

ISSN 1606-9919

ИЗВЕСТИЯ ТИНРО

2022

Научный журнал
IZVESTIYA TINRO

Том 202, вып. 2

Год основания 1928



ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства
и океанологии» (ФГБНУ «ВНИРО»)

Год основания: 1928, под настоящим названием с 1937 г.

Импакт-фактор РИНЦ: 0,597

Периодичность: 4 раза в год

Журнал включен в Перечень ВАК как издание, имеющее переводную версию, которая входит в международные базы данных и системы цитирования (CA(pt), Scopus, Springer, WoS)

Свидетельство о регистрации ПИ № ФС77-73773 от 21 сентября 2018 г.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ	245
Долганов В.Н. Лососеобразные (Salmoniformes): морское или пресноводное происхождение?	245
Макоедов А.Н., Макоедов А.А. Тихоокеанские лососи: состояние запасов и перспективы промысла	255
Иванов О.А., Шунтов В.П. Значимость видов рыб в донных и придонных биотопах дальневосточных морей и тихоокеанских вод России	268
Золотов А.О., Буслов А.В., Пономарев С.С. Особенности биологии и перспективы современного промысла тихоокеанской сельди <i>Clupea pallasii</i> на шельфе южных Курильских островов	283
Kuzmenko Yu., Hunt B.P.V., Egorova Yu., Spesivy T., Johnson S.C., Pakhomov E.A. Strontium signal lag in otoliths of juvenile sockeye salmon (<i>Oncorhynchus nerka</i>) during transition from the freshwater to marine environments (Кузьменко Ю., Хант Б., Егорова Ю., Спесивый Т., Джонсон С., Пахомов Е. Задержка сигнала стронция в отолитах ювенильной нерки (<i>Oncorhynchus nerka</i>) во время перехода из пресной в морскую среду) ...	305
Буслов А.В., Овсянников Е.Е. Некоторые аспекты биологии и промысла минтая <i>Theragra chalcogramma</i> юго-западной части Чукотского моря в связи с его размерно-возрастной структурой	316
Барабанников Е.И. Поимка нового для бассейна залива Петра Великого Японского моря вида рыб аю <i>Plecoglossus altivelis</i> (Temminck & Schlegel, 1846) (Plecoglossidae)	329
Федотов П.А., Черниенко И.С. Динамика численности синего краба (<i>Paralithodes platypus</i> Brandt, 1849) в северо-западной части Берингова моря	332
Ельников А.Н., Зелеников О.В. Нерка острова Итуруп: характеристика производителей из промысловых уловов в 2021 году	343
Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Производители нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка): биология и численность	351
Шевляков Е.А., Дедерер Н.А. Динамика численности и внутривидовая структура горбуши западного и северо-восточного побережий Камчатки	369
УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ ...	390
Волков А.Ф. Аппендикулярия Охотского, Берингова, Чукотского морей и северной части Тихого океана и их значение в питании nektona	390
Кильматов Т.Р. Процесс уплотнения при смешении вод Берингова пролива и Чукотского моря в сезонном и климатическом масштабах	409
ПРОМЫСЛОВЫЕ ОБЪЕКТЫ	414
Кручинин О.Н., Мизюркин М.А., Захаров Е.А., Вологов В.М., Шабельский Д.Л., Ваккер Н.Л. Работа флота на промысле дальневосточной сардины и японской скумбрии в прикурильских водах в современный период высокой численности этих видов	414
МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ	429
Свиридов В.В., Коцюк Д.В., Подорожнюк Е.В. Беспилотный фотограмметрический учет тихоокеанских лососей посредством БПЛА потребительского класса	429
Дуленин А.А., Харитонов А.В., Свиридов В.В. Выбор оптимального способа оценки запаса сахарины японской в северо-западной части Татарского пролива	450
Кулик В.В., Глебов И.И., Асеева Н.Л., Новиков Р.Н. Оценка состояния запаса черного палтуса (<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>) в Охотском море	466

