

Научная статья

УДК 597.552.511:551.463.6

DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-30-47

EDN: RVYEMU



ТЕРМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ МОРСКИХ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД
КАК ФАКТОР, БЛАГОПРИЯТСТВУЮЩИЙ ПОЯВЛЕНИЮ
ЭКСТРАВЫСОКОЧИСЛЕННЫХ ПОКОЛЕНИЙ
КАРАГИНСКОЙ ГОРБУШИ

Е.А. Шевляков¹, Н.А. Дедерер¹, В.И. Островский², Г.В. Хен^{1*}¹ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;² Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. Рассмотрена изменчивость сроков покатной миграции молоди горбуши из р. Хайлюля в прилегающие акватории Карагинского залива. Проанализирована зависимость динамики численности двух генеративных линий карагинской горбуши от температуры прибрежных вод в 1978–2020 гг. Сделан вывод об оптимальных условиях ската молоди после 2002 г.: в этот период взвешенная на декадную интенсивность ската температура воды составляла не менее 5,6 °С, в отдельные годы достигая 9,9 °С (в среднем 7,8 °С), с устойчивой тенденцией к росту. Высказывается предположение, что к концу первого десятилетия 2000-х гг. фактор кормовой обеспеченности молоди в морском прибрежье перестал играть лимитирующую роль при формировании поколений карагинской горбуши. Предложена оригинальная модель динамики численности поколений горбуши, учитывающая в качестве независимых переменных температуру прибрежных вод в конце июня и численность родителей, с приемлемым качеством описания ($R^2 = 0,791$). Предпринята попытка получения прогнозных оценок на перспективу поколений, вернувшихся в 2021–2023 гг., получен удовлетворительный результат. Сделан вывод о необходимости пересмотра представлений о величине ориентира пропуска и моделях управления промыслом для получения и эксплуатации экстравысокочисленных поколений.

Ключевые слова: покатная миграция, молодь горбуши, ранний морской период, кормовая база молоди, ориентиры пропуска, модели управления

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

* Шевляков Евгений Александрович, кандидат биологических наук, начальник отдела, evgeniy.shevlyakov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-8556-6737; Дедерер Никита Александрович, специалист, nikita.dederer@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3618-7706; Островский Владимир Иванович, кандидат биологических наук, заведующий отделом, ostrovskiy@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413; Хен Геннадий Васильевич, кандидат географических наук, ведущий научный сотрудник, gennady.khen@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-3966-6208.

© Шевляков Е.А., Дедерер Н.А., Островский В.И., Хен Г.В., 2024

Thermal conditions in the marine coastal waters as a factor favorable for formation of extra-strong year-classes of Karaginsky pink salmon

Evgeny A. Shevlyakov*, Nikita A. Dederer**, Vladimir I. Ostrovsky***, Gennady V. Khen****

*, **, **** Pacific branch of VNIRO (TINRO),

4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

*** Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),

13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

* Ph.D., head of department, evgeniy.shevlyakov@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-8556-6737

** specialist, nikita.dederer@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0002-3618-7706

*** Ph.D., head of department, ostrovskiy@khabarovsk.vniro.ru, ORCID 0000-0003-2576-4413

**** Ph.D., senior researcher, gennady.khen@tinro.vniro.ru, ORCID 0000-0003-3966-6208

Abstract. Variability of the timing for downstream migration of juvenile pink salmon from the Hailulya River to the adjacent coastal waters of Karaginsky Bay is considered and influence of the coastal water temperature on strength of the year-classes for two generative lines of pink salmon spawning in the Karaginsky Bay is analyzed for 1978–2020. The optimal conditions for the downstream migration in the period after 2002 are determined as the mean weighted per migration intensity water temperature > 5.6 °C (up to 7.8 °C on average with the maximum 9.9 °C in some years) and a stable increasing of the temperature during migration. The factor of food availability for juveniles became less important for formation of the Karaginsky pink salmon year-classes since the late 2000s, in comparison with the temperature. Statistical model is proposed for the year-class strength dependence on the temperature of coastal waters in late June and the parents number ($R^2 = 0.791$). The modeled hindcasts of the pink salmon returns in 2021–2023 were rather satisfactory. Given these new results, the limits of pink salmon escapement to spawning grounds could be reconsidered and fishery management models should be adjusted to modern conditions of unrestricted juvenile feeding to get and rationally exploit super-strong year-classes of this species.

Keywords: downstream migration, pink salmon juvenile, early marine period, forage resources for juveniles, fishery management model

For citation: Shevlyakov E.A., Dederer N.A., Ostrovsky V.I., Khen G.V. Thermal conditions in the marine coastal waters as a factor favorable for formation of extra-strong year-classes of Karaginsky pink salmon, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2024, vol. 204, no. 1, pp. 30–47. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2024-204-30-47. EDN: RYVEMU.

Введение

Хронология промышленного использования запасов карагинской горбуши насчитывает более 110 лет. Промышленную добычу лососей на северо-восточном побережье Камчатки на заре коммерческого рыболовства вели отдельные русские рыбопромышленные компании («Грушецкий и Ко»), а также иностранные предприятия. На протяжении 1920-х гг. средний вылов лососей на восточной Камчатке составлял около 25 тыс. т [Дербер и Шер, 1927, по: Курмазов, 2006], из которых горбуши вылавливали только около 4 тыс. т. Удаленные районы промысла, невысокие производственные мощности, отсутствие надежных способов сохранения выловленной продукции, а также наличие более ценных видов лососей предопределяли слабый интерес промышленности к освоению запасов карагинской горбуши на следующие годы. Ситуация мало менялась вплоть до начала 1970-х гг., доминирование смежных линий в уловах горбуши чередовалось практически каждое десятилетие, средний ежегодный вылов составлял около 9,2 тыс. т, максимальный — 22,6 тыс. т*. Ситуация изменилась с 1970-х гг., когда в уловах постоянно стала доминировать линия нечетных лет воспроизводства, в период

* Уловы тихоокеанских лососей (1900–1986 гг.): статист. сб. М.: ВНИРО, 1989. 213 с.

1970-х — первой половины 1980-х гг. их уровень достиг 40 тыс. т, а в первом десятилетии 2000-х гг. — уже 83 тыс. т. С 2009 г. начинается новый этап состояния запасов карагинской горбуши. Так, за 2009–2023 гг. уловы 6 раз превышали уровень 200 тыс. т, а суммарный вылов за 15 лет составил 2,055 млн т, из них в четные годы — почти 400 тыс. т (<https://www.nrafc.org>). Каждый из этапов роста уловов горбуши провоцировал соответствующее развитие рыбной промышленности в регионе.

Высокий темп увеличения запасов горбуши, в том числе и в смежной, ранее неурожайной, четной линии воспроизводства, не может не вызывать интереса специалистов, а надежность предсказания развития событий в краткой и среднесрочной перспективе в таких условиях особенно востребована. Горбуша в силу особенностей своей экологии, популяционной организации, способности быстро наращивать численность формирует отклик на изменения условий среды очень быстро. По сравнению с остальными видами тихоокеанских лососей возрастная структура горбуши максимально упрощена, что в свою очередь способствует получению прямых оценок последствий воздействия факторов среды на состояние популяций.

