25,4–67,0	1,328 ± 0,005 0,500–2,830	1,159 ± 0,003 0,543–2,470	1,235 ± 0,003 0,500–2,830	1509 ± 5 94–3520	55,7	8326
Вилига	46,0 ± 0,1 35,5–57,0	44,9 ± 0,1 37,0–53,0	45,4 ± 0,1 35,5–57,0	1,212 ± 0,009 0,490–2,310	1,101 ± 0,005 0,570–1,820	1,149 ± 0,005 0,490–2,310	1554 ± 8 268–4526	56,5	2644
Среднее	**46,9 ± 0,1 32,0–67,0**	**45,4 ± 0,1 25,4–60,0**	**46,1 ± 0,1 25,4–67,0**	**1,284 ± 0,003 0,400–3,125**	**1,132 ± 0,002 0,480–2,650**	**1,203 ± 0,002 0,400–3,125**	**1513 ± 3 94–5287**	**53,7**	**34562**
Ямская группа рек									
Туманы	48,5 ± 0,1 33,5–64,0	46,2 ± 0,1 38,7–54,5	47,4 ± 0,1 33,5–64,0	1,381 ± 0,011 0,478–2,900	1,182 ± 0,007 0,582–2,030	1,287 ± 0,007 0,478–2,900	1933 ± 24 776–4860	47,4	2149
Яма	48,9 ± 0,1 34,5–64,0	47,1 ± 0,1 36,5–66,0	48,0 ± 0,1 34,5–66,0	1,443 ± 0,007 0,565–3,305	1,244 ± 0,004 0,595–2,255	1,338 ± 0,004 0,565–3,305	1605 ± 6 631–3175	53,0	5231
Среднее	**48,8 ± 0,1 33,5–64,0**	**46,9 ± 0,1 36,5–66,0**	**47,8 ± 0,1 33,5–66,0**	**1,423 ± 0,006 0,478–3,305**	**1,227 ± 0,003 0,582–2,255**	**1,323 ± 0,004 0,478–3,305**	**1657 ± 7 631–4860**	**51,3**	**7380**
Ольская группа рек									
Сиглан	45,7 ± 0,1 34,0–58,5	45,3 ± 0,1 35,0–53,0	45,5 ± 0,1 34,0–58,5	1,163 ± 0,011 0,430–2,490	1,075 ± 0,006 0,450–1,700	1,116 ± 0,006 0,430–2,490	1470 ± 9 525–2796	53,1	1878
Куль-куты	48,5 ± 0,1 34,0–63,5	46,4 ± 0,1 31,0–60,5	47,4 ± 0,1 31,0–63,5	1,275 ± 0,005 0,369–2,958	1,094 ± 0,003 0,499–2,040	1,181 ± 0,003 0,369–2,958	1422 ± 4 191–3774	51,7	9908
Ола	48,7 ± 0,1 34,0–66,0	46,7 ± 0,1 34,0–65,0	47,7 ± 0,1 34,0–66,0	1,389 ± 0,004 0,340–3,500	1,191 ± 0,002 0,402–2,580	1,286 ± 0,003 0,340–3,500	1466 ± 4 55–3234	52,4	18227
Среднее	**48,4 ± 0,1 34,0–66,0**	**46,5 ± 0,1 31,0–65,0**	**47,4 ± 0,1 31,0–66,0**	**1,332 ± 0,003 0,340–3,500**	**1,149 ± 0,002 0,402–2,580**	**1,237 ± 0,002 0,340–3,500**	**1450 ± 3 55–3774**	**52,1**	**30013**
Тауйская группа рек									
Армань	49,4 ± 0,1 32,0–65,5	46,4 ± 0,1 36,0–58,0	48,0 ± 0,1 32,0–65,5	1,482 ± 0,007 0,485–3,764	1,192 ± 0,004 0,490–2,315	1,346 ± 0,005 0,485–3,764	1487 ± 5 360–2778	46,7	5947
Яна	49,5 ± 0,1 32,5–65,5	46,9 ± 0,1 33,0–76,0	48,2 ± 0,1 32,5–76,0	1,508 ± 0,006 0,290–3,520	1,249 ± 0,003 0,430–2,700	1,378 ± 0,004 0,290–3,520	1474 ± 4 279–3105	49,7	12583
Тауй	48,4 ± 0,1 32,0–65,5	46,6 ± 0,1 33,5–62,0	47,4 ± 0,1 32,0–65,5	1,411 ± 0,004 0,290–3,250	1,226 ± 0,002 0,421–3,125	1,313 ± 0,002 0,290–3,250	1473 ± 3 132–4590	53,0	24291
Моты-клейка	47,6 ± 0,1 32,0–62,0	46,7 ± 0,1 35,0–57,0	47,1 ± 0,1 32,0–62,0	1,308 ± 0,010 0,360–3,120	1,172 ± 0,005 0,380–2,300	1,234 ± 0,005 0,360–3,120	1523 ± 7 376–2865	54,8	3650
Улукан	49,8 ± 0,3 40,0–61,5	47,4 ± 0,2 38,5–52,5	48,9 ± 0,2 38,5–61,5	1,255 ± 0,072 1,010–1,550	1,168 ± 0,060 1,050–1,320	1,226 ± 0,052 1,010–1,550	1326 ± 41 768–1712	37,0	349
Быст-руха	50,7 ± 0,3 40,0–62,0	47,8 ± 0,2 38,0–56,0	49,0 ± 0,2 38,0–62,0	1,384 ± 0,023 0,550–2,450	1,205 ± 0,013 0,580–2,100	1,280 ± 0,013 0,550–2,450	1572 ± 24 264–3793	57,8	606
Среднее	**48,9 ± 0,1 32,0–65,5**	**46,7 ± 0,1 33,0–76,0**	**47,8 ± 0,1 32,0–76,0**	**1,439 ± 0,003 0,290–3,764**	**1,221 ± 0,001 0,380–3,125**	**1,327 ± 0,002 0,290–3,764**	**1478 ± 2 132–4590**	**51,4**	**47426**

Окончание табл. 3
Table 3 finished

Река	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	Доля самок, %	N, экз.
	Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола			
Охотская группа рек									
Иня	45,8 ± 0,4 37,5–54,4	43,9 ± 0,2 39,5–48,4	44,9 ± 0,2 37,5–54,4	1,339 ± 0,043 0,610–2,530	1,096 ± 0,019 0,720–1,630	1,218 ± 0,025 0,610–2,530	1386 ± 28 925–2201	50,0	200
Кухтуй	47,5 ± 0,1 33,5–62,8	45,9 ± 0,1 35,2–57,4	46,6 ± 0,1 33,5–62,8	1,398 ± 0,004 0,430–3,400	1,221 ± 0,002 0,428–2,560	1,302 ± 0,002 0,428–3,400	1559 ± 3 170–3450	54,1	20824
Охота	48,0 ± 0,1 37,0–59,3	46,1 ± 0,1 35,0–59,0	47,0 ± 0,1 35,0–59,3	1,431 ± 0,010 0,560–3,000	1,219 ± 0,005 0,600–2,790	1,317 ± 0,006 0,560–3,000	1537 ± 8 302–2880	53,1	3268
Улья	48,0 ± 0,1 34,7–60,5	46,3 ± 0,1 32,4–53,4	47,1 ± 0,1 32,4–60,5	1,474 ± 0,014 0,540–3,100	1,281 ± 0,008 0,630–2,200	1,375 ± 0,008 0,540–3,100	1556 ± 9 536–3565	51,1	2078
Чиль-чикан	48,0 ± 0,7 34,0–60,0	44,4 ± 0,4 40,0–51,0	46,4 ± 0,4 34,0–60,0	1,601 ± 0,065 0,590–3,030	1,166 ± 0,031 0,850–1,740	1,410 ± 0,045 0,590–3,030	1623 ± 39 1236–2262	44,0	100
Толмот	47,3 ± 0,6 37,0–58,0	44,9 ± 0,4 40,0–50,0	46,3 ± 0,4 37,0–58,0	1,508 ± 0,063 0,480–2,960	1,256 ± 0,039 0,770–1,770	1,405 ± 0,042 0,480–2,960	1609 ± 47 1035–2065	41,0	100
Аме-рикан	46,8 ± 0,7 35,0–57,0	44,9 ± 0,3 40,0–50,0	45,9 ± 0,4 35,0–57,0	1,433 ± 0,068 0,560–2,500	1,202 ± 0,032 0,770–1,800	1,320 ± 0,040 0,560–2,500	1724 ± 42 1085–2373	49,0	100
Алдома	49,7 ± 0,2 33,5–66,0	46,2 ± 0,1 39,5–62,5	48,1 ± 0,2 33,5–66,0	1,582 ± 0,023 0,305–3,975	1,235 ± 0,012 0,680–1,965	1,420 ± 0,015 0,305–3,975	1569 ± 13 550–2219	46,7	705
Среднее	**47,6 ± 0,1 33,5–66,0**	**45,9 ± 0,1 32,4–62,5**	**46,7 ± 0,1 32,4–66,0**	**1,414 ± 0,004 0,305–3,975**	**1,225 ± 0,002 0,428–2,790**	**1,313 ± 0,002 0,305–3,975**	**1556 ± 2 170–3565**	**53,4**	**27375**
Удская группа рек									
Уда	48,3 ± 0,3 38,0–60,0	47,2 ± 0,2 40,0–53,5	47,8 ± 0,2 38,0–60,0	1,290 ± 0,026 0,582–2,625	1,180 ± 0,017 0,686–1,836	1,240 ± 0,017 0,582–2,625	1482 ± 17 239–2063	45,1	359
Тугур	48,2 ± 0,3 36,0–60,5	46,5 ± 0,2 39,0–61,5	47,4 ± 0,2 36,0–61,5	1,315 ± 0,024 0,550–2,850	1,173 ± 0,022 0,600–3,035	1,252 ± 0,017 0,550–3,035	1484 ± 22 743–2406	44,4	513
Иткан	45,9 ± 0,2 36,5–60,0	45,4 ± 0,1 38,0–54,5	45,6 ± 0,1 36,5–60,0	1,203 ± 0,018 0,495–2,510	1,125 ± 0,010 0,610–1,985	1,164 ± 0,011 0,495–2,510	1433 ± 12 558–2530	49,4	672
Среднее	**47,2 ± 0,2 36,0–60,5**	**46,1 ± 0,1 38,0–61,5**	**46,7 ± 0,1 36,0–61,5**	**1,263 ± 0,013 0,495–2,850**	**1,153 ± 0,009 0,600–3,035**	**1,211 ± 0,008 0,495–3,035**	**1458 ± 9 239–2530**	**46,8**	**1544**
Ульбано-искинская группа рыб									
Иска	45,5 ± 0,3 33,0–64,0	45,1 ± 0,2 36,0–55,0	45,3 ± 0,2 33,0–64,0	1,155 ± 0,023 0,320–2,950	1,094 ± 0,014 0,490–1,930	1,127 ± 0,014 0,320–2,950	–	46,0	792
Коль	47,4 ± 0,1 31,0–61,3	46,1 ± 0,1 36,6–57,3	46,8 ± 0,1 31,0–61,3	1,260 ± 0,008 0,450–3,140	1,141 ± 0,005 0,540–2,245	1,205 ± 0,005 0,450–3,140	1411 ± 6 506–2775	46,6	4195
Среднее	**47,1 ± 0,1 31,0–64,0**	**45,9 ± 0,1 36,0–57,3**	**46,5 ± 0,1 31,0–64,0**	**1,243 ± 0,008 0,320–3,140**	**1,133 ± 0,005 0,490–2,245**	**1,192 ± 0,005 0,320–3,140**	**1411 ± 5 506–2775**	**46,5**	**4987**
Материковое побережье Охотского моря									
Среднее	**48,0 ± 0,1 31,0–67,0**	**46,2 ± 0,1 25,4–76,0**	**47,1 ± 0,1 25,4–76,0**	**1,369 ± 0,002 0,290–3,975**	**1,185 ± 0,001 0,380–3,125**	**1,273 ± 0,001 0,290–3,975**	**1504 ± 1 55–5287**	**52,3**	**153287**