BIOLOGICAL RESOURCES	245
Dolganov V.N. Salmoniformes: marine or freshwater origin?	245
Makoev A.N., Makoev A.A. Pacific salmon: status of stocks and prospects for the fishery	255
Ivanov O.A., Shuntov V.P. Importance of fish species in the bottom and near-bottom biotopes of the Far-Eastern Seas and Pacific waters of Russia	268
Zolotov A.O., Buslov A.V., Ponomarev S.S. Features of biology and prospects of modern fishery for pacific herring <i>Clupea pallasii</i> on the shelf of southern Kuril Islands	283
Kuzmenko Yu., Hunt B.P.V., Egorova Yu., Spesivy T., Johnson S.C., Pakhomov E.A. Strontium signal lag in otoliths of juvenile sockeye salmon (<i>Oncorhynchus nerka</i>) during transition from the freshwater to marine environments	305
Buslov A.V., Ovsyannikov E.E. Some aspects of biology and fishery of walleye pollock <i>Theragra chalcogramma</i> in the south-western Chukchi Sea relative to the size and age structure	316
Barabanshchikov E.I. Capture of a new for the basin of Peter the Great Bay (Japan Sea) fish species ayu <i>Plecoglossus altivelis</i> (Temminck & Schlegel, 1846) (Plecoglossidae)	329
Fedotov P.A., Chernienko I.S. Population dynamics of blue crab (<i>Paralithodes platypus</i> Brandt, 1849) in the northwestern Bering Sea	332
Elnikov A.N., Zelennikov O.V. Sockeye salmon of Iturup Island: characteristics of spawners from commercial catches in 2021	343
Zapozhzhets O.M., Zapozhzhets G.V. Sockeye salmon spawners in the basin of Nachikinskoye Lake (south-western Kamchatka): biology and abundance	351
Shevlyakov E.A., Dederer N.A. Dynamics of abundance and intrapopulation structure of pink salmon at the western and north-eastern coasts of Kamchatka	369
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES	390
Volkov A.F. Appendicularia in the Bering, Okhotsk, Chukchi Seas and North Pacific and their significance for feeding of nekton	390
Kilmatov T.R. Cabbelling due to mixing of the Bering Strait and the Chukchi Sea waters on seasonal and climatic scale	409
INDUSTRIAL FISHERY	414
Kruchinin O.N., Mizyurkin M.A., Zakharov E.A., Volotov V.M., Shabelsky D.L., Vakker N.L. Fleet operations at fishing of japanese sardine and chub mackerel in the Kuril waters in the modern period of high abundance of these species	414
METHODS OF INVESTIGATIONS	429
Sviridov V.V., Kotsyuk D.V., Podorozhnyuk E.V. Photogrammetric counts of pacific salmon by means of unmanned aerial vehicles of consumer grade	429
Dulenin A.A., Kharitonov A.V., Sviridov V.V. Choosing the optimal method of stock assessment for <i>Saccharina japonica</i> in the northwestern Tatar Strait	450
Kulik V.V., Glebov I.I., Aseeva N.L., Novikov R.N. Assessment of the stock status for greenland halibut (<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>) in the Okhotsk Sea	466

Учредитель:

ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО»)

Издатель:

Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»)

Главный редактор — В.П. Шунтов, доктор биологических наук, профессор

Editor-in-chief — Shuntov Vyacheslav Petrovich, Dr. Biol. Sci., chief researcher of Pacific branch of VNIRO (TINRO), Honored Scientist of the RF, Honored Worker of Fisheries of the RF

Редакционная коллегия:

А.А. Байталюк, канд. биол. наук, заместитель директора — руководитель ТИНРО; *В.Н. Акулин*, канд. биол. наук, главный специалист, ТИНРО; *Р.Дж. Бимшиш*, д-р биол. наук, почетный научный сотрудник Департамента рыболовства и океанов, Канада; *О.Р. Вальенте Моранте*, канд. техн. наук, старший научный сотрудник, старший преподаватель Южного университета Перу; *И.В. Волвенко*, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО; *А.Ф. Волков*, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО; *Дэлин Дуан*, д-р биол. наук, проф. Океанологического института экспериментальной морской биологии, Китайская академия наук; *Е.П. Дуплепова*, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО; *В.Н. Иванков*, д-р биол. наук, проф. ДВФУ; *О.А. Иванов*, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, ТИНРО (*заместитель главного редактора*); *Дж. Ирвайн*, д-р биол. наук, научный сотрудник Министерства рыболовства и океанов Канады; *Сукёнг Канг*, д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник Национального института рыбохозяйственных наук (NIFS) Республики Корея; *Н.В. Колтаков*, д-р биол. наук, руководитель СахНИРО (*заместитель главного редактора*); *Ли Вэй*, д-р биол. наук, руководитель докторантуры Северо-Восточного лесотехнического университета; Колледж продовольственных исследований и инженерии, Университет океана, Далянь, Китай; *В.А. Лучин*, д-р геогр. наук, ведущий научный сотрудник ФГБУН «ТОИ ДВО РАН»; *О.Я. Мезенова*, д-р техн. наук, проф., зав. кафедрой ФГБОУ ВПО «КГТУ»; *Д. Морисита*, д-р биол. наук, проф. Токийского университета морских наук и технологий, Япония; *Сейя Нагао*, д-р биол. наук, проф., директор Института технологии природы и окружающей среды, Университет Канавава, Япония; *А.М. Орлов*, д-р биол. наук, главный научный сотрудник, руководитель лаборатории Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН; главный научный сотрудник, ФГБНУ «ВНИРО», главный ихтиолог Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН; *Е.А. Пахомов*, канд. биол. наук, профессор университета Британской Колумбии, директор и профессор Института океанов и рыболовства, Ванкувер, Канада; *Р. Рикашевски*, д-р геогр. наук, эколог Национальное управление океанических и атмосферных исследований, Национальная служба морского рыболовства, США; *Г. Руггерон*, д-р биол. наук, научный сотрудник «Natural Resources Consultants Inc.», Канада; *Т.Н. Слуцкая*, д-р техн. наук, проф., главный научный сотрудник, ТИНРО; профессор, Дальрыбвтуз; *Н.К. Христофорова*, д-р биол. наук, проф., зав. кафедрой ДВФУ; *Н.С. Самойлова*, начальник отдела издательство, ТИНРО (*ответственный секретарь*)