Наблюдения за ростом численности горбуши доступны как на разных этапах ее жизненного цикла, так и на различных уровнях эпигенетической структуры, от субпопуляционного до макрокомплексов и смежных генеративных линий. В частности, большой интерес исследователей вызывает раннеморской период жизни горбуши [Шубин и др., 1990; Карпенко, 1998; Коваль, Морозова, 2013; Лепская и др., 2019], молодь которой в мае-июне в массе скатывается из рек в морские прибрежные акватории. Здесь молодь в соответствии с комбинацией параметров окружающей среды, сложившихся к этому периоду, проходит через «бутылочное горлышко» в соответствии с ее емкостью. Выживаемость поколений горбуши в этот период варьирует в очень больших пределах, в отдельных случаях смертность может составлять свыше 98 % [Карпенко, 1998]. Однако никогда за статистически охватываемый до настоящего времени период численность популяций карагинской горбуши не была столь высока, из чего следует, что и смертность ее молоди не была так низка, как в современный период. Вполне логично связать эти изменения с ранним распадением ледовых полей, медленным, но последовательным прогревом водных масс, формирующих основу прибрежных вод, с увеличением притока солнечной радиации весной в шельфовой зоне, что и демонстрирует ежегодно рост температуры поверхностного слоя воды, фиксируемый методами дистанционного зондирования, даже несмотря на высокую динамичность этих вод, отмечаемую многими авторами, критически рассматривающими возможность оценки критериев условий обитания здесь молоди из-за быстро меняющихся характеристик среды [обобщено: Шунтов, Темных, 2008].

В свете вышеизложенного целью настоящего исследования служило выявление взаимосвязи между появлением экстравысокочисленных поколений горбуши и ростом температуры прибрежных вод в период покатной миграции ее молоди. Попутно решалась задача поиска набора факторов, маркирующих переход воспроизводства на качественно новый уровень численности, и формализации выявленных закономерностей в моделях, используемых в прогнозировании состояния запасов карагинской горбуши.

Материалы и методы

Данные по температуре прибрежных вод Карагинского залива привлекались из открытых баз данных японского метеорологического агентства (JMA), доступ к которым представлен в рамках международного проекта NEAR-GOOS*. Средняя за декаду температура поверхности воды в Карагинском заливе рассчитывалась в диапазоне координат 58 и 60° с.ш. с разрешением 0,25 x 0,25°, в мористой части исследуемый район

* Японское метеорологическое агентство (Japan Meteorological Agency NEAR-GOOS RRTDB, ds.data.jma.go.jp/gmd/goos/data/database.html).

ограничивался о. Карагинским. Для частных случаев привлекались данные береговой гидрометеостанции (ГМС) в пос. Корф*.

Для получения средневзвешенных оценок температуры прибрежных вод за период массовой покатной миграции молоди горбуши р. Хайлюля средняя температура воды в каждую декаду ската приводилась к доле покатников, скатившихся в эту декаду, после чего оценки суммировались. Ожидается, что чем выше средневзвешенная оценка, тем в более благоприятных условиях проходил скат основной массы молоди.

Численность рыб, вернувшихся из моря в конкретном году, рассчитывали суммированием числа выловленных промышленностью рыб и пропущенных на нерестилища. Численность выловленных рыб находили делением массы улова, известной из официальных источников, на среднюю массу тела одной рыбы, оцененной по результатам биологического анализа сотрудниками Камчатского филиала ВНИРО (КамчатНИРО). Пропуск производителей определен специалистами КамчатНИРО по итогам обследования нерестилищ с использованием авиации на основе маршрутных съемок [Шевляков и др., 2013]. Оценки численности покатной молоди горбуши получали в результате проведения исследований в бассейне контрольной реки КамчатНИРО Хайлюля, впадающей в Карагинский залив, по стандартным методикам [Глубоковский и др., 2017].

Материал анализировали методами регрессионного и дисперсионного анализов [Дрейпер, Смит, 2007; Медик, Токмачев, 2007]. Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационными методами, реализованными в пакете прикладных программ SYSTAT [Wilkinson et al., 1992], данные анализировали в программе MS Excel.

Результаты и их обсуждение

Ранее нами было показано, что изменчивость коэффициента кратности возврата карагинской горбуши как интегрального показателя выживаемости поколений горбуши в ряду лет может быть связана с декадной температурой поверхности воды в период ската ее молоди из рек в прибрежные воды Берингова моря [Дедерер, Шевляков, 2022]. При этом выживание молоди в этот период определяется набором биотических и абиотических условий внешней среды в морском прибрежье, влияющих на уровень развития кормовой базы для молоди и ее выживаемость. Для молоди горбуши характерен активно-пассивный скат, обусловленный отрицательной реакцией фототаксиса и поведенческими реакциями [Павлов и др., 2019], сразу после выхода из нерестовых бугров, в том числе и под воздействием весеннего паводка, вызывающего перемещение донных аллювиальных масс, а также частичный размыв гнезд. Считается, что паводок интенсифицирует скат лишь в начальной его стадии, в дальнейшем его динамика определяется термическими флюктуациями среды [Гриценко и др., 1987].

В условиях высокоамплитудных приливно-отливных колебаний высоких широт молоди горбуши зачастую сложно покинуть речные системы и выйти в морские воды [Коваль и др., 2012]. Поскольку период и интенсивность паводка связаны с факторами берегового генезиса, такими как осадконакопление в зимнее время, приток солнечной радиации весной, отражающая способность снежного покрова и т.д., то и период ската молоди горбуши напрямую связан именно с этими явлениями и в меньшей степени определяется общими климато-океанологическими процессами, формирующими условия в водах морского прибрежья, в которые скатывается молодь из рек. В результате сроки покатной миграции горбуши варьируют и от года к году, и в перспективе долгосрочных трендов в зависимости от развития весенних климатических процессов в приземном слое атмосферы. Они могут оказывать влияние на степень выживаемости поколений горбуши посредством формирования условий для развития доступной

* Водный кадастр Российской Федерации. Раздел 1. Поверхностные воды: Ежегодные и многолетние данные о режиме и качестве вод морей и морских устьев рек. Т. 4, ч. 1. Берингово море, 1977–2017. Обнинск : Росгидромет, 2018.

кормовой базы в морском прибрежье на период массовой покатной миграции молоди [Ефанов, 1983; Горяинов, 1991; Карпенко, 1998; Максименков, 2007]. Действительно, анализ динамики ската молоди горбуши из рек в прибрежье Карагинского залива на примере контрольной р. Хайлюля в 1978–2022 гг. показывает, что условно можно выделить 3 периода, характеризующихся различными сроками и продолжительностью покатной миграции (рис. 1).

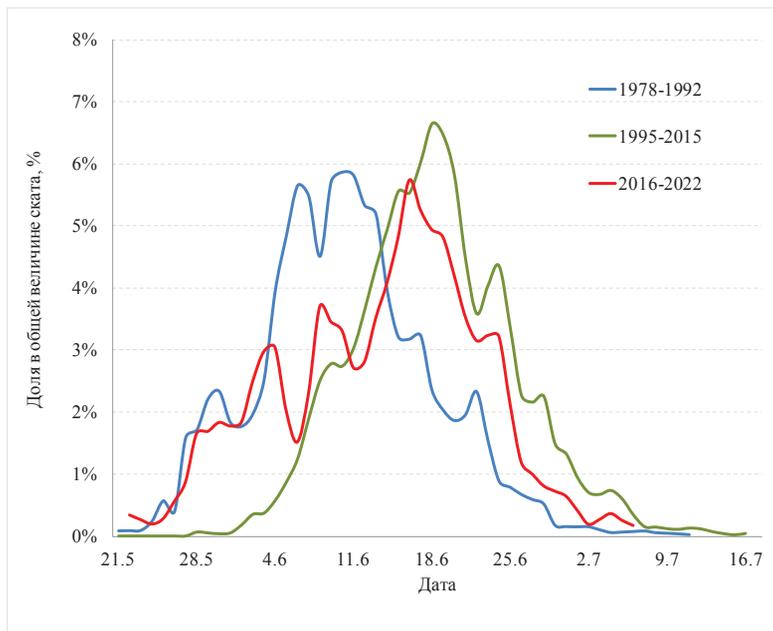


Рис. 1. Динамика покатной миграции молоди горбуши из р. Хайлюля в период 1978–2022 гг.