Примечание. Здесь и далее: над чертой арифметическая средняя ± ошибка арифметической средней; под чертой — пределы варьирования признака.

Как правило, горбуша ряда нечетных лет крупнее и имеет более высокую плодовитость, чем горбуша ряда четных лет. Не исключено, что бóльший репродукционный потенциал горбуши ряда нечетных лет является одной из причин, предопределяющих ее доминирование по численности в регионе. При этом в реках Большая Гарманда, Яма, Сиглан, Мотыклейка, Быструха и Алдома, наоборот, более крупная горбуша приходит на нерест в ряду четных лет. Хотя в р. Алдома в ряду четных лет горбуша крупнее, чем в ряду нечетных лет, но имеет более низкую среднюю плодовитость (табл. 4).

В отдельные годы у горбуши материкового побережья Охотского моря исследователи [Голованов, 1982; Волобуев и др., 1998] отмечали клинальную изменчивость

Таблица 4

Средние значения длины и массы тела горбуши материкового побережья Охотского моря рядов нечетных и четных лет

Table 4

Average body length and weight of pink salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea

Группа рек	Река	Длина тела по Смитту, см		Масса тела, кг		ИАП, икр.	
		Нечетный	Четный	Нечетный	Четный	Нечетный	Четный
Гижигинская	Авекова	–	46,2	–	1,13	–	1601
	Гижига	46,2	45,5	1,21	1,13	1562	1472
	Вархалам	49,1	–	1,48	–	1776	–
	Большая Гарманда	46,0	45,4	1,21	1,20	1400	1421
	Наяхан	47,3	45,7	1,28	1,17	1556	1447
	Вилига	45,8	44,7	1,17	1,12	1606	1491
Ямская	Туманы	48,6	46,1	1,36	1,21	1975	1532
	Яма	47,8	48,2	1,31	1,36	1601	1608
Ольская	Сиглан	45,1	46,1	1,10	1,14	1479	1456
	Кулькуты	48,1	46,6	1,24	1,11	1482	1361
	Ола	48,2	47,0	1,33	1,24	1501	1409
Тауйская	Армань	48,7	47,2	1,39	1,30	1532	1455
	Яна	48,5	47,7	1,40	1,35	1544	1400
	Тауй	48,1	46,8	1,36	1,27	1509	1436
	Мотыклейка	46,2	47,8	1,12	1,31	1475	1576
	Улукан	48,9	–	1,23	–	1326	–
	Быструха	48,5	49,9	1,29	1,27	1692	1295
Охотская	Иня	–	44,9	–	1,22	–	1386
	Кухтуй	47,0	46,1	1,32	1,27	1590	1519
	Охота	47,5	45,4	1,35	1,22	1583	1453
	Улья	48,7	45,4	1,50	1,24	1701	1402
	Чильчикан	–	46,4	–	1,41	–	1623
	Толмот	–	46,3	–	1,40	–	1609
	Американ	–	45,9	–	1,32	–	1724
	Алдома	47,9	48,9	1,40	1,55	1578	1507
Удская	Уда	47,8	–	1,24	–	1482	–
	Тугур	49,8	46,7	1,39	1,22	1707	1393
	Иткан	–	45,6	–	1,16	–	1433
Ульбано-искинская	Иска	47,8	44,2	1,33	1,04	–	–
	Коль	48,2	45,1	1,29	1,09	1499	1304
Среднее		**47,6**	**46,5**	**1,31**	**1,23**	**1546**	**1452**

линейно-весовых показателей в направлении северо-восток — юго-запад. Вместе с тем географическая изменчивость средней массы тела горбуши связана с протяженностью ее нерестовых рек. У горбуши региона функциональная зависимость «длина реки — средняя масса тела» представлена тремя кривыми регрессии (рис. 13, А), а функциональную зависимость «длина реки — относительная плодовитость» описывают две кривые регрессии (рис. 13, Б).

В основе выявленных функциональных зависимостей лежат различия в уровне затрат энергии на преодоление расстояния от устья рек до нерестилищ в условиях выраженного течения [Kinnison et al., 2001; Crossin et al., 2004], локальные особенности условий размножения [Кирпичников, 1979; Коновалов, Шевляков, 1980] и нерестового поведения [Tautz, 1977; Чебанов, 1986; Foote, 1988; Fleming, Gross, 1994; Steen, Quinn, 1999].

Темпоральная структура нерестового хода. Подходы горбуши различных темпоральных группировок на нерест прослеживаются по изменению качественных

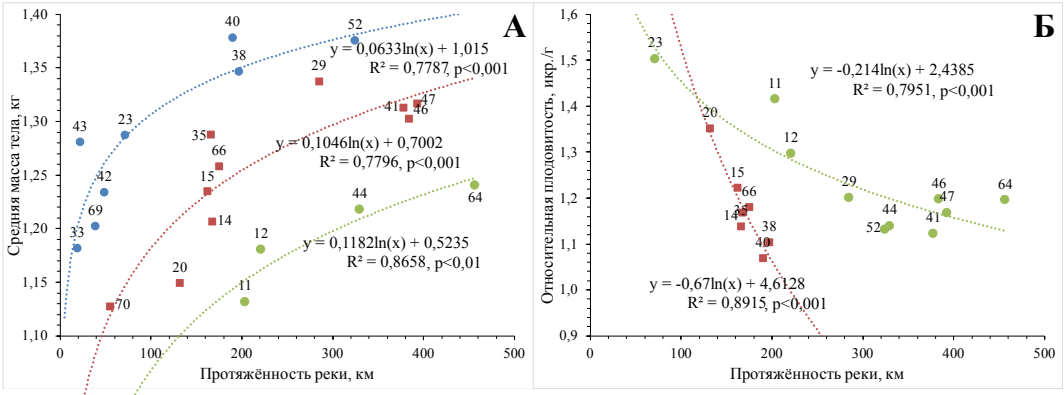

Рис. 13. Зависимость массы тела (**А**) и относительной плодовитости (**Б**) горбуши материкового побережья Охотского моря от протяженности нерестовых рек. Нумерация рек соответствует приведенной на рис. 1

Fig. 13. Correlation of body weight (**А**) and relative fecundity (**Б**) for pink salmon on the continental coast of the Okhotsk Sea with the length of spawning rivers. Numbering of the rivers corresponds to Figure 1