Editorial board:

Baitalyuk Aleksei A., deputy head of VNIRO — head of Pacific branch of VNIRO (TINRO), Vladivostok, Russia; *Akulin Valery N.*, chief specialist (TINRO); *Beamish Richard J.*, Emeritus Scientist at Fisheries and Oceans Canada; *Valiente Morante Oscar R.*, senior lecturer, senior researcher at Universidad Científica del Sur, Department of Marine Biology, Peru; *Volvenko Igor V.*, chief researcher (TINRO); *Volkov Anatoly F.*, chief researcher (TINRO); *Duplepova Elena P.*, chief researcher (TINRO); *Delin Duan*, Professor at Experimental Marine Biology Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences; *Ivankov Vyacheslav N.*, Professor at Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia; *Ivanov Oleg A.*, chief researcher (TINRO) (*Deputy Chief Editor*); *Irvine James P.*, research scientist at Government of Canada, Fisheries and Oceans Science Branch, Ecosystem Science Division; *Kang Sukyung*, senior scientist at National Institute of Fisheries Science, Korea; *Kolpakov Nikolai V.*, head of Sakhalin branch of VNIRO (SakhNIRO), Russia (*Deputy Chief Editor*); *Li Wei*, Head of Doctoral Study Department at Northeast Forestry University; College of Food Science and Engineering, Ocean University of China, Dalian, China; *Luchin Vladimir A.*, leading researcher at Pacific Oceanological Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia; *Mezenova Olga Y.*, Professor, head of chair at Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Russia; *Morishita Joji*, Professor at Tokyo University of Marine Science and Technology, Japan; *Nagao Seiya*, Director, Professor at Institute of Nature and Environmental Tech-nology, Kanazawa University, Japan; *Orlov Aleksei M.*, chief researcher, head of laboratory at P.P. Shirshov Institute of Oceanology RAS; chief researcher at VNIRO, chief ichthyologist, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS; Chair Professor at Dagestan State University; leading researcher at Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center RAS; Chair Professor at Tomsk State University; *Pakhomov Evgeny A.*, Professor at University of British Columbia, Professor and Director of Institute for the Oceans and Fisheries, Canada; *Ryckaczewski Ryan*, ecologist, National Oceanic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service, USA; *Ruggerone Gregory T.*, research scientist at Natural Resources Consultants, Inc., U.S.A.; *Slutsкая Tatyana N.*, Professor, chief researcher (TINRO), Professor at Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, Russia; *Khristoforova Nadezhda K.*, chief researcher at Far Eastern Federal University (FEFU), Vladivostok, Russia; *Samoylova Nina S.*, Head of Publishing Department (TINRO) (*Executive Secretary*)

Адрес учредителя:

105187, г. Москва, проезд Окружной, дом 19

Адрес издателя:

690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Адрес редакции:

690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Телефон: (423) 2400-509

Факс: (423) 2300751

e-mail: izvestiya@tinro-center.ru

Сайт: <http://izvestiya.tinro-center.ru>

Том к печати подготовили:

начальник издательства Н.С. Самойлова
редакторы С.О. Шумкова, А.А. Ваккер
корректор Л.Н. Иванова
переводчики Ю.И. Зуенко, Е.П. Швецов
компьютерная верстка О.В. Степановой
Подписано в печать 20.05.2022 г. Формат 70х108/16.
Печ. л. 15,9. Уч.-изд. л. 14,8. Тираж 70 экз.
Заказ № 10. Цена 600 р.
Выход тома в свет 24.06.2022 г.
Отпечатано в издательстве ТИНРО
690091, Владивосток, ул. Западная, 10

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
BIOLOGICAL RESOURCES**

Научная статья

УДК 597.552.5

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-245-254

EDN: AKKVVV

**ЛОСОСЕОБРАЗНЫЕ (SALMONIFORMES):
МОРСКОЕ ИЛИ ПРЕСНОВОДНОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ?****В.Н. Долганов***Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

Аннотация. Длительная дискуссия о морском или пресноводном генезисе лососеобразных рыб актуальна и в настоящее время. До сих пор не найдены достаточно убедительные доказательства какой-либо точки зрения. Рассмотрено мнение о пресноводном происхождении Salmoniformes, основанное на «вероятностном» методе филогенетической реконструкции и генетическом подходе к этой проблеме. Показано, что предлагаемые доводы не могут служить доказательством пресноводного генезиса лососеобразных рыб. При отсутствии каких-либо реальных фактов и теоретических обоснований древней пресноводности Salmoniformes отпадает необходимость доказывать, что они приобретали пресноводность в мелу-палеоцене, чтобы в эоцене снова становиться анадромными.

Ключевые слова: лососеобразные, щукообразные, генезис, пресноводность, анадромность, «вероятностный» метод, генетический подход

Для цитирования: Долганов В.Н. Лососеобразные (Salmoniformes): морское или пресноводное происхождение? // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 245–254. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-245-254. EDN: AKKVVV.

Original article

Salmoniformes: marine or freshwater origin?**Vladimir N. Dolganov**Institute of Marine Biology, National Scientific Centre of Marine Biology,
Far Eastern Branch. Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041, Russia
D.Biol., leading researcher, vndolganov@mail.ru

Abstract. A long discussion about either marine or freshwater genesis of salmonids is still relevant today. So far, no convincing evidence of any point of view has been found. The arguments to freshwater origin of Salmoniformes are analyzed using the «probabilistic» method of phylogenetic reconstruction and genetic approach. The analysis shows that proposed arguments cannot be considered as evidences for freshwater genesis of this taxon. Real facts and theoretical substantiations of early freshwater Salmoniformes are absent, so there is no need to prove that they acquired freshwater dwell in the Cretaceous-Paleocene in order to become anadromous fish again in the Eocene.

Keywords: Salmoniformes, Esociformes, genesis, freshwater dwell, anadromous habit, probabilistic method of phylogenetic reconstruction, genetic approach

* Долганов Владимир Николаевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, vndolganov@mail.ru, ORCID 0000-0002-7898-2521.

© Долганов В.Н., 2022

For citation: Dolganov V.N. Salmoniformes: marine or freshwater origin?, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 245–254. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-245-254. EDN: AKKVVV.

Относительно происхождения лососеобразных рыб существуют противоположные точки зрения — оно морское или пресноводное. Выяснение этого вопроса необходимо для определения направления морфо-экологической эволюции этих рыб и для понимания закономерностей формирования их биологического разнообразия.

Из данных палеонтологии следует, что центром происхождения лососеобразных рыб является северная часть Тихого океана [Cavender, Miller, 1972; Ueno et al., 1975; Tomoda et al., 1977; Wilson, 1977; Сычевская, 1979, 1986, Smith et al., 1982; Cavender, 1986; Wilson, Williams, 1992; Stearley, Smith, 2016], где их предки уже в палеогене были проходными [Глубоковский, 1995; Долганов, в печати]. Доплиоценовые остатки лососеобразных в Голарктике отсутствуют, кроме бассейна Тихого океана. Нет их предков и среди видов, ныне живущих в пресных водах. С другой стороны, все родственные лососеобразным группы рыб (кроме щукообразных) являются морскими [Берг, 1940; Rosen, 1982; Johnson, Patterson, 1996; Нельсон, 2009; и др.]. Вследствие того, что в современной ихтиофауне генеративно пресноводные рыбы, освоившие нагул в морских водах, отсутствуют, предположение о переносе лососеобразными нагула в морскую среду неправдоподобно. Намного естественнее наличие у них изначально морского питания. Это подтверждает также и их обитание и нагул в море до наступления половозрелости, как и у других проходных рыб морского происхождения, в то время как рыбы пресноводного генезиса нагуливаются только в солоноватых водах и только сезонно. Освоение же рыбами сложно устроенных морских биоценозов более простых пресноводных обычно и естественно, в том числе и перенос в пресные воды не только питания, но и размножения. Все это позволяет считать точку зрения сторонников морского генезиса лососеобразных более предпочтительной. Однако эти результаты, полученные методом исторической биогеографии [Долганов, в печати], противоречат имеющимся в настоящее время представлениям о пресноводном генезисе представителей отряда Salmoniformes, полученным «вероятностным» методом филогенетической реконструкции [Dodson et al., 2009] и генетическим подходом к решению этой проблемы [Alexandrou et al., 2013; Животовский, 2015]. Вследствие этого появилась необходимость критического осмысления доказательств пресноводного генезиса лососеобразных, предложенных на основании данных методов.