Fig. 1. Dynamics of downstream migration of juvenile pink salmon from the Hailyulya River for 1978–2022

Примечательно, что первый период, до 1992 г., характеризовался достаточно ранними сроками покатной миграции (массовый скат 5–15 июня), в следующий 20-летний период пик ската преимущественно приходился на конец второй декады июня. В современный период, начиная с 2016 г., начало ската соответствует периоду 1978–1992 гг., однако продолжительность массового ската наибольшая за оба периода (рис. 1). С началом современного периода потепления связывают и перестройки морского климата в Беринговом море с 1976–1977 гг., выявленные на основе анализа динамики индекса Тихоокеанской декадной осцилляции (PDO) [Hunt, Stabeno, 2002].

В этот же временной отрезок (1978–2022 гг.) в морском прибрежье диапазон колебаний средних декадных температур поверхностного слоя воды (ТПС) в июне изменялся в значительных пределах (2,1–9,4 °С). В период с конца 1970-х до начала 2000-х гг. колебания происходили в основном около среднего показателя, составившего за три июньские декады 4,4 °С, тогда как в следующий период и до настоящего времени рост ТПС уже имел устойчивую тенденцию со средним значением 7,0 °С (рис. 2). Причем начиная с 2014 г. средняя температура прибрежных вод за три июньские декады составила 8,0 °С. Таким образом, более чем за 40-летний период температура воды в прибрежье Карагинского залива во время массового ската молоди горбуши из рек менялась значительно, особенно за последние 20 лет, более чем в 1,5 раза превысив средние показатели предыдущего периода.

Не удивительно, что средняя температура поверхностного слоя воды в морском прибрежье за 3 декады июня, приведенная к удельной подекадной динамике покатной миграции молоди горбуши из рек, показывает сходные тренды (рис. 2). По данным В.И. Карпенко [1998] в 1985 г. скат горбуши пришелся на ранние сроки, около 72 %

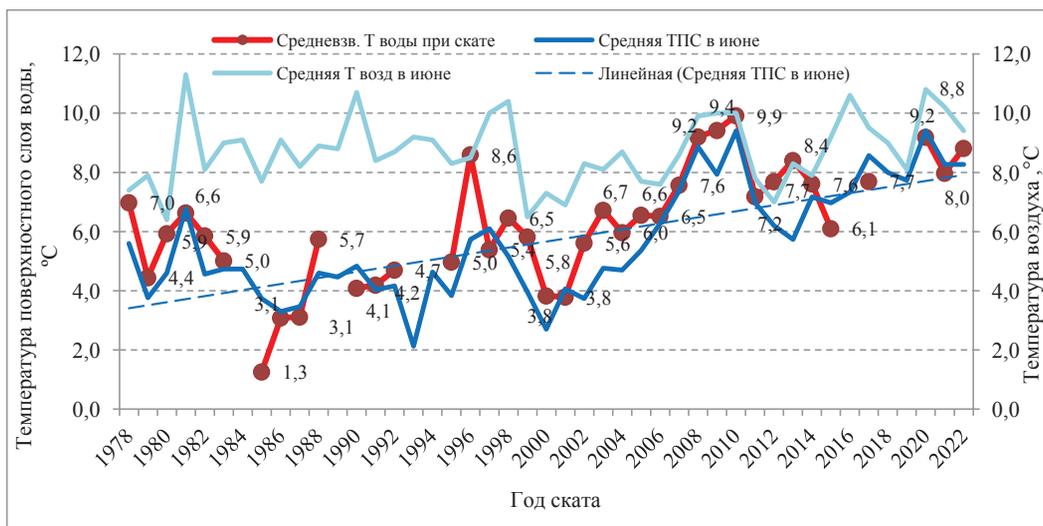


Рис. 2. Динамика средней температуры поверхностного слоя воды (ТПС) за июнь, средне-взвешенной температуры прибрежных вод в период ската молоди горбуши из рек и температуры воздуха в приземном слое в период 1978–2022 гг.

Fig. 2. Dynamics of mean SST in the coastal waters in June, mean weighted per migration intensity SST in the coastal waters within the period of downstream migration of pink salmon juveniles, and air temperature at the sea surface for 1978–2022

молоди скатилось до 7 июня, в результате чего, по мнению автора, коэффициент возврата этого поколения составил всего 0,2 %. Действительно, и по нашим данным средневзвешенная температура воды в период ската 1,3 °C — самая минимальная за исследуемый период. Кроме этого, неблагоприятные условия ската молоди отмечаются и для 1987 и 1990 гг. [Карпенко, 1998], когда из-за задержки льда молодь катилась под ледовый припай. В 1987 г. средневзвешенная температура составляла 3,1 °C, а в 1990 г. — немногим более 4,1 °C, т.е. термические условия в период ската молоди в эти годы также можно признать неблагоприятными. В последующие годы только два случая покатной миграции при средневзвешенной температуре 3,8 °C, в 2000 и 2001 гг., можно сравнить с описанными выше. При этом скат молоди в холодные прибрежные воды в эти годы не имел катастрофических для формирования поколений последствий, коэффициент возврата потомков карагинской горбуши к родителям составил соответственно 2,4 и 3,6.

На наш взгляд, констатация факта массового ската молоди под ледовый припай не является основанием считать, что на выживаемость молоди отрицательно влияет низкая температура воды в прибрежье, В.И. Карпенко [1998] связывал ее с поздним развитием гидрологических процессов (гидрологической весны) и низкой биомассой кормового зоопланктона. Тех же взглядов придерживался и В.В. Максименков [2007], согласно выводам которого продукция копепод — веслоногих рачков (*Pseudocalanus minutus* и *Oithona similis*), наиболее значимых в питании молоди горбуши [Гриценко и др., 1987; Шубин и др., 1990], — в июне тесно связана с температурой воды в мае (по данным гидрометеостанции (ГМС) в пос. Корф), увеличение температуры воды свыше 3,0–3,5 °C в мае обеспечивало двух-трехкратное увеличение продукции рачков в июне.