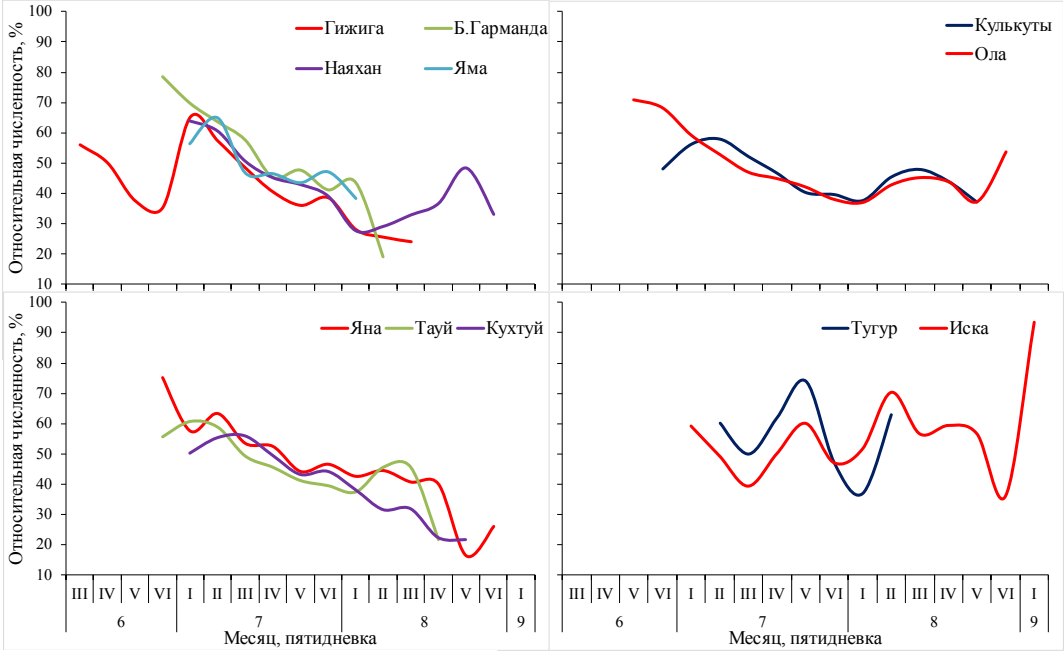

Рис. 14. Динамика доли самцов горбуши на протяжении нерестовой миграции

Fig. 14. Dynamics of the pink salmon males portion during the spawning migration

показателей, и в первую очередь по динамике соотношения полов [Иванков, 1967]. На протяжении нерестовой миграции горбуши в реки материкового побережья Охотского моря соотношение полов неоднократно меняется. При этом в разных реках региона переломы в динамике соотношения полов горбуши на протяжении ее хода либо совпадают, либо проходят в близкие сроки (рис. 14).

Темпоральную неоднородность горбуши в регионе подтверждает изменчивость ее габитуса на протяжении нерестового потока. Так, на дендрограммах морфометрического сходства в обоих поколениях горбуши формируются обособленные кластеры, которые ежегодно проявляются практически в одни и те же сроки (рис. 15, табл. 5).

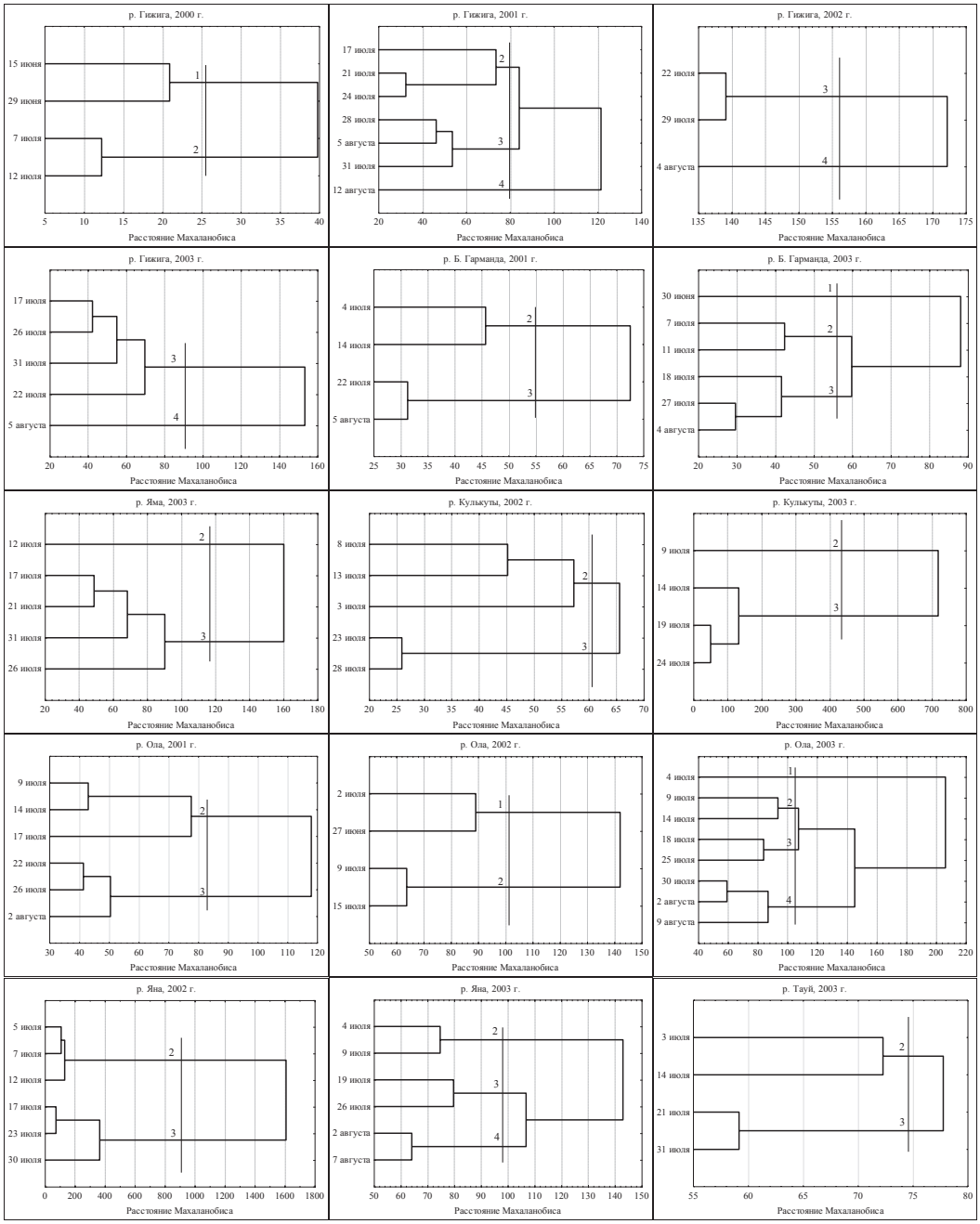

Рис. 15. Дендрограммы морфометрического сходства выборок горбуши. Темпоральные группировки: *1* — июньская, *2* — ранняя июльская, *3* — поздняя июльская, *4* — августовская

Fig. 15. Tree diagrams of morphometric similarity for samples of pink salmon. Temporal groups of pink salmon: *1* — June, *2* — early July, *3* — late July, *4* — August

У горбуши материкового побережья Охотского моря, как правило, наименьшими средними размерами тела характеризуются рыбы июньского, а наибольшими — августовского ходов. В то же время рыбы ранней и поздней июльских темпоральных группировок слабо различаются по средним значениям линейно-весовых показателей (табл. 6).

Таблица 5

Квадраты расстояний Махаланобиса между центроидами темпоральных группировок горбуши (ниже диагонали) и F-значения удаленности центроидов друг от друга (выше диагонали)

Table 5

Squares of Mahalanobis distance between the centroids of pink salmon temporal groups (below the diagonal line) and F-values of centroids remoteness (above the diagonal line)

Темпоральная группировка	Июньская	Ранняя июльская	Поздняя июльская	Августовская
2000 г.				
Р. Гижига				
Июньская		9,02*	–	–
Ранняя июльская	3,64		–	–
2001 г.				
Р. Гижига				
Ранняя июльская	–		10,56*	11,88*
Поздняя июльская	–	4,27		4,10**
Августовская	–	15,15	5,32	
Р. Большая Гарманда				
Ранняя июльская	–		14,51*	–
Поздняя июльская	–	4,47		–
Р. Ола				
Ранняя июльская	–		24,94*	–
Поздняя июльская	–	6,88		–
2002 г.				
Р. Гижига				
Поздняя июльская	–		19,99*	–
Августовская	–	15,82		–
Р. Большая Гарманда				
Июньская		15,13*	5,67*	–
Ранняя июльская	14,17		21,44*	–
Поздняя июльская	7,03	20,08		–
Р. Кулькуты				
Ранняя июльская	–		10,64*	–
Поздняя июльская	–	3,44		–
Р. Ола				
Июньская		14,66*	–	–
Ранняя июльская	8,03		–	–
Р. Яна				
Ранняя июльская	–		10,20*	–
Поздняя июльская	–	4,75		–
2003 г.				
Р. Гижига				
Поздняя июльская	–	–		11,33*
Августовская	–	–	6,92	
Р. Большая Гарманда				
Июньская		–	5,41*	9,10*
Ранняя июльская	3,13		–	2,99**
Поздняя июльская	4,64	0,98		–
Р. Яма				
Ранняя июльская	–		6,07*	–
Поздняя июльская	–	6,30		–
Р. Кулькуты				
Ранняя июльская	–		12,21*	–
Поздняя июльская	–	4,26		–

Окончание табл. 5
Table 5 finished

Темпоральная группировка	Июньская	Ранняя июльская	Поздняя июльская	Августовская
Р. Ола				
Июньская		12,67*	24,68*	41,59*
Ранняя июльская	4,00		8,23*	19,17*
Поздняя июльская	9,93	2,43		11,21*
Августовская	14,50	4,64	3,68	
Р. Яна				
Ранняя июльская	–		14,59*	22,91*
Поздняя июльская	–	4,60		6,43*
Августовская	–	13,74	3,77	
Р. Тауй				
Ранняя июльская	–		28,01*	–
Поздняя июльская	–	1,92		–

* Различия достоверны при $p < 0,001$.
** Различия достоверны при $p < 0,01$.