«Вероятностный» метод филогенетической реконструкции. Практически у всех проходных и осваивающих пресные воды рыб есть пресноводные популяции и таксоны видового и родового уровня. Соотношение морских, проходных и жилых форм в какой-либо группе рыб зависит от большого количества факторов: древности группы; условий и времени начала процесса освоения пресных вод; количества таксонов, участвующих в освоении пресных вод; наличия свободных экологических ниш; экологической пластичности группы; изменения климата, вынуждающего виды мигрировать на юг или на север, оставляя в пресных водах жилые формы. И даже движения материков. Все эти факторы создают огромное разнообразие вариантов формирования соотношения морских и пресноводных форм. И вместо рассмотрения причин, времени и условий формирования количества таксонов с разным отношением к солёности воды (что трудно и требует определенной квалификации), приверженцы «вероятностного» метода филогенетической реконструкции предлагают упрощенный вариант — подсчет морских, проходных и жилых форм с объявлением генезиса по простому большинству, что истинное происхождение группы показывает далеко не всегда.

Например, у осетрообразных рыб в современной фауне морских видов нет, лишь проходные и пресноводные. По «вероятностному» методу они имеют пресноводный генезис, однако в юрском периоде древнейшие осетровые были морскими [Никольский, 1971]. Многообразные также не имеют ныне морских форм, но предполагать

их пресноводное происхождение от неотенических пресноводных видов невозможно [Берг, 1948]. Если определять «вероятностным» методом генезис колюшковидных рыб подотряда Gasterosteidae, то преобладание пресноводных таксонов указывает на их пресноводное происхождение, хотя ископаемые и современные исходные формы морские [Зюганов, 1991; Нельсон, 2009]. В семействе Galaxiidae, распространенном в Австралии, Новой Зеландии, на юге Африки и Южной Америки, пресноводных форм в несколько раз больше, чем морских [McDowal, 1993]. Происхождение пресноводное? Но блок Австралия-Новая Зеландия откололся от Антарктиды около 60 млн лет назад и дрейфовал на север [Ушаков, Ясаманов, 1984], не имея современной пресноводной фауны рыб, кроме двоякодышащих Dipnoi [Дарлингтон, 1966]. Морские виды галаксиид, заселив пустующие экониши, создали большое количество пресноводных видов и форм.

Аналогичная ситуация и у корюшек Южного полушария — семейств Arlochitonidae, Retropinnidae и Prototroctidae. Проникнуть к Австралии и Новой Зеландии их предки могли только морским путем. Однако преобладание пресноводных видов «вероятностно» предполагает пресноводный генезис этих групп. У корюшек Северного полушария сем. Osmeridae также наблюдается преобладание пресноводных форм, но то, что они сформированы морскими и анадромными предками, сомнения не вызывает [Dodson et al., 2009; Долганов, в печати].