Свои выводы В.В. Максименков [2007] основывал на натуральных наблюдениях в 1968–1984 гг. После землетрясения 2012 г. ГМС пос. Корф прекратил наблюдения, однако остается возможность проследить рост температуры в мае-июне предшествующего периода вплоть до 2011 г. включительно, сохраняя преемственность рядов наблюдений (рис. 3). Согласно трендам, основанным на фактических рядах наблюдений за этот пе-

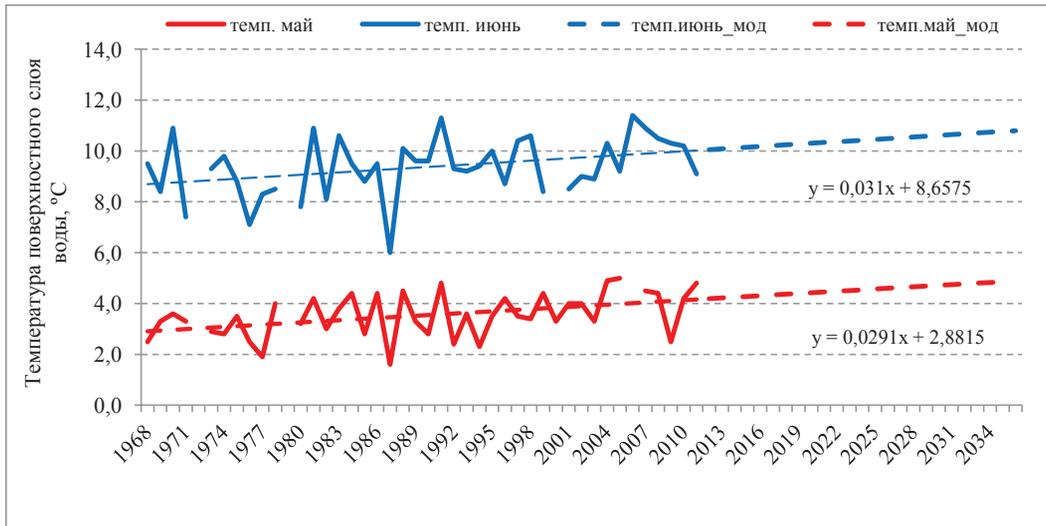


Рис. 3. Динамика средней температуры поверхностного слоя воды за май и июнь по данным ГМС пос. Корф в 1968–2022 гг. и ее тренд до 2035 г.

Fig. 3. Dynamics of mean SST in May and June of 1968–2022 and its trend extrapolated until 2035, on the data of Korff hydrometeorostation

риод, средняя температура воды в мае достигла 3,0 °C примерно к 1975 г., 3,5 °C — на рубеже 1980 и 1990-х гг., а 4,0 °C — уже к началу 2000-х гг. Соответствующим образом менялась температура воды и в июне (рис. 3).

Таким образом, с различными пределами допущений можно предполагать, что термические условия прибрежных вод для развития фито- и зоопланктона с периода 1968–1980-х гг., описанного В.В. Максименковым [2007], в дальнейшем год от года только улучшались, что и показывают ряды данных, полученных методами дистанционного зондирования (рис. 2). Отдельно отметим, что массивы данных по температуре воды, полученные разными способами, осредненные по площадям либо приуроченные к отдельным участкам побережья, не тождественны друг другу и не могут использоваться для прямых сравнений, для анализа в частном случае привлекались аутентичные данные ГМС пос. Корф.

Помимо классической весенней вспышки первичной продукции под воздействием притока солнечной радиации и высокого прогрева поверхностного слоя, в ледовитые годы цветение фитопланктона может отмечаться и на кромке льда в условиях низкого температурного фона (–1 °C). В таких случаях продолжительность цветения и его интенсивность будут лимитироваться наличием свободных биогенов и температурным фоном, подавляющим скорость метаболических процессов. Сравнение темпов роста *Calanus marshallae* при классическом весеннем и раннем ледовом развитии фитопланктона в юго-восточной части Берингова моря показало, что в «теплые» годы *C. marshallae* успевает продуцировать два поколения против одного в «холодный» год, а общая продукция ракообразных может различаться в несколько раз [Hunt, Stabeno, 2002]. В контексте исследования это может означать, что в отдельные годы благоприятный для развития фито- и зоопланктона температурный фон морских вод в мае-июне может не отражать реально происходящих в прибрежной зоне процессов.

Смещение сроков «цветения» фитопланктона на относительно более ранний период по типу «холодных» лет и его низкий продукционный эффект, весьма вероятно, могут оказывать влияние на уровень смертности молоди горбуши в прибрежье в такие годы, вне зависимости от темпов прогрева верхнего слоя прибрежных вод после распадения или выноса льда. Представляется, что в соответствии с общим трендом увеличения температуры вероятность таких событий в последние годы снижается, уже с 2008 г.

динамика средней температуры прибрежных вод в июне с небольшими отклонениями близко соответствует ходу приземной температуры воздуха (рис. 2), что, по-видимому, косвенно свидетельствует о раннем распадении ледовых полей в прибрежной зоне.

Так или иначе, но начиная с 2002 г. скат молоди в июне протекал в условиях, при которых средневзвешенная температура воды прибрежных вод в период покатной миграции составляла не менее 5,6 °С, в отдельные годы достигая 9,9 °С (в среднем 7,8 °С), с устойчивой тенденцией к росту (рис. 3).

Воздействие ТПС на рост запасов карагинской горбуши в разных линиях воспроизводства неравнозначно (рис. 4). Гораздо ощутимее эффект положительного тренда роста ТПС проявляется в линии урожайных для карагинской горбуши нечетных лет воспроизводства. В смежной линии можно лишь констатировать общий тренд на увеличение численности без каких-либо предпосылок качественного изменения ее уровня. При этом отмечены переходные по урожайности поколения, когда температурный фактор в случае резкого снижения численности в урожайной линии (возврат 2013 г.) явно не являлся лимитирующим и, наоборот, в случае наращивания численности в ранее неурожайной линии начинает играть ключевую роль (возвраты 2016 и 2018 гг.). На наш взгляд, такие различия по отклику на события в разных линиях могут быть объяснены единственным образом: несмотря на то что условия одинаково благоприятны для молоди обеих линий, их потенциал реализуется только в условиях нереста такого числа родителей, которое способно обеспечить качественный переход поколения на следующий уровень численности. Таким условиям соответствовали поколения 2014 и 2016 гг. от нереста 15 и 40 млн производителей, возвраты которых состоялись в 2016 и 2018 гг. (см. рис. 3, коричневые маркеры). По неизвестным причинам возврат около 30 млн особей горбуши в 2020 г. был ниже численности родителей, но уже в следующем поколении в 2022 г. нерестилища были обеспечены 37 млн производителей, что при наличии прочих благоприятных условий позволяет рассчитывать на высокий уровень численности в линии прежде неурожайных четных лет уже в 2024 г.



Рис. 4. Зависимость урожайности поколений горбуши от средневзвешенной температуры прибрежных вод в период ската молоди горбуши из рек в 1979–2022 гг.

Fig. 4. Dependence of the pink salmon year-classes strength on the mean weighted per migration intensity SST in the coastal waters within the period of downstream migration of juveniles in 1979–2022

Ожидалось, что при дальнейшем моделировании динамики численности карагинской горбуши в качестве параметра температурного фона использование средневзвешенной температуры в прибрежье в период ската молоди было бы наиболее

оптимальным, однако лучшим образом это влияние проявлялось через применение в расчетах температуры воды в прибрежных водах в третьей декаде июня (рис. 5). К этому времени скатывалось уже более 93 % молоди горбуши, и, по-видимому, третья декада июня является определяющей в вопросе формирования поколений высокой численности, поскольку сценарий экстремально высоких поколений может быть реализован только в случае благоприятных условий в морском побережье, а также и на всех других этапах жизненного цикла поколения (рис. 5). Причем, судя по представленной зависимости, рассчитывать на получение сверхурожайного поколения можно только в том случае, если температура прибрежных вод в конце июня превысит 10 °С.



Рис. 5. Зависимость численности поколений карагинской горбуши от средней температуры воды в морском побережье в июне в год покатной миграции в 1979–2022 гг.

Fig. 5. Dependence of the Karaginsky pink salmon year-classes strength on the mean SST in the coastal waters in June in the year of downstream migration of juveniles in 1979–2022

Очевидно, что этим условиям должна соответствовать и высокая численность родительского стада. Анализируя кратность отклонений фактической численности потомков горбуши (D) от численности, рассчитанной по уравнению (рис. 5), выявлена связь данных отклонений с численностью родителей. Уровень связи невысок, но через распределение точек можно уверенно провести кривую Рикера [Рикер, 1979] (рис. 6).