Для горбуши материкового побережья Охотского моря характерны более крупные размеры самцов по сравнению с самками (см. табл. 3). Однако у горбуши июньской формы, воспроизводящейся в реках Гижига и Большая Гарманда, самки характеризуются большей длиной тела в сравнении с самцами. При этом в р. Гижига самцы и самки июньской формы горбуши практически не различаются по массе тела, а в р. Большая Гарманда масса тела самцов незначительно больше, чем у самок (табл. 6).

Общей характеристикой темпоральных группировок горбуши материкового побережья Охотского моря является снижение средней плодовитости на протяжении нерестовой миграции. Исключение составляет горбуша р. Гижига, у которой средняя плодовитость последовательно проходящих на нерест темпоральных группировок возрастает (табл. 6).

Различия темпоральных группировок горбуши по качественным показателям, по-видимому, связаны с условиями воспроизводства, т.е. имеют такую же природу, как и описанные выше функциональные зависимости. Так, согласно литературным данным [Коновалов, Шевляков, 1980; Иванков, 1984, 1991, 1997] на мелководных нерестилищах успешно выживают и нерестятся небольшие по размерам и низкотелые особи, тогда как на глубоководных нерестилищах преимущество получают крупные и высокотелые рыбы, т.е. в зависимости от гидрологического режима нерестилищ присутствует дифференцированное участие особей в воспроизводстве следующего поколения. Дифференцированному воспроизводству способствует нерестовое поведение рыб, направленное на выбор крупных партнеров [Чебанов, 1986; Foote, Larkin, 1988; Fleming, Gross, 1994]. При этом особи, нерестующие на мелководных и глубоководных нерестилищах в первую очередь будут различаться габитусом, а во вторую — размерами тела, так как вероятность наследуемости длины тела не превышает 0,3, а наследуемости габитуальных особенностей выше — 0,4–0,5 [Кирпичников, 1979].

Варьирование средней плодовитости горбуши различных темпоральных группировок, вероятно, связано со скоростью течения на нерестилищах. Известно [Семко, 1939; Воловик и др., 1972], что мелководные нерестилища горбуши, расположенные в верховьях рек или в среднем течении рек горного типа, характеризуются более высокой скоростью течения, чем глубокие нерестилища, расположенные в среднем и нижнем течении рек предгорного и равнинного типов. Соответственно, с увеличением скорости течения возрастает доля икры, вымываемой речным потоком [Рухлов, 1968]. Рост плодовитости горбуши в таком случае является компенсацией повышенной смертности.

Таблица 6

Биологическая характеристика темпоральных группировок горбуши материкового побережья Охотского моря

Table 6

Biological characteristics for the pink salmon temporal groups on the continental coast of the Okhotsk Sea

Река	Темпоральная группировка	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИАП, икр.	N, экз.
		Самцы	Самки	Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола		
Гижига	Июньская	42,6 ± 0,5 36,0–51,5	43,3 ± 0,4 38,5–49,0	42,8 ± 0,3 36,0–51,5	0,961 ± 0,039 0,556–1,800	0,966 ± 0,031 0,678–1,334	0,963 ± 0,026 0,556–1,800	1290 ± 38 911–1905	73
	Ранняя июльская	45,4 ± 0,2 32,1–55,5	44,1 ± 0,1 38,0–51,0	44,8 ± 0,1 32,1–55,5	1,171 ± 0,018 0,427–2,206	1,070 ± 0,010 0,626–1,828	1,121 ± 0,011 0,427–2,206	1448 ± 17 680–2352	588
	Поздняя июльская	45,6 ± 0,3 35,0–61,0	44,4 ± 0,2 32,0–56,0	44,9 ± 0,2 32,0–61,0	1,148 ± 0,023 0,557–2,630	1,067 ± 0,012 0,573–1,930	1,101 ± 0,012 0,557–2,630	1593 ± 17 626–2940	500
	Августовская	45,2 ± 0,6 40,0–63,0	45,7 ± 0,4 40,0–60,0	45,5 ± 0,3 40,0–63,0	1,084 ± 0,035 0,673–1,837	1,110 ± 0,019 0,760–1,511	1,101 ± 0,017 0,673–1,837	1660 ± 19 1128–2211	125
Большая Гарманда	Июньская	43,7 ± 0,8 38,0–51,5	44,1 ± 1,0 41,3–46,0	43,8 ± 0,7 38,0–51,5	1,132 ± 0,059 0,810–1,850	1,083 ± 0,122 0,890–1,410	1,124 ± 0,052 0,810–1,850	–	25
	Ранняя июльская	47,4 ± 0,2 36,0–57,5	44,8 ± 0,1 39,0–51,5	46,4 ± 0,1 36,0–57,5	1,424 ± 0,020 0,620–3,000	1,145 ± 0,013 0,720–1,980	1,320 ± 0,015 0,620–3,000	1579 ± 19 966–2992	549
	Поздняя июльская	45,9 ± 0,3 37,8–57,0	43,9 ± 0,2 36,5–50,5	44,7 ± 0,2 36,5–57,0	1,279 ± 0,025 0,630–2,230	1,089 ± 0,013 0,600–1,670	1,169 ± 0,014 0,600–2,230	1481 ± 16 824–2616	375
Яма	Ранняя июльская	49,2 ± 0,6 42,0–54,5	46,0 ± 0,2 42,5–50,5	47,1 ± 0,3 42,0–54,5	1,560 ± 0,062 0,945–2,375	1,192 ± 0,020 0,830–1,710	1,319 ± 0,031 0,830–2,375	1577 ± 32 990–2208	100
	Поздняя июльская	48,3 ± 0,4 37,0–62,5	46,4 ± 0,2 38,0–66,0	47,3 ± 0,2 37,0–66,0	1,448 ± 0,033 0,640–2,500	1,218 ± 0,016 0,640–1,790	1,320 ± 0,018 0,640–2,500	1566 ± 19 631–2259	320
Кулькуты	Ранняя июльская	50,3 ± 0,3 40,5–61,0	47,7 ± 0,2 40,0–52,0	49,1 ± 0,2 40,0–61,0	1,439 ± 0,030 0,713–2,733	1,176 ± 0,015 0,663–1,542	1,319 ± 0,019 0,663–2,733	1501 ± 29 788–2324	275
	Поздняя июльская	50,9 ± 0,3 39,0–63,0	48,1 ± 0,2 40,0–54,0	49,5 ± 0,2 39,0–63,0	1,423 ± 0,031 0,662–2,697	1,183 ± 0,014 0,626–1,694	1,298 ± 0,018 0,626–2,697	1497 ± 20 191–2022	385
Ола	Июньская	47,0 ± 0,4 38,0–63,0	45,6 ± 0,3 40,0–53,0	46,5 ± 0,3 38,0–63,0	1,413 ± 0,047 0,800–3,500	1,217 ± 0,024 0,810–1,700	1,347 ± 0,033 0,800–3,500	1627 ± 32 1256–2194	173
	Ранняя июльская	48,7 ± 0,2 38,5–58,0	46,0 ± 0,1 37,0–53,0	47,3 ± 0,1 37,0–58,0	1,422 ± 0,023 0,607–2,660	1,169 ± 0,012 0,640–2,110	1,292 ± 0,014 0,607–2,660	1533 ± 15 790–2172	500
	Поздняя июльская	48,5 ± 0,3 39,0–57,0	46,3 ± 0,1 39,0–54,0	47,1 ± 0,2 39,0–57,0	1,388 ± 0,032 0,652–2,500	1,198 ± 0,014 0,684–2,110	1,265 ± 0,015 0,652–2,500	1449 ± 19 244–2341	399
	Августовская	48,9 ± 0,5 39,0–59,0	47,0 ± 0,2 38,0–55,0	47,6 ± 0,2 38,0–59,0	1,465 ± 0,050 0,610–2,550	1,322 ± 0,024 0,500–2,020	1,366 ± 0,023 0,500–2,550	1377 ± 24 169–2332	227