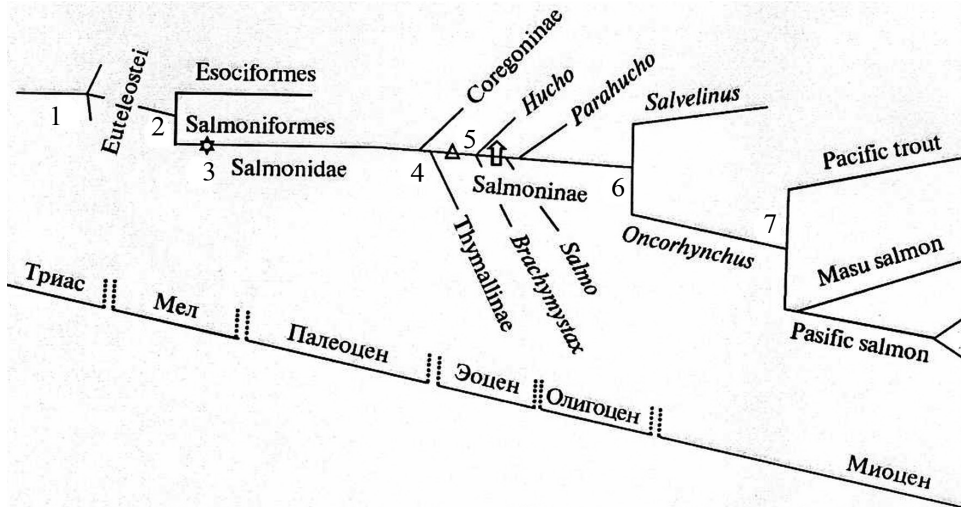
У лососеобразных, так же как у миногообразных и осетрообразных, морские виды уже отсутствуют, к настоящему времени остались только проходные и пресноводные. Согласно «вероятностному» методу генезис у них считается пресноводным [Dodson et al., 2009; Животовский, 2015]. Однако из центра своего происхождения, северной части Тихого океана, лососеобразные, бывшие уже в эоцене проходными рыбами, расселяясь морем в Арктику и Атлантику, создавали там пресноводные популяции, виды и роды [Глубоковский, 1995; Долганов, в печати]. И этих многочисленных пресноводных потомков, употребляя «вероятностный» метод филогенетической реконструкции, почему-то следует считать показателем их пресноводного генезиса.

Если исключить из анализа вторичнопресноводные таксоны, то рассматриваемый метод теряет смысл. Следует также заметить, что результаты этого метода зависят от объема рассматриваемого филума (семейство, отряд, надотряд), однако этот аспект его авторы не обсуждают и не аргументируют. Манипулируя объемом изучаемой группы рыб, можно получить разные результаты. Например, при рассмотрении проблемы генезиса на уровне семейств (Salmonidae, Osmeridae, Galaxiidae, Gasterosteidae, Cottinae и др.), он получается пресноводным, а если на уровне отрядов или надотрядов — морским. Если в пределах надотряда Protacanthopterygii анализировать лососеобразных только совместно с щукообразными [Dodson et al., 2009], то их генезис получается пресноводным, но при анализе всего надотряда он морской.

Результат метода зависит и от систематического положения таксона. При рассмотрении лососевых рыб в качестве отдельного отряда Salmoniformes их генезис получается пресноводным, однако при анализе отряда Salmoniformes, куда они входят в ранге подотряда вместе с корюшковидными [Johnson, Patterson, 1996] или в более расширенном составе [Nelson, 1984], он становится уже морским.

Из сказанного выше следует, что данный метод оправдывает себя только при рассмотрении таксонов, в которых пресноводных видов по сравнению с морскими явное меньшинство (Engraulidae, Gadiformes, Perciformes и др.), т.е. когда это и так очевидно. При анализе проходных и амфидромных групп рыб его применение неприемлемо.

Генетический подход к проблеме генезиса лососеобразных рыб заключается в определении времени дивергенции таксонов и распределении их на филогенетической схеме (см. рисунок) относительно предполагаемой «точки возникновения анадромности» [Alexandrou et al., 2013; Животовский, 2015]. Для доказательства пресноводного происхождения лососеобразных таксоны на шкале времени располагаются авторами в нужной им последовательности: пресноводные (по их мнению) до «точки появления анадромности», а проходные после нее. Искусственность такого подхода очевидна.



Филогения лососевых рыб, основные эволюционные события и датировки согласно данным о нуклеотидных последовательностях фрагментов митохондриальной ДНК и ядерных генов [по: Животовский, 2015, часть схемы]: 1 — радиация костистых рыб; 2 — дивергенция лососеобразных и щукообразных рыб; 3 — полногеномная дупликация в линии лососевых рыб; 4 — дивергенция лососевых рыб; 5 — дивергенция Salmoninae; 6 — разделение гольцов и тихоокеанских лососей/форелей; 7 — разделение тихоокеанских лососей и форелей. Треугольник между точками 4 и 5 — ископаемый вид *Eosalmo driftwoodensis*. Вертикальная стрелка после точки 5 — возникновение анадромности у видов Salmoninae