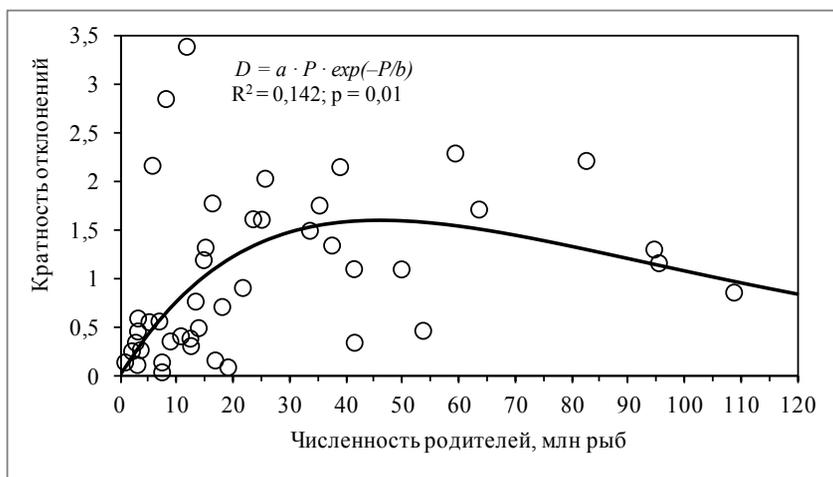


Рис. 6. Зависимость кратности отклонений уравнения, приведенного на рис. 4, от численности родителей

Fig. 6. Multiplicity of deviations of the equation at Figure 4 as a function of the number of parents

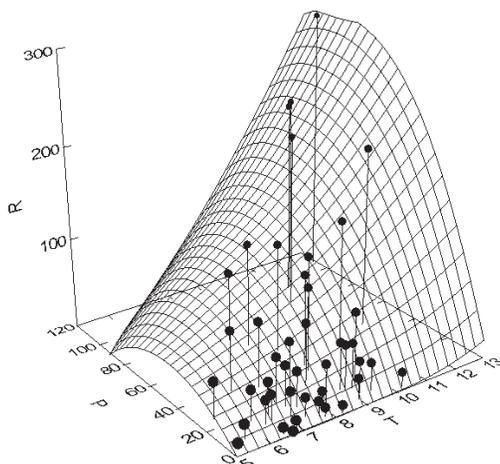
Общая зависимость численности потомков горбуши (R , млн рыб) от численности родителей (P , млн рыб) и гидрометеорологических факторов (рис. 7) формализована в виде следующего уравнения:

$$R = a \cdot P \cdot \exp\left(-\frac{P}{b} + c \cdot T3\right), \quad (1)$$

где $T3$ — средняя температура воды в морском прибрежье в третьей декаде июня в год покатной миграции. Строчными буквами обозначены коэффициенты, значения которых, как и результаты дисперсионного анализа уравнения, приведены в таблице.

Рис. 7. Зависимость численности поколений (R , млн рыб) от численности родителей (P , млн рыб) и температурных условий в морском прибрежье (T , °C) в 3-й декаде июня, сглаженная уравнением (1)

Fig. 7. Dependence of the pink salmon year-classes strength (R , 10^6 ind.) on the parents number (P , 10^6 ind.) and SST in the coastal waters in late June (T , °C), smoothed by equation (1)



Значения коэффициентов и результаты анализа модели
Values of the model coefficients and results of the model analysis

| Коэффициент | Среднее | Ст. ошибка | T-критерий |
|--------------------------------|-------------------|------------|------------|
| a | 0,694 | 0,287 | 2,418 |
| b | 103,090 | 32,281 | 3,193 |
| c | 0,188 | 0,053 | 3,565 |
| Дисперсионный анализ уравнения | | | |
| $D_c : k_c$ | 126977,7 : 42 | | |
| $D_r : k_r$ | 47702,9 : 40 | | |
| R_c^2 | 0,791 | | |
| F | 75,694 | | |
| p | 0,000000000000003 | | |
| s.e. | 34,974 | | |

Примечание. Статистические критерии: D_r , D_c — соответствующие индексам остаточная и общая скорректированная суммы квадратов остатков; k_r , k_c — соответствующие индексам числа степеней свободы; R_c^2 — скорректированный коэффициент детерминации; F — критерий Фишера; p — уровень значимости; s.e. — стандартная ошибка.

Дополнительно отметим, что из обучающей выборки (поколения 1977–2020 гг.) была исключена пара значений, относящаяся к поколению 2013 г. от нереста 5,6 млн производителей, возврат потомков от которых составил более 162 млн рыб. Кратность возврата потомков в этом случае составляла около 29 экз. на одного родителя, что представляется экстремальной величиной и указывает скорее на некорректную оценку численности производителей на нерестилищах. Действительно, в 2013 г. на оценку численности пропуска производителей в реки с борта вертолета было использовано всего 28,5 полетных часов против стандартных в последнее время 40,0 час. А с учетом протяженности транзитных перелетов от мест базирования полезное полетное время было и того меньше, поэтому значительная часть фонда не была обследована. Нет оснований считать, что было недоучтено большое количество производителей, возврат горбуши к побережью в 2013 г. действительно был невысок, ниже численности

родительского стада, но все же полагаем, что состоявшийся пропуск должен был быть как минимум кратно больше оцененной величины.

Расчитанный с применением уравнения (1) теоретический ряд в целом приемлемо описывает фактическую динамику численности поколений карагинской горбуши в смежных линиях (рис. 8), при этом не следует забывать, что существуют и другие факторы, способные оказывать значительное влияние на выживание горбуши в онтогенезе на тех или иных временных отрезках.



Рис. 8. Соответствие смоделированной динамики численности поколений карагинской горбуши обучающей выборке (нерест 1977–2018 гг.), возврату поколений от нереста 2019–2021 гг. (цифрами обозначено отношение модельных оценок к фактическим) и прогноз возврата поколений от нереста 2022 и 2023 гг. в 2024 и 2025 гг. (обозначены маркером с заливкой)

Fig. 8. Modeled hindcasts of the pink salmon year-classes of 1977–2021 with their factual abundance in the years of return and the forecast for the year-classes of 2022 and 2023 (dark symbols). The numbers indicate the modeled and factual return for the year-classes of 2019–2021 returned for spawning in 2021–2023

Отметим, что обучающая для модели выборка включала период 1975–2020 гг. В дальнейшем была предпринята попытка получения прогнозных оценок на перспективу возврата поколений 2021–2025 гг., из которых уже осуществлен возврат потомков соответственно в 2021, 2022 и 2023 гг. Во все эти три года получен приемлемый с нашей точки зрения результат для такого флюктуирующего вида, как горбуша, с отклонением от фактической величины соответственно $-10,4$, $+27,4$, $-17,6$ %.

Кроме того, с учетом имеющейся в настоящее время информации о заполнении нерестилищ в 2022 и 2023 гг. (соответственно в 37,0 и 66,5 млн производителей), температуре в прибрежных водах в 3-й декаде июня в 2023 г. ($10,8$ °C) и экспертно пролонгированной оценке на том же уровне в 2024 г. можно предположить возврат карагинской горбуши на перспективу в 2024 г. на уровне 137 млн, в 2025 г. — 185 млн особей.