Яна	Ранняя июльская	49,4 ± 0,2 33,0–59,5	47,0 ± 0,1 40,5–54,0	48,2 ± 0,1 33,0–59,5	1,462 ± 0,018 0,430–2,760	1,239 ± 0,010 0,740–2,632	1,355 ± 0,011 0,430–2,760	1537 ± 15 490–2362	948
	Поздняя июльская	49,6 ± 0,3 37,1–59,1	47,5 ± 0,1 42,1–59,3	48,3 ± 0,1 37,1–59,3	1,471 ± 0,027 0,544–2,988	1,229 ± 0,010 0,524–1,858	1,326 ± 0,013 0,524–2,988	1511 ± 15 693–2900	593
	Августовская	50,2 ± 0,2 36,7–65,5	46,8 ± 0,1 39,5–55,5	48,7 ± 0,2 36,7–65,5	1,543 ± 0,027 0,568–3,074	1,223 ± 0,014 0,622–2,226	1,397 ± 0,017 0,568–3,074	1442 ± 15 501–2395	791
Тауй	Ранняя июльская	50,4 ± 0,3 42,0–61,0	47,4 ± 0,2 43,0–55,0	49,1 ± 0,2 42,0–61,0	1,489 ± 0,030 0,910–2,880	1,215 ± 0,016 0,866–1,585	1,375 ± 0,021 0,866–2,880	1501 ± 22 968–2012	250
	Поздняя июльская	51,6 ± 0,4 43,0–65,5	48,4 ± 0,2 34,7–54,0	49,7 ± 0,2 34,7–65,5	1,676 ± 0,036 0,865–2,995	1,387 ± 0,017 0,885–2,165	1,504 ± 0,020 0,865–2,995	1314 ± 20 743–2237	300

Заключение

На материковом побережье Охотского моря наиболее урожайной является горбуша линии нечетных лет. Колебания численности горбуши в регионе связаны с изменениями климата. Так, деградации ее запасов были вызваны похолоданиями: смертность горбуши в эмбрионально-личиночный период возрастала из-за экстремального снижения речного стока и последующего промерзания нерестовых бугров, а в ранний морской период — из-за задержки прогрева вод морского прибрежья во время фенологической весны. При этом квазидвухлетняя изменчивость атмосферных процессов была причиной, по которой в 2000–2012 гг. запасы горбуши в ряду четных лет снизились до депрессионного уровня, а в ряду нечетных лет оставались на высоком уровне. Поэтому мониторинг состояния запасов горбуши и прогнозирование их изменений необходимо выполнять раздельно для поколений четных и нечетных лет.

На основании динамики численности подходов на материковом побережье Охотского моря выделены восемь локальных стад горбуши: пенжинское, гижигинское, ямское, ольское, тауйское, охотское, удское (аяно-тугурское) и ульбано-искинское.

В регионе наблюдается клинальная изменчивость сроков массового хода горбуши на нерест. Наиболее рано она проходит в реки гижигинского, ямского, ольского и тауйского стад — с конца июня — начала июля по конец июля — начало августа. Позже — с середины июля по август включительно — в реки охотского, удского (аяно-тугурского) и ульбано-искинского стад.

Индивидуальные показатели длины и массы тела горбуши материкового побережья Охотского моря и ее плодовитость варьируют соответственно от 25,4 до 76,0 см, от 0,290 до 3,975 кг и от 1326 до 1933 икр. Географическая изменчивость средней массы тела горбуши связана с протяженностью ее нерестовых рек. Соотношение полов в подходах в целом близко 1 : 1. Как правило, горбуша ряда нечетных лет крупнее и имеет более высокую плодовитость, чем горбуша ряда четных лет.

Нерестовый ход горбуши имеет выраженную темпоральную структуру. Подходы различных темпоральных группировок в первую очередь прослеживаются по динамике соотношения полов производителей, а также изменению их габитуса. На этом основании выделены четыре темпоральные группировки: июньская, ранняя июльская, поздняя июльская, августовская. Горбуша июньского хода, как правило, характеризуется наименьшими, а августовского — наибольшими размерами тела. Рыбы ранней и поздней июльских темпоральных группировок слабо различаются по средним показателям длины и массы тела. Различия

темпоральных группировок по качественным показателям, по-видимому, связаны с условиями размножения.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор выражает свою искреннюю благодарность сотрудникам Магаданского и Хабаровского филиалов ВНИРО, Охотского филиала Главрыбвода, Охотского и Амурского территориальных управлений Росрыболовства, Института биологических проблем Севера ДВО РАН, участвовавшим в сборе материалов по горбуше материкового побережья Охотского моря, а также предоставившим данные для настоящей работы, а также глубокую признательность С.Е. Кульбачному (ХабаровскНИРО) и Е.А. Кирилловой (КамчатНИРО) за ценные советы и замечания, учтенные в процессе работы над статьей.

The author is sincerely thankful to the staff of Magadan and Khabarovsk branches of VNIRO, Okhotsk branch of Glavrybvod, and Okhotsk and Amur regional departments of the Federal Agency of Fishery for collection of the data on chum salmon spawning on the continental coast of the Okhotsk Sea and the data submission for this study. The author appreciates valuable advices and remarks for the article from S.E. Kulbachny (KhabarovskNIRO) and E.A. Kirillova (KamchatNIRO, IPEE RAS).

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена по личной инициативе, без дополнительного финансирования.

The study was initiated personally, without additional funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

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

Список литературы

Акимов Л.М. Анализ жесткости климатических условий Белгородской области в зимний период // Вестн. ВГУ. Сер.: География. Геоэкология. — 2012. — № 2. — С. 76–80.

Аржакова С.К. Зимний сток рек криолитозоны России : моногр. — СПб. : РГГМУ, 2001. — 209 с.

Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Кузнецов С.А., Ракитина М.В. Распределение, размерно-весовая характеристика и питание молоди лососевых рыб в прибрежной зоне Тауйской губы Охотского моря // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе : сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1994а. — Вып. 308. — С. 42–54.

Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Чевризов Б.П., Карасев А.Н. Условия формирования, структура распределения кормовой базы молоди лососевых рыб в Тауйской губе Охотского моря // Биологические основы развития лососеводства в Магаданском регионе : сб. науч. тр. ГосНИОРХ. — 1994б. — Вып. 308. — С. 25–41.

Афанасьев Н.Н., Чернявский В.И., Михайлов В.И., Карасев А.Н. Экологический потенциал воспроизводства лососей Тауйской губы Охотского моря // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана : тез. докл. Всесоюз. конф. — Владивосток : ТИНРО-центр, 1991. — С. 78–80.

Булыгина О.Н., Коршунова Н.Н., Разуваев В.Н. Специализированные массивы данных для климатических исследований // Тр. ВНИИГМИ–МЦД. — 2014. — Вып. 177. — С. 136–148.

Волков А.Ф. Современное состояние весеннего планктонного сообщества северной части Охотского моря (1997–2017 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2018. — Т. 192. — С. 121–135. DOI: 10.26428/1606-9919-2018-192-121-135.

Волобуев В.В., Голованов И.С., Марченко С.Л. Оценка многолетних изменений основных характеристик биологической структуры горбуши континентального побережья Охотского моря // Биологическое разнообразие животных Сибири : тез. докл. конф. — Томск : Томск. ун-т, 1998. — С. 187–188.

Воловик С.П., Ландышевская А.Е., Смирнов А.И. Материалы по эффективности размножения горбуши на южном Сахалине // Изв. ТИНРО. — 1972. — Т. 81. — С. 69–87.

Глотов В.Е., Глотова Л.П. Влияние основания Охотско-Чукотского вулкано-плутонического пояса на водные ресурсы зоны активного водообмена // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. — 2013. — № 4. — С. 69–76.

Глубоковский М.К., Марченко С.Л., Темных О.С., Шевляков Е.А. Методические рекомендации по исследованию тихоокеанских лососей. — М. : ВНИРО, 2017. — 79 с.

Голованов И.С. О естественном воспроизводстве горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) на северном побережье Охотского моря // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, вып. 4. — С. 568–575.

Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К. Экология и воспроизводство кеты и горбуши : моногр. — М. : Агропромиздат, 1987. — 166 с.

Евзеров А.В. Оценка достоверности результатов разовых аэровизуальных учетов лососей // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 86. — С. 113–118.

Евзеров А.В. Оценка погрешностей аэровизуального метода учета лососей // Тр. ВНИРО. — 1975. — Т. 106. — С. 82–84.

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

Ефанов В.Н., Кочнева З.П. О вторичной поимке половозрелого самца горбуши в возрасте менее одного года // Биол. моря. — 1980. — Т. 6, № 2. — С. 88.

Иванков В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб : моногр. — Владивосток : ДВГУ, 1997. — 124 с.

Иванков В.Н. О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.

Иванков В.Н. Популяционная организация у проходных рыб (на примере тихоокеанских лососей) // Биология рыб и беспозвоночных северной части Тихого океана. — Владивосток : ДВГУ, 1991. — С. 5–21.

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.

Иванков В.Н., Митрофанов Ю.А., Бушуев В.П. Случай созревания горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в возрасте менее одного года // Вопр. ихтиол. — 1975. — Т. 15, вып. 3. — С. 556–557.

Иванков В.Н., Митрофанов Ю.А., Омельченко В.Т. Половозрелость горбуши на первом году жизни // Биол. моря. — 1987. — Т. 13, № 1. — С. 28–31.

Иванов О.А. Случай поимки двухгодовиков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в море зимой 1994–1995 гг. // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 5. — С. 716–720.

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб : моногр. — М. : Пищепромиздат, 1955. — 252 с.

Ионов А.В. Биологическая неоднородность горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Биология пресноводных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1987. — С. 35–48.

Каев А.М. О поимке горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* редкого возраста // Биол. моря. — 2002. — Т. 28, № 6. — С. 457–458.