Phylogeny of salmonids, main evolutionary events and datings according to data on nucleotide sequences of mitochondrial DNA fragments and nuclear genes [from: Zhivotovsky, 2015]: 1 — radiation of Teleostei; 2 — divergence of Salmoniformes and Esociformes; 3 — genome-wide duplication in the salmonid line; 4 — divergence of salmonids; 5 — divergence of Salmoninae; 6 — separation of char and pacific salmon/trout; 7 — separation of pacific salmon and trout; triangle between points 4 and 5 — the fossil species *Eosalmo driftwoodensis*; vertical arrow after point 5 — anadromous habits appearance for Salmoninae

1. Нахождение в озере ископаемых *Eosalmo driftwoodensis* разного возраста не может служить доказательством пресноводности этого вида, как и широко известное нахождение разновозрастных лососеобразных рыб в современных озерах, так как жилые формы озер формируются проходными видами.

2. Сиги подсемейства Coregoninae также считаются пресноводными [Животовский, 2015], хотя они являются экологическим аналогом гольцов рода *Salvelinus*, помещенных в группу анадромных рыб. Сиги, как и гольцы, полупроходные рыбы, которые нагуливаются в основном в эстуарно-прибрежной зоне. Омули даже не имеют речных форм и нагуливаются вне Арктики в морских водах с соленостью до 32 ‰ [McPhail, 1966; Атлас..., 2002; Черешнев и др., 2002]. Отсутствие дальнего морского нагула у полупроходных сигов связано с холодными условиями Арктики, так же как у горбуши и кеты, которые в Арктическом бассейне вынуждены вести полупроходной образ жизни [Кириллов, Книжин, 2014]. Ярким подтверждением этому служит экология нельмы, проникшей в плейстоцене в Каспийское море. В отсутствие прессы холода нельма снова стала проходной формой, которая, как и все проходные рыбы, всю жизнь до наступления половозрелости проводит не в эстуарно-прибрежной зоне, а в открытом море [Никольский, 1971; Атлас..., 2003].

3. Также для доказательства пресноводного происхождения лососеобразных рыб пресноводные ныне таймени рода *Hucho* и ленки рода *Brachymystax* помещены на филогенетической схеме до «точки появления анадромности». Таким образом, они оказались древнее проходного сахалинского тайменя *Parahucho perryi*, хотя на основании морфологических данных М.К. Глубоковский [1995] убедительно показал, что

сахалинский таймень является древнейшей лососевой рыбой в современной фауне, а пресноводные таймени и ленки — очень молодыми. Можно, конечно, сослаться на несоответствие морфологических и генетических данных, но Шедько с коллегами [Shed'ko et al., 1996] генетическими методами выводы М.К. Глубоковского полностью подтвердили. Возраст Parahucho составляет 40 млн лет, а роды Hucho и Brachymystax сформировались всего 2–3 млн лет назад. Вольное обращение с датировками не единично. Из филогенетической схемы следует, что первыми анадромность сформировали европейские лососи рода *Salmo*, которые уже в олигоцене дали тихоокеанскую ветвь лососевых [Stearley, 1992; Животовский, 2015]. Это не может соответствовать действительности, так как Берингов пролив был закрыт с мелового периода до границы миоцена и плиоцена [Marincovich, Gladenkov, 2001; А. Гладенков, Ю. Гладенков, 2004], а представители рода *Salmo* появились в палеолетописи Европы только в плиоцене [Владимиров, 1946; Яковлев, 1961].

Таким образом, из «пресноводных» таксонов на схеме остались лишь хариусы рода *Thymallus*, которые вряд ли могут претендовать на роль предка всех анадромных лососевых. К тому же все немногочисленные виды рода легко выводятся из единственного полупроходного предка в результате его миграции из Тихого океана в Арктику.

Из приведенного выше следует, что наиболее древние из существующих ныне лососеобразных рыб не пресноводные, а проходные. Следовательно, предполагаемую «точку формирования анадромности» следует перенести на более раннее время, в котором пресноводными должны были быть неизвестные нам предки. Отсутствие пресноводных лососеобразных до «точки возникновения анадромности» делает выводы Л.А. Животовского [2015] о времени появления у них анадромности бездоказательными. Как и его мнение о том, что если и был у лососей морской предок, то в филуме *Euteleostei*, который трансформировался к пресноводному состоянию до разделения *Salmoniformes* и *Esociformes*, т.е. что эти группы были изначально пресноводными.