В целом анализ представленной модели (уравнение (1)) показывает, что до настоящего времени эффективность воспроизводства карагинской горбуши растет пропорционально росту температуры в прибрежных водах (см. рис. 7). Фактологический анализ имеющегося ряда данных свидетельствует, что наилучшая эффективность воспроизводства горбуши наблюдалась при ТПС побережья в 3-й декаде июня в диапазоне $10,7$ – $12,9$ °C. Модель, учитывающая динамику этого показателя во времени, предполагает последовательное улучшение условий воспроизводства в соответствии с климатическим трендом на увеличение температуры (см. рис. 2), а наиболее оптимальной в имеющемся ряду наблюдений можно считать пока наибольшую из наблюдаемых значений — $12,9$ °C. Данную температуру округлили до 13 °C и, подставив в уравнение

(1), построили кривую воспроизводства горбуши, наиболее соответствующую современному состоянию запасов (рис. 9), которое в свою очередь является следствием совокупного действия двух факторов — наряду с температурой в прибрежье уровень современных уловов обеспечивает и величина пропуска производителей в реки, заметно превышающая рекомендованные величины.

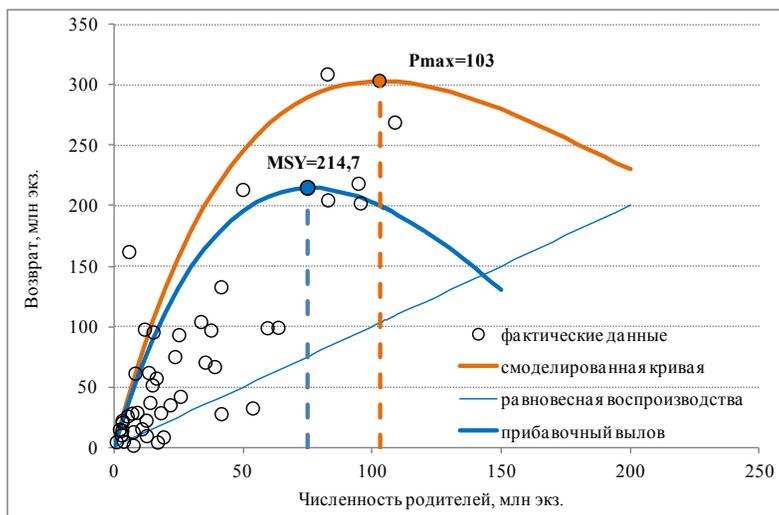


Рис. 9. Кривые воспроизводства и ориентиры пропуска карагинской горбуши, соответствующие экстравысокочисленным поколениям последних лет

Fig. 9. Parents-progeny dependence and limits of pink salmon escapement to spawning grounds for extra-strong year-classes of recent years

Фактически ежегодно пропускаемое в реки количество производителей находится в прямом соответствии с обилием подходов горбуши к побережью, их продолжительностью и производственными мощностями предприятий. Высокий пропуск производителей на нерестилища в последние годы является прямым следствием неспособности предприятий рыбной промышленности в условиях обильных подходов переработать горбушу, предназначенную специалистами отраслевых научных организаций для промысла. В результате на нерест проходит количество производителей, значительно превышающее уровень, считающийся специалистами оптимальным. Величина поколений, продуцируемых высокочисленным родительским фондом, формировалась в том числе и под воздействием роста температуры и увеличения кормовой базы в морском прибрежье в период ската молоди, позволяющей выживать значительной ее доле, создавая предпосылки к появлению экстравысокочисленных генераций горбуши.

Рост числа таких случаев в два последних десятилетия дает возможность пересмотреть ранее сложившиеся представления о динамике численности стада карагинской горбуши [Фельдман и др., 2018] в пользу существования более продуктивного уровня воспроизводства.

Максимально зафиксированный пропуск производителей в реки Карагинской подзоны составил 108,6 млн особей в 2019 г. и обеспечил возврат почти 270 млн рыб в 2021 г. Отсутствие наблюдений большего пропуска производителей делает ниспадающую ветвь кривой воспроизводства скорее теоретической, чем подтвержденной практически. Ожидается, что крутизна ее падения должна быть сильнее, поскольку риск получения «эффекта катастрофического переполнения нерестилищ» не позволяет рассматривать пропуск 150 млн рыб на нерест как элемент хоть и «неэффективного», но вполне рабочего процесса управления рыболовством. Однако в свете результатов данного исследования можно ожидать, что емкость нерестилищ горбуши значительно выше, чем это представлялось ранее.

Депрессия запасов западнокамчатской горбуши после пропуска 110 млн в 1983 г. стала «хрестоматийным» событием в истории наблюдений за воспроизводством лососей и в дальнейшем поставила точку в вопросе о предельной емкости ее нерестилищ. Оценка пропуска горбуши в реки того же побережья в 2018 г. составила сходную величину (112 млн рыб), участок побережья, на который пришлось подходы, был пространственно уже, а удельный пропуск в реки был вдвое выше уровня захода 1983 г. [Шевляков и др., 2018]. Тем не менее возврат западнокамчатской горбуши в 2020 г. был равновесным пропуску родителей. Таким образом, представляется, что точку в этом вопросе ставить рано. Тем более на фоне того, что рабочие диапазоны и уровень воспроизводства горбуши двух побережий Камчатки поразительно сходны. В соответствии с этим заключением сосредоточимся на области кривой, подтвержденной фактическими возвратами.

Ранее для карагинской горбуши выделяли три уровня ее воспроизводства, максимальный из которых предполагал пропуск на нерест 34,7 млн рыб при теоретическом возврате 137 млн особей [Фельдман и др., 2018]. Современный уровень воспроизводства в этих терминах можно описать как «экстраурожайный», пропуск 40–50 млн родителей за единичным исключением не обеспечивает максимум воспроизводства, для получения максимального прибавочного воспроизводства требуется обеспечивать пропуск 75 млн родителей. А максимум популяционного воспроизводства достигается при пропуске 103 млн производителей (см. рис. 8). В этом контексте можно предположить, что пропуск в 2022 и 2023 гг., выдержанный в соответствии с ранними рекомендациями, не позволит в 2024 и 2025 гг. обеспечить уровень максимального воспроизводства горбуши.

Заключение

Покатная миграция молоди горбуши из рек в прилегающие морские акватории — сложный процесс перехода из пресной среды в морскую, который сопровождается рядом факторов, способных оказывать воздействие на выживание молоди в этот период. Большинство авторов [по: Шунтов, Темных, 2008] склоны считать, что основной лимитирующий фактор в этот период — выедание хищниками, чему в большой мере может способствовать степень освоения молодью запасов желточного мешка. Чем выше от массы тела доля остатка желтка, тем молодь более малоподвижна и подвержена выеданию. Наличие желточного мешка и его остаточную массу связывают с принудительным и преждевременным началом покатной миграции в результате размыва гнезд паводками и высокими скоростями течения в реках.

Цикличность и дискретность климатических периодов в районах воспроизводства могут формировать комплекс условий в непосредственном окружении молоди на поздних пресноводных стадиях ее развития, смещающий в ту или иную сторону естественные фенологические сроки начала покатной миграции в морские воды, и тем самым через степень физиологической готовности и адаптированности к жизни в условиях эстуарных и морских прибрежных экосистем действительно могут оказывать влияние на смертность молоди в результате выедания хищниками. Также стоит отметить, что условия в морском побережье формируются под воздействием глобальной циркуляции водных масс и притока солнечной радиации в прибрежных шельфовых зонах. Ход температур в прибрежных водах наряду с другими факторами последовательно «запускает» весенние процессы развития продукции фитопланктона и мирного зоопланктона, составляющего основу питания молоди горбуши в этот период [Шубин и др., 1990]. Увеличение средней температуры воды в мае на 1,0–1,5 °С до 3,0–3,5 °Скратно увеличивает продукцию массовых видов копепод к моменту ската основной массы молоди горбуши в июне [Максименков, 2007]. Таким образом, важность благоприятного сочетания сроков покатной миграции молоди лососей и фазы развития кормовой базы в побережье для формирования высокочисленных поколений горбуши переоценить сложно.