Канзепарова А.Н., Золотухин С.Ф. Горбушовая путина в северо-западной части Охотского моря в 2015 г. // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2015. — С. 47–49.

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

Кинас Н.М. Качественная характеристика покатной молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* реки Утка (юго-западное побережье Камчатки) // Вопр. ихтиол. — 1988. — Т. 28, вып. 3. — С. 404–409.

Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб : моногр. — Л. : Наука, 1979. — 391 с.

Кондюрин В.В. Некоторые данные по аэровизуальному учету тихоокеанских лососей и обследованию нерестовых рек материкового побережья Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 156–159.

Коновалов С.М., Шевляков А.Г. Наследование размеров, формы и массы тела у тихоокеанских лососей // Популяционная биология и систематика лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1980. — С. 30–50.

Костарев В.Л. Колебания выживаемости охотской горбуши // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 86. — С. 101–105.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — М. : Высш. шк., 1980. — 292 с.

Лапшина В.И. Внутрисезонная и межгодовая динамика в количественном распределении сетного фитопланктона в Охотском море и прикурильских водах океана // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 120–148.

Леванидов В.Я., Леванидова И.М. Питание покатной молоди летней кеты и горбуши в притоках Амура // Изв. ТИНРО. — 1957. — Т. 45. — С. 3–16.

Леванидова И.М. Кормовая база молоди лососей в бассейне Амура и перспективы ее изучения // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 153–174.

Лепская Е.В. Фитопланктон северной части западно-камчатского шельфа в летний период 2008 г. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2015. — Вып. 36. — С. 87–98. DOI: 10.15853/2072-8212.2015.36.87-98.

Марченко С.Л., Голованов И.С. Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. тр. МагаданНИРО. — 2001. — Вып. 1. — С. 144–151.

Марченко С.Л. Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря. Сообщение 1. Производители // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 3. — С. 499–520. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-499-520.

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.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / отв. ред. Е.В. Боруцкий. — М. : Наука, 1974. — 254 с.

Мордасова Н.В. Косвенная оценка продуктивности вод по содержанию хлорофилла // Тр. ВНИРО. — 2014. — Т. 152. — С. 41–56.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.

Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 19 : Северо-Восток / под ред. Т.С. Шмидта. — Л. : Гидрометеоиздат, 1969. — 284 с.

Рухлов Ф.Н. Речной период жизни сахалинской горбуши // Рыб. хоз-во. — 1968. — № 12. — С. 15–17.

Семко Р.С. Камчатская горбуша : Изв. ТИНРО. — 1939. — Т. 16. — 111 с.

Смирнов А.И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей : моногр. — М. : Московск. ун-та, 1975. — 336 с.

Точилина Т.Г., Смирнов Б.П. Половозрелые сеголетки горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) в прибрежных водах о. Итуруп (южные Курильские острова) // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 136–142.

Файман П.А. Сезонная изменчивость циркуляции вод Охотского моря, рассчитанная на основе стационарной модели океана // Вестн. ДВО РАН. — 2015. — № 6(184). — С. 21–28.

Хайруллина Г.Р., Астафьева Н.М. Квазидвухлетние колебания в атмосфере Земли. Обзор: наблюдение и механизмы формирования. — М. : ИКИ РАН, 2011. — 60 с.

Цхай Ж.Р. Анализ сезонных вариаций концентрации хлорофилла-*a* методом естественных ортогональных функций в Охотском море по спутниковым данным // Исслед. Земли из космоса. — 2007. — № 6. — С. 37–45.

Чебанов Н.А. Успех в нересте и определяющие его факторы у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 1986. — Т. 26, вып. 2. — С. 270–278.

Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1981. — Т. 105. — С. 13–19.

Anas R.E. Three-year-old pink salmon // J. Fish. Res. Board Can. — 1959. — Vol. 16, № 1. — P. 91–94. DOI: 10.1139/f59-010.

Bell M.C. Fisheries handbook of engineering requirements and biological criteria. — U.S. Army Corps of Engineers, North Pacific Division, Portland, Oregon, 1990. — 290 p.

Christensen K.A., Rondeau E.B., Sakhrani D. et al. The pink salmon genome: Uncovering the genomic consequences of a two-year life cycle // PLoS One. — 2021. — Vol. 16, № 12: e0255752. DOI: 10.1371/journal.pone.0255752.

Cooney R.T., Allen J.R., Bishop M.A. et al. Ecosystem controls of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Pacific herring (*Clupea pallasi*) populations in Prince William Sound, Alaska // Fish. Oceanogr. — 2001. — Vol. 10, Iss. 1. — P. 1–13. DOI: 10.1046/j.1054-6006.2001.00039.x.

Crossin G.T., Hinch S.G., Farrell A.P. et al. Energetics and morphology of sockeye salmon: effects of upriver migratory distance and elevation. // J. Fish Biol. — 2004. — Vol. 6, Iss. 3. — P. 788–810. DOI: 10.1111/ j.0022-1112.2004.00486.x.

Eisner L.B., Napp J.M., Mier K.L. et al. Climate-mediated changes in zooplankton community structure for the eastern Bering Sea // Deep-Sea Res. II. — 2014. — Vol. 109. — P. 157–171. DOI: 10.1016/j.dsr2.2014.03.004.

Eslinger D.L., Cooney R.T., McRoy C.P. et al. Plankton dynamics: observed and modelled responses to physical conditions in Prince William Sound, Alaska // Fish. Oceanogr. — 2001. — Vol. 10, Iss. 1. — P. 81–96. DOI: 10.1046/j.1054-6006.2001.00036.x.

Fleming I.A., Gross M.R, Breeding competition in a Pacific Salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection // Evolution. — 1994. — Vol. 48, № 3. — P. 637–657. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb01350.x.

Foote C.J. Male Mate Choice Dependent on Male Size in Salmon // Behaviour. — 1988. — Vol. 106, № 1–2. — P. 63–65. DOI: 10.1163/156853988X00098.

Foote C.J., Larkin P.A. The role of male choice in the assortative mating of anadromous and non-anadromous sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Behaviour. — 1988. — Vol. 106, Iss. 1–2. — P. 43–61. DOI: 10.1163/156853988X00089.

Foster R.W., Bagatell C., Fuss H.J. Return of One-year-old Pink Salmon to a Stream in Puget Sound // Prog. Fish-Cult. — 1981. — Vol. 43, Iss. 1. — P. 31. DOI: 10.1577/1548-8659(1981)43(31:ROOPST)2.0.CO;2.

Glubokovsky M.K., Marchenko S.L. On the issue of life strategy formation in Pacific Salmon of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) // J. Ichthyol. — 2019. — Vol. 59, № 4. — P. 516–526. DOI: 10.1134/S0032945219040040.

Hikita T. Further records on the small pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) caught in Hokkaido, Japan // Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery. — 1984. — Vol. 38. — P. 83–88.

Hop H., Falk-Petersen S., Svendsen H. et al. Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden // Prog. Oceanogr. — 2006. — Vol. 71, Iss. 2–4. — P. 182–231. DOI: 10.1016/j.pocean.2006.09.007.

Hunt G.L., Coyle K.O., Eisner L.B. et al. Climate impacts on eastern Bering Sea foodwebs: a synthesis of new data and an assessment of the Oscillating Control Hypothesis // ICES J. Mar. Sci. — 2011. — Vol. 68, Iss. 6. — P. 1230–1243. DOI: 10.1093/icesjms/fsr036.

Huxley J.S. Problem of relative growth. — N.Y. : Dail Press, 1932. — 276 p.

Kinnison M.T., Unwin M.J., Hendry A.P., Quinn T.P. Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations // Evolution. — 2001. — Vol. 55, Iss. 8. — P. 1656–1667. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00685.x.

Moss J.H., Beauchamp D.A., Cross A.D. et al. Higher marine survival associated with faster growth for pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Trans. Am. Fish. Soc. — 2005. — Vol. 134, Iss. 5. — P. 1313−1322. DOI: 10.1577/T05-054.1.

Steen R.P., Quinn T.P. Egg burial depth by sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): implications for survival of embryos and natural selection on female body size // Can. J. Zool. — 1999. — Vol. 77. — P. 836–841. DOI: 10.1139/z99-020.

Tautz A.F. Effects of variability in space and time on the production dynamics of salmonid fishes : Ph.D. Diss. — Vancouver : Univ. of British Columbia, 1977. — 118 p.

Turner C.E., Bilton H. T. Another pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in its third year // Can. J. Fish Aquat. Sci. — 1968. — Vol. 25, № 9. — P. 1993–1996. DOI: 10.1139/f68-176.

Weisbart M. Osmotic and ionic regulation in embryo, alevins and fry of the five species of Pacific salmon // Can. J. Zool. — 1968. — Vol. 46. — P. 385–397. DOI: 10.1139/z68-056.

Wickett W.P. Review of certain environmental factors affecting the production of pink and chum salmon // J. Fish. Res. Board Can. — 1958. — Vol. 15, № 5. — P. 1103–1126. DOI: 10.1139/f58-058.

Willette T.M., Cooney R.T., Patrick et al. Ecological processes influencing mortality of juvenile salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Prince William Sound, Alaska // Fish. Oceanogr. — 2001. — Vol. 10, Iss. S1. — P. 14–41. DOI: 10.1046/j.1054-6006.2001.00043.x.