В нашем исследовании мы оперируем данными по температуре воды в июне, в частности в 3-й декаде июня, подразумевая под этим, с одной стороны, инерционность и сезонную преемственность процессов теплонакопления в водных массах и механизм формирования продукции копепод на основе развития фитопланктона в мае. С другой стороны, к концу июня осуществляется скат основной массы покатников горбуши, на которых непосредственно транслируются сложившиеся в прибрежье условия, и степень выживания этой группы определяет судьбу поколения в целом.

Представляется, что диапазон теоретического «разрыва» между формирующимися условиями жизни молоди в пресноводной и морской средах на протяжении последних 20 лет непрерывно сужался (см. рис. 2), и, по-видимому, к концу первого десятилетия 2000-х гг. фактор развития кормовой базы молоди в период, предшествующий ее скату в прибрежные морские воды, маркируемый в настоящем исследовании через термику прибрежных вод, перестал играть лимитирующую роль при формировании поколений карагинской горбуши. По мере роста численности поколений в смежных линиях воспроизводства накапливался и фонд производителей, позволивший, даже с учетом промыслового изъятия, в урожайной линии к 2009 г. обеспечить нерест на уровне 83–108 млн особей, а в смежной, прежде неурожайной, линии начиная с 2016 г. достичь планку 40 млн особей. Благодаря совокупному действию двух факторов — нересту вдвое большего, чем предполагалось оптимальным, числа производителей и снижению раннеморской смертности — численность неурожайных четных поколений достигла статуса урожайных, а численность ранее урожайных — статуса экстраурожайных.

Формализация этих факторов в оригинальной модели позволила провести описание динамики временного ряда численности карагинской горбуши за период 1975–2020 гг. с приемлемым качеством ($R^2 = 0,791$). Была предпринята попытка получения прогнозных оценок на перспективу поколений, вернувшихся в 2021–2023 гг. В эти годы получен удовлетворительный для горбуши результат с отклонением от фактических значений соответственно –10,4, +27,4 и +17,7 %. Кроме того, с учетом имеющейся информации о заполнении нерестилищ в 2022 и 2023 гг. в 37,0 и 66,5 млн производителей, температуре в прибрежных водах в 3-й декаде июня в 2023 г. — 10,8 °C и экспертно пролонгированной оценке на том же уровне в 2024 г., можно предположить возврат карагинской горбуши в 2024 г. на уровне 137 млн, в 2025 г. — 185 млн особей. Согласно модельным расчетам пропуск производителей на нерест в указанном диапазоне не приводит к гарантированному получению экстравысокочисленных поколений, но пропуск в 2023 г. 66,5 млн производителей и оценка возврата поколения в 2025 г. довольно близки к этому уровню. Для повышения надежности реализации сценария возврата экстравысокочисленных поколений требуется пересмотр представлений о спектре ориентиров оптимума пропуска и моделях управления промыслом. Наши расчеты показывают, что экстравысокочисленный уровень подходов в современный период обеспечивается нерестом 75 млн производителей и более.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаем благодарность сотрудникам ТИНРО Е.И. Устиновой, Е.О. Басюку, Ю.Д. Сорокину и Е.Ю. Малыгину, а также сотруднику ВНИРО С.Л. Горину за предоставление материалов, ценные советы по работе с климатическими базами данных и обработку первичных материалов. Особая благодарность заведующей лабораторией лососевых рыб КамчатНИРО О.В. Зикуну за консультации и предоставленные материалы, Т.Ю. Салюмон за кропотливую работу в архиве. А также всем сотрудникам КамчатНИРО, которые в разные годы проводили и продолжают проводить в полевых условиях сбор материалов по учету численности молоди лососей в реках, по биологическим характеристикам производителей на научных станциях и рыбоперерабатывающих предприятиях, по распределению и численности производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах региона, за их нелегкий, но очень важный труд, позволивший

сформировать массивы данных, использованные в данном исследовании, а также для работы на многие годы вперед.

The authors are grateful to their colleagues: E.I. Ustinova, E.O. Basyuk, Y.D. Sorokin, and E.Y. Malygin (TINRO) and S.L. Gorin (VNIRO) for providing materials for the study and valuable advises for climate databases using and data processing. Special thanks to O.V. Zikunova (head of Salmonid Fishes Lab. of KamchatNIRO) for her consultations and personal materials, as well as to T.Y. Salyamon (KamchatNIRO) for painstaking work in the archive, and to other colleagues from KamchatNIRO who collected many years and continue to collect the materials on number of salmon juveniles in rivers, on biological characteristics of salmon spawners at research stations and fish processing enterprises, and on abundance and distribution of pacific salmon on spawning grounds, for their hard but very important work that made possible to form the data sets used in this study and would be useful for many years ahead.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена по личной инициативе, без дополнительного финансирования.
The study was done initiatively, without special 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 followed.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Е.А. Шевляков — постановка задачи, анализ результатов, написание текста статьи; Н.А. Дедерер — обработка данных, иллюстрации, обсуждение результатов; В.И. Островский — систематизация материала и статистическая обработка, обсуждение результатов; Г.В. Хен — обработка данных, обсуждение результатов.

E.A. Shevlyakov — concept formulation, the results interpretation and the text writing; N.A. Dederer — data processing, illustrations, the results discussing; V.I. Ostrovsky — systematization of materials and statistical processing; G.V. Khen — data processing and the results discussing.

Список литературы

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

Горяинов А.А. Биология молоди кеты в морском побережье южного Приморья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1991. — 26 с.

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

Дедерер Н.А., Шевляков Е.А. Оценка влияния температурных показателей на формирование численности в разные периоды жизни горбуши западного и восточного побережий Камчатки // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса : мат-лы 10-й междунар. науч.-практ. конф. молод. ученых и специалистов. — М. : ВНИРО, 2022. — С. 92–94.

Дрейпер Н.Р., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ : моногр. — Изд. 3-е. — М. : Издательский дом «Вильямс», 2007. — 912 с.

Ефанов В.Н. Смертность горбуши на различных этапах развития и факторы, ее обуславливающие // Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по научно-техническим проблемам марикультуры. — Владивосток : ТИНРО, 1983. — С. 47–48.

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

Коваль М.В., Горин С.Л., Козлов К.В. и др. Ихтиологические исследования эстуариев рек Хайрюзова, Белооголовая и Ковран (западная Камчатка) в июле-августе 2012 г. // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2012. — С. 91–106.

Коваль М.В., Морозова А.В. Состав ихтиофауны, распределение и пищевые отношения массовых видов рыб в эпипелагиали Камчатского залива в период нагула молоди тихоокеанских лососей // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 31. — С. 106–121.

Курмазов А.А. Освоение побережий и развитие рыболовства в Беринговом море : моногр. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2006. — 259 с.

Лепская Е.В., Бонк Т.В., Сушкевич А.С. и др. Условия среды в морском прибрежье основных бассейнов воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2019. — Вып. 53. — С. 22–33. DOI: 10.15853/2072-8212.2019.53.22-33.

Максименков В.В. Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и прибрежье Камчатки : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2007. — 278 с.

Медик В.А., Токмачев М.С. Математическая статистика в медицине : учеб. пособие. — М. : Финансы и статистика, 2007. — 800 с.

Павлов Д.С., Кириллова Е.А., Кириллов П.И. Активный выход молоди горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) в поток для пассивной покатной миграции // Вопр. ихтиол. — 2019. — Т. 59, № 6. — С. 724–731. DOI: 10.1134/S0042875219060134.

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1979. — 408 с. (Пер. с англ.)

Фельдман М.Г., Шевляков Е.А., Артюхина Н.Б. Оценка ориентиров пропуска производителей тихоокеанских лососей в бассейнах рек Северо-Восточной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2018. — Вып. 51. — С. 5–26. DOI: 10.15853/2072-8212.2018.51.5-26.

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

Шевляков Е.А., Шубкин С.В., Дубынин В.А. и др. Методики учета производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях миграции к ним // Бюл. № 8 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2013. — С. 36–57.

Шубин А.О., Федотова Н.А., Чернышева Э.Р. Условия нагула и распределение молоди горбуши в прибрежье юго-востока Сахалина в июне 1988 г. // Тез. докл. Междунар. симпоз. по тихоокеанским лососям. — Владивосток : ТИПРО, 1990. — С. 110–111.

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

Hunt G.L.Jr., Stabeno Ph.J. Climate change and control of energy flow in the southeastern Bering Sea // Progress in Oceanography. — 2002. — Vol. 55, Iss. 1–2. — P. 5–22. DOI: 10.1016/S0079-6611(02)00067-8.

Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P., Birkenbeyel G.K. Systat for Windows: Statistics. Version 5. — Evanston : Systat. Inc., 1992. — 750 p.

References

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

Goryainov, A.A., Biology of juvenile chum salmon in the coastal zone of southern Primorye, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: Dal'nevost. Otd. Akad. Nauk. SSSR, 1991.

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.

Dederer, N.A. and Shevlyakov, E.A., Assessment of the influence of temperature indicators on the formation of numbers in different periods of life of pink salmon on the western and eastern coasts of Kamchatka, in *Sovremennyye problemy i perspektivy razvitiya rybnokhozyaystvennogo kompleksa*

(Modern problems and prospects for the development of the fishery complex: materials of the 10th international scientific-practical conf. young learned and specialists), Moscow: VNIRO, 2022, pp. 92–94.

Draper, N. and Smith, H., *Prikladnoy regressionnyy analiz* (Applied Regression Analysis), Moscow: Izdatel'skiy dom «Vil'yams», 2007, 3rd ed.

Efanov, V.N., Mortality of pink salmon at various stages of development and factors causing it, in *Tez. dokl. IV Vsesoyuz. soveshch. po nauch.-tekhn. problemam marikul'tury* (Abstracts. report IV All-Union. meeting on scientific and technical mariculture issues), Vladivostok: TINRO, 1983, pp. 47–48.

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

Koval, M.V., Gorin, S.L., Kozlov, K.V., Nikulin, D.A., and Shtremel, M.N., Ichthyological studies of the estuaries of the Khairyuzova, Belogolovaya and Kovran rivers (western Kamchatka) in July-August 2012, in *Byull. N 7 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 7 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2012, pp. 91–106.

Koval, M.V. and Morozova, A.V., Fish fauna, spatial distribution and interspecific food relations of abundant fish stocks in the epipelagial of the Kamchatka Gulf during growth period of juvenile pacific salmon, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2013, vol. 31, pp. 106–121.

Kurmazov, A.A., *Discovery the coasts and fishery development in the Bering Sea*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Lepskeya, E.V., Bonk, T.V., Sushkevich, A.S., Kurbanova, L.V., Koval, M.V., Lozovoy, A.P., Kozhevnikov, A.V., Kolomeytsev, V.V., and Kirillova, E.A., Environmental conditions in the coastal area of basic spawning basins of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* at Western Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2019, vol. 53, pp. 22–33. doi 10.15853/2072-8212.2019.53.22-33

Maksimenkov, V.V., *Pitaniye i pishchevyye otnosheniya molodi ryb, obitayushchikh v estuariyakh rek i pribrezh'ye Kamchatki* (Nutrition and nutritional relationships of juvenile fish living in estuaries of rivers and the coast of Kamchatka), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2007.

Medik, V.A. and Tokmachev, M.S., *Matematicheskaya statistika v meditsine* (Mathematical Statistics in Medicine), Moscow: Finansy i Statistika, 2007.

Pavlov, D.S., Kirillova, E.A., and Kirillov, P.I., Active outcome of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) fry into the water current for passive downstream migration, *J. Ichthyol.*, 2019, vol. 59, no. 6, pp. 946–953. doi 10.1134/S0032945219060110

Ricker, W.E., *Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations*, Ottawa: Dep. Environ. Fish. Mar. Serv., 1975.

Feldman, M.G., Shevlyakov, E.A., and Artukhina, N.B., Evaluation of pacific salmon spawning escapement parameters for the river basins of North-East Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2018, vol. 51, pp. 5–26. doi 10.15853/2072-8212.2018.51.5-26

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

Shevlyakov, E.A., Shubkin, S.V., Dubynin, V.A., Malykh, K.M., Golub, E.V., Golub, A.P., Kaev, A.M., and Koval, M.V., Methods for accounting for spawners of Pacific salmon in spawning grounds and migration routes to them, in *Byull. no. 8 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 8 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2013, pp. 36–57.

Shubin, A.O., Fedotova, N.A., and Chernysheva, E.R., Feeding conditions and distribution of juvenile pink salmon in the coastal zone of south-eastern Sakhalin in June 1988, in *Tez. dokl. Mezhdunar. simpoz. po tikhookeanskim lososyam* (Tez. report International sympos. for Pacific salmon), Vladivostok: TINRO, 1990, pp. 110–111.

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

Hunt, G.L.Jr. and Stabeno, Ph.J., Climate change and control of energy flow in the south-eastern Bering Sea, *Progress in Oceanography*, 2002, vol. 55, no. 1–2, pp. 5–22. doi 10.1016/S0079-6611(02)00067-8

Wilkinson, L., Hill, M.-A., Welna, J.P., and Birkenbeyel, G.K., *Systat for Windows: Statistics. Version 5*, Evanston: Systat. Inc., 1992.

Ulovy tikhoookeanskikh lososey (1900–1986 gg.) (Pacific salmon catches (1900–1986)), Moscow: VNIRO, 1989.

Pacific salmonid catch statistics (updated July 2023), North Pacific Anadromous Fish Commission, Vancouver. <https://www.npafc.org>. Cited June 21, 2022.

Japan Meteorological Agency NEAR-GOOS RRTDB. ds.data.jma.go.jp/gmd/goos/data/database.html.

Vodnyy kadastr Rossiyskoy Federatsii. Razdel 1. Poverkhnostnyye vody: Yezhegodnyye i mnogoletniye dannyye o rezhime i kachestve vod morey i morskikh ust'yev rek. T. 4, ch. 1. Beringovo more, 1977–2017 (Water cadastre of the Russian Federation. Section 1. Surface waters: Annual and long-term data on the regime and quality of waters of the seas and estuaries. Vol. 4, part 1. Bering Sea, 1977–2017). Obninsk: Rosgidromet, 2018.

Поступила в редакцию 5.10.2023 г.

После доработки 27.11.2023 г.

Принята к публикации 30.11.2023 г.

*The article was submitted 5.10.2023; approved after reviewing 27.11.2023;
accepted for publication 30.11.2023*