References

Akimov, L.M., Analysis of rigorous climatic conditions of the Belgorod region in winter, *Vestnik Voronez. Gos. Univ. Ser.: Geografiya. Geoekologiya*, 2012, no. 2, pp. 76–80.

Arzhakova, S.K., *Zimniy stok rek kriolitozony Rossii* (Winter runoff of rivers in the permafrost zone of Russia), St. Petersburg: RSHU Publishers, 2001.

Afanasyev, N.N., Mikhailov, V.I., Kuznetsov, S.A., and Rakitina, M.V., Distribution, size-weight characteristics and nutrition of juvenile salmonids in the coastal zone of the Taui Bay of the Sea of Okhotsk, *Sb. Nauchn. Tr.* «Biologicheskiye osnovy razvitiya lososevodstva v Magadanskom regione» (Biological basis for the development of salmon breeding in the Magadan region), St. Petersburg: GosNIORKh, 1994, vol. 308, pp. 42–54.

Afanasyev, N.N., Mikhailov, V.I., Chevrizov, B.P., and Karasev, A.N., Conditions of formation, distribution structure of the food base of juvenile salmonids in the Taui Bay of the Sea of Okhotsk, *Sb. Nauchn. Tr.* «Biologicheskiye osnovy razvitiya lososevodstva v Magadanskom regione» (Biological basis for the development of salmon breeding in the Magadan region), St. Petersburg: GosNIORKh, 1994, vol. 308, pp. 25–41.

Afanasyev, N.N., Chernyavskiy, V.I., Mikhaylov, V.I., and Karasev, A.N., Ecological potential of salmon reproduction in the Taui Bay of the Sea of Okhotsk, in *Tezisy dokl. Vsesoyuz. konf.* «Ratsional'noye ispol'zovaniye bioresursov Tikhogo okeana» (Rational use of biological resources of the Pacific Ocean), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1991, pp. 78–80.

Bulygina, O.N., Korshunova, N.N., and Razuvaev, V.N., Specialized datasets for climate research, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Gidrometeorol. Inst.–MCD*, 2014, vol. 177, pp. 136–148.

Volkov, A.F., Present state of the spring plankton community in the northern Okhotsk Sea (1997–2017), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2018, vol. 192, pp. 121–135. doi 10.26428/1606-9919-2018-192-121-135

Volobuev, V.V., Golovanov, I.S., and Marchenko, S.L., Assessment of long-term changes in the main characteristics of the biological structure of pink salmon on the continental coast of the Sea of Okhotsk, in *Tezisy dokl. konf.«*Biologicheskoye raznoobraziye zhivotnykh Sibiri» (Biological diversity of Siberian animals), Tomsk: Tomsk. Univ., 1998, pp. 187–188.

Volovik, S.P., Landyshevskaya, A.E., and Smirnov, A.I., Materials on the breeding efficiency of pink salmon in southern Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 81, pp. 69–87.

Glotov, V.E. and Glotova, L.P., The influence of the base of the Okhotsk-Chukotka volcano-plutonic belt on the water resources of the zone of active water exchange, *Vestn. Sev.-Vost. Nauch. Tsentra, Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk*, 2013, no. 4, pp. 69–76.

Glubokovsky, M.K., Marchenko, S.L., Temnykh, O.S., and Shevlyakov, E.A., *Metodicheskiye rekomendatsii po issledovaniyu tikhookeanskikh lososey* (Guidelines for the study of Pacific salmon), Moscow: VNIRO, 2017.

Golovanov, I.S., On the natural reproduction of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) on the northern coast of the Sea of Okhotsk, *Vopr. Ikhtiol.*, 1982, vol. 22, no. 4, pp. 568–575.

Gritsenko, O.F., Kovtun, A.A., and Kostkin, V.K., *Ekologiya i vosproizvodstvo kety i gorbushi* (Ecology and Reproduction of Chum and Pink Salmon), Moscow: Agropromizdat, 1987.

Evzerov, A.V., The reliable estimation of the results of single aerovisual salmon registrations, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 86, pp. 113–118.

Evzerov, A.V., Estimate of errors occurring in the aeria visual method of counting salmon, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1975, vol. 106, pp. 82–84.

Yeniutina, R.I., The Amur humpback salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1972, vol. 77, pp. 3–126.

Efanov, V.N. and Kochneva, Z.P., On the secondary capture of a sexually mature male pink salmon at the age of less than one year, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1980, vol. 6, no. 2, pp. 88.

Ivankov V.N., *Izmenchivost' i mikroevolyutsiya ryb* (Variability and microevolution of fish), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1997.

Ivankov, V.N., On seasonal races of pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 143–151.

Ivankov, V.N., Population organization in anadromous fish (on the example of Pacific salmon), in *Biologiya ryb i bespozvonochnykh severnoy chasti Tikhogo okeana* (Biology of fish and invertebrates of the northern part of the Pacific Ocean), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ, 1991, pp. 5–21.

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.

Ivankov, V.N., Mitrofanov, Yu.A., and Bushuev, V.P., Case of maturation of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) at the age of less than one year, *Vopr. Ikhtiol.*, 1975, vol. 15, no. 3, pp. 556–557.

Ivankov, V.N., Mitrofanov, Yu.A., and Omelchenko, V.T., Maturity of pink salmon in the first year of life, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1987, vol. 13, no. 1, pp. 28–31.

Ivanov, O.A., Case of capture of two-year-old pink salmon Oncorhynchus gorbuscha in the sea in winter 1994–1995, *Vopr. Ikhtiol.*, 1996, vol. 36, no. 5, pp. 716–720.

Ivlev, V.S., *Eksperimental'naya ekologiya pitaniya ryb* (Experimental ecology of fish nutrition), Moscow: Pishchepromizdat, 1955.

Ionov, A.V., Biological heterogeneity of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) from the mainland coast of the Sea of Okhotsk, in *Biologiya presnovodnykh ryb Dal'nego Vostoka* (Biology of freshwater fish of the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Otd., Akad. Nauk. SSSR, 1987, pp. 35–48.

Kaev, A.M., About the capture of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and chum salmon Oncorhynchus keta of rare age, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2002, vol. 28, no. 6, pp. 457–458.

Kanzeparova, A.N. and Zolotukhin, S.F., Pink salmon fishing season in the northwestern part of the Sea of Okhotsk in 2015, in *Byull. N 10 izuch. tikhookean. lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 10 Study Pac. Salmon Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2015, pp. 47–49.

Karpenko, V.I., *Ranniy morskoy period zhizni tikhookeanskikh lososey* (Early marine life of Pacific salmon), Moscow: VNIRO, 1998.

Kinas, N.M., Qualitative characteristics of downstream juvenile pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* of the Utka River (southwestern coast of Kamchatka), *Vopr. Ikhtiol.*, 1988, vol. 28, no. 3, pp. 404–409.

Kirpichnikov, V.S., *Geneticheskiye osnovy selektsii ryb* (Genetic bases of fish breeding), Leningrad: Nauka, 1979.

Kondyurin, V.V., Some data on airborne surveys of Pacific salmon and survey of spawning rivers on the continental coast of the Sea of Okhotsk, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1965, vol. 59, pp. 156–159.

Konovalov, S.M. and Shevlyakov, A.G., Inheritance of size, shape and body weight in Pacific salmon, in *Populyatsionnaya biologiya i sistematika lososevykh* (Population Biology and Taxonomy of Salmon), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr Akad. Nauk SSSR, 1980, pp. 30–50.

Kostarev, V.L., The fluctuations of survival of the Okhotsk pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1973, vol. 86, pp. 101–105.

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1980.

Lapshina, V.I., Intraseasonal and interannual dynamics of phytoplankton distribution in Okhotsk Sea and adjacent pacific waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1996, vol. 119, pp. 120–148.

Levanidov, V.Ya. and Levanidova, I.M., Feeding of downstream juveniles of summer chum salmon and pink salmon in the tributaries of the Amur, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1957, vol. 45, pp. 3–16.

Levanidova, I.M., Food base of juvenile salmon in the Amur basin and prospects for its study, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming of the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 153–174.

Lepskaya, E.V., Phytoplankton of the northern part of the West Kamchatka shelf in summer 2008, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2015, vol. 36, pp. 87–98. doi 10.15853/2072-8212.2015.36.87-98

Marchenko, S.L. and Golovanov, I.S., Local herds of pink salmon on the northern coast of the Sea of Okhotsk, in *Sb. nauchn. tr. "Sostoyanie i perspektivy rybokhozyaistvennykh issledovanii v basseine severnoi chasti Okhotskogo morya"* (Collect. Sci. Works "The Status and the Prospects of Fishery Research in the Northern Sea of Okhotsk Basin"), Magadan: Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2001, vol. 1, pp. 144–151.

Marchenko, S.L., Chum salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum) on the continental coast of the Okhotsk Sea. Communication 1. The spawners, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 499–520. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-499-520

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

Metodicheskoye posobiye po izucheniyu pitaniya i pishchevykh otnosheniy ryb v yestestvennykh usloviyakh (Toolkit for the study of nutrition and nutritional relationships of fish in vivo), Borutsky, E.V., ed., Moscow: Nauka, 1974.

Mordasova, N.V., Indirect assessment of water productivity by chlorophyll content, *Tr. Vseros. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 152, pp. 41–56.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* (Guide to the Study of Fish (Mainly Freshwater)), 4th ed., Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.

Resursy poverkhnostnykh vod SSSR. T. 19: Severo-Vostok (Resources of surface waters of the USSR. Vol. 19: Northeast), Schmidt, T.S., ed., Leningrad: Gidrometeoizdat, 1969.

Rukhlov, F.N., The river period of life of the Sakhalin pink salmon, *Rybn. Khoz.*, 1968, no. 12, pp. 15–17.

Semko, R.S., The Kamchatka pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1939, vol. 16.

Smirnov, A.I., *Biologiya, razmnozheniye i razvitiye tikhookeanskikh lososei* (Biology, Reproduction, and Development of Pacific Salmon), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1975.

Tochilina, T.G. and Smirnov, B.P., Sexually mature underyearlings of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) in the coastal waters of the island. Iturup (southern Kuril Islands), *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 136–142.

Fayman, P.A., Seasonal variability of water circulation in the Sea of Okhotsk calculated using a stationary ocean model, *Vestn. Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk.*, 2015, no. 6(184), pp. 21–28.

Khairullina, G.R. and Astafieva, N.M., *Kvazidvukhletniye kolebaniya v atmosfere Zemli. Obzor: nablyudeniye i mekhanizmy formirovaniya* (Quasi-biennial oscillations in the Earth's atmosphere. Review: observation and formation mechanisms), Moscow: Inst. Kosm. Issledovaniy, 2011.

Tshay, Zh.R., Description of Seasonal Variability of Chlorophyll *a* Concentration by an Empirical Orthogonal Function Method in the Okhotsk Sea from SeaWiFS Satellite Data, *Earth Observation and Remote Sensing*, 2007, no. 6, pp. 37–45.

Chebanov, N.A., Spawning success and factors determining it in pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae), *Vopr. Ikhtiol.*, 1986, vol. 26, no. 2, pp. 270–278.

Chernyavsky, V.I., Circulational systems of the Sea of Okhotsk, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1981, vol. 105, pp. 13–19.

Anas, R.E., Three-year-old pink salmon, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1959, vol. 16, no. 1, pp. 91–94. doi 10.1139/f59-010

Bell, M.C., *Fisheries handbook of engineering requirements and biological criteria*, U.S. Army Corps of Engineers, North Pacific Division, Portland, Oregon, 1990.

Christensen, K.A., Rondeau, E.B., Sakhrani, D., Biagi, C.A., Johnson, H., Joshi, J., Flores, A.M., Leelakumari, S., Moore, R., Pandoh, P.K., Withler, R.E., Beacham, T.D., Leggatt, R.A., Tarpey, C.M., Seeb, L.W., Seeb, J.E., Jones, S.J.M., Devlin, R.H., and Koop, B.F.,The pink salmon genome: Uncovering the genomic consequences of a two-year life cycle, *PLoS One*, 2021, vol. 16, no. 12, art. ID e0255752. doi 10.1371/journal.pone.0255752

Cooney, R.T., Allen, J.R., Bishop, M.A., Eslinger, D.L., Kline, T., Norcross B.L., Mcroy, C.P., Milton, J., Olsen, J., Patrick, V., Paul, A.J., Salmon, D., Scheel, D., Thomas, G.L., Vaughan, S.L., and Willette, T.M., Ecosystem controls of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Pacific herring (*Clupea pallasi*) populations in Prince William Sound, Alaska, *Fish. Oceanogr.*, 2001, vol. 10, no. 1, pp. 1–13. doi 10.1046/j.1054-6006.2001.00039.x

Crossin, G.T., Hinch, S.G., Farrell, A.P., Higgs, D.A., Lotto, A.G., Oakes, J.D., and Healey, M.C., Energetics and morphology of sockeye salmon: effects of upriver migratory distance and elevation, *J. Fish Biol*., 2004, vol. 6, no. 3, pp. 788–810. doi 10.1111/ j.0022-1112.2004.00486.x

Eisner, L.B., Napp, J.M., Mier, K.L., Pinchuk, A.I., and Andrews, A.G., Climate-mediated changes in zooplankton community structure for the eastern Bering Sea, *Deep Sea Res., Part II*, 2014, vol. 109, pp. 157–171. doi 10.1016/j.dsr2.2014.03.004

Eslinger, D.L., Cooney, R.T., McRoy, C.P., Wardn, A., Kline T.C., Simpson, E.P., Wang, J., and Allen, J.R., Plankton dynamics: observed and modelled responses to physical conditions in Prince William Sound, Alaska, *Fish. Oceanogr*., 2001, vol. 10, no. 1, pp. 81–96. doi 10.1046/j.1054-6006.2001.00036.x

Fleming, I.A. and Gross, M.R., Breeding competition in a Pacific Salmon (coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection, *Evolution*, 1994, vol. 48, no. 3, pp. 637–657. doi 10.1111/j.1558-5646.1994.tb01350.x

Foote, C.J., Male Mate Choice Dependent on Male Size in Salmon, *Behaviour*, 1988, vol. 106, no. 1–2, pp. 63–65. doi 10.1163/156853988X00098

Foote, C.J. and Larkin, P.A., The role of male choice in the assortative mating of anadromous and non-anadromous sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Behaviour*, 1988, vol. 106, no. 1–2, pp. 43–61. doi 10.1163/156853988X00089

Foster, R.W., Bagatell, C., and Fuss, H.J., Return of One-year-old Pink Salmon to a Stream in Puget Sound, *Prog. Fish-Cult.*, 1981, vol. 43, no. 1, pp. 31. doi 10.1577/1548-8659(1981)43(31:ROOPST)2.0.CO;2

Glubokovsky, M.K. and Marchenko, S.L., On the issue of life strategy formation in Pacific Salmon of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae), *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 4, pp. 516–526. doi 10.1134/S0032945219040040

Hikita, T., Further records on the small pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) caught in Hokkaido, Japa, *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*, 1984, vol. 38, pp. 83–88.

Hop, H., Falk-Petersen, S., Svendsen, H., Kwasniewski, S., Pavlov, V., Pavlova, O., and Søreide, J.E., Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden, *Prog. Oceanogr.*, 2006, vol. 71, no. 2–4, pp. 182–231. doi 10.1016/j.pocean.2006.09.007

Hunt, G.L., Coyle, K.O., Eisner, L.B., Farley, E.V., Heintz, R.A., Mueter, F., Napp, J.M., Overland, J.E., Ressler, P.H., Salo, S., and Stabeno, P.J., Climate impacts on eastern Bering Sea foodwebs: a synthesis of new data and an assessment of the Oscillating Control Hypothesis, *ICES J. Mar. Sci.*, 2011, vol. 68, no. 6, pp. 1230–1243. doi 10.1093/icesjms/fsr036

Huxley, J.S., Problem of relative growth, New York: Dail Press, 1932.

Kinnison, M.T., Unwin, M.J., Hendry, A.P., and Quinn, T.P., Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations, *Evolution*, 2001, vol. 55, no. 8, pp. 1656–1667. doi 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00685.x

Moss, J.H., Beauchamp, D.A., Cross, A.D., Myers, K.W., Farley Jr., E.V., Murphy, J.M., and Helle, J.H., Higher marine survival associated with faster growth for pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Trans. Am. Fish. Soc*., 2005, vol. 134, no. 5, pp. 1313−1322. doi 10.1577/T05-054.1

Steen, R.P. and Quinn, T.P., Egg burial depth by sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): implications for survival of embryos and natural selection on female body size, *Can. J. Zool.*, 1999, vol. 77, pp. 836–841. doi 10.1139/z99-020

Tautz, A.F., Effects of variability in space and time on the production dynamics of salmonid fishes, *Ph.D. Thesis*, Vancouver: Univ. of British Columbia, 1977.

Turner, C.E. and Bilton, H.T., Another pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in its third year, *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 1968, vol. 25, no. 9, pp. 1993–1996. doi 10.1139/f68-176

Weisbart, M., Osmotic and ionic regulation in embryo, alevins and fry of the five species of Pacific salmo, *Can. J. Zool.*, 1968, vol. 46, pp. 385–397. doi 10.1139/z68-056

Wickett, W.P., Review of certain environmental factors affecting the production of pink and chum salmon, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1958, vol. 15, no. 5, pp. 1103–1126. doi 10.1139/f58-058

Willette, T.M., Cooney, R.T., Patrick, V., Mason, D.M., Thomas, G.L., and Scheel, D., Ecological processes influencing mortality of juvenile salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Prince William Sound, Alaska, *Fish. Oceanogr.*, 2001, vol. 10, no. S1, pp. 14–41. doi 10.1046/j.1054-6006.2001.00043.x

Instruktsiya o poryadke provedeniya obyazatel'nykh nablyudeniy za dal'nevostochnymi lososevymi na KNS i KNP basseynovykh upravleniy rybookhrany i stantsiyakh TINRO (Instructions on the procedure for conducting mandatory observations of Far Eastern salmonids at the CNS and CNP of basin fisheries protection departments and TINRO stations), Vladivostok: TINRO, 1987.

Поступила в редакцию 8.11.2022 г.

После доработки 16.11.2022 г.

Принята к публикации 21.11.2022 г.

The article was submitted 8.11.2022; approved after reviewing 16.11.2022; accepted for publication 21.11.2022