Для обоснования пресноводности предкового вида в корне семейства *Salmonidae* приводится также мнение, что если бы он был морским, то независимое приобретение пресноводного состояния одновременно во всех подсемействах (*Cogoninae*, *Thymallinae*, *Salmoninae*) в высшей степени невероятно, поскольку переход между состояниями (например, от пресноводности к анадромии) занимает десятки миллионов лет [Животовский, 2015]. Действительно, приобретение анадромности и особенно перенос размножения из более простых пресноводных экосистем в намного более сложные морские — процесс довольно долгий и трудный. Однако вселение из морских экосистем в пресноводные более естественное и быстрое. А затем при наличии полного спектра экотипов (от проходных до озерных и речных) исчезновение проходных форм во время значительного похолодания климата одновременно делает виды всех подсемейств *Salmonidae* «пресноводными».

По генетическим представлениям филум *Esociformes*+*Salmoniformes* дивергировал от основного ствола *Euteleostei* около 150 млн лет назад и около 100 млн лет назад образовал сестринские монофилетические линии шукообразных и лососеобразных, четко отделенных от ближайших таксонов *Euteleostei* [Ishiguro et al., 2003; López et al., 2004; Alexandrou et al., 2013; Животовский, 2015]. При этом полученные результаты и причины сходства этих групп не обсуждаются и, кроме филогенетических схем, никакой аргументации не приводится. И в дальнейшем наиболее близкие к лососеобразным экологически, морфологически и ареалом формирования представители отряда *Osmeriformes* в качестве родственной лососеобразным группы рыб не рассматриваются. Следовательно, предлагается считать, что сходство рыб отрядов *Osmeriformes* и *Salmoniformes* сформировалось конвергентно.

С другой стороны, при рассмотрении палеолетописи отрядов *Esociformes* и *Salmoniformes* видно, что они произошли и формировались в разных регионах. Лососеобразные (вместе с корюшковидными) возникли и эволюционировали до плиоцена

в северной части Тихого океана [Долганов, в печати], а древнейшие шукообразные обнаружены в пресных водах североатлантического бассейна [Сычевская, 1976; Grande, 1999]. Морфологическое строение шукообразных не позволяет выводить их непосредственно из протосальмоидов, давших начало Osmeriformes и Salmoniformes, а сближает с гладкоголовами сем. Alepocephalidae [Nelson, 1970; Rosen, 1974; Сычевская, 1976; Patterson, 1994]. Уже самые ранние палеогеновые находки представителей отрядов Esociformes и Salmoniformes показывают, что их морфология не была ближе друг к другу, чем в настоящее время, что также не подтверждает их близость, тогда как родственность Osmeriformes и Salmoniformes в палеогене не оспаривается. Родственность последних следует и из того, что кариотип лососеобразных выводится от корюшек, а не от шукообразных [Ohno, 1970; Васильев, 1985; Фролов, 2000].

Исходя из монофилетичности надотряда Protacanthopterygii шукообразные внутри него могут иметь только морской генезис. Морфологическое сходство шукообразных с гладкоголовами, которые ныне являются глубоководными морскими рыбами, также позволяет предполагать их морское происхождение, так как других родственных групп у них не имеется. Время и место палеонтологических находок шукообразных указывают на их обособление и эволюцию в условиях распресненных мелководных эпиконтинентальных морей северной Атлантики и Паратетиса, который неоднократно изолировался от Мирового океана [Монин, 1980; Кафанов, Кудряшов, 2000]. И в этом нет ничего необычного. Аналогичное освоение пресных вод и расселение в Голарктике, по-видимому, было у окунеобразных, давших в условиях Паратетиса и Сарматского моря пресноводных окуней, ершей и судаков, один вид из которых еще морской. Происхождение от глубоководных ныне представителей рода *Molva* прослеживается и у единственного пресноводного вида отряда Gadiformes — налима *Lota lota*. В северной части Тихого океана таких благоприятных условий для освоения пресных вод не было и лососеобразные к настоящему времени только проходные рыбы, способные образовывать жилые формы.

Из изложенного выше следует, что система доказательств пресноводного генезиса, предлагаемая «вероятностным» методом филогенетической реконструкции и генетическим подходом к этой проблеме, не соответствует фактическим данным и не может служить опровержением мнения о морском происхождении лососеобразных рыб. При отсутствии каких-либо реальных фактов и теоретических обоснований древней пресноводности Salmoniformes отпадает необходимость доказывать, что они (единственные среди проходных рыб!) приобретали пресноводность в мелу-палеоцене, чтобы в эоцене снова становиться анадромными.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

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

The author declares no conflict of interest

Список литературы

Атлас пресноводных рыб России / под ред. Ю.С. Решетникова. — М. : Наука, 2002. — Т. 1. — 379 с.

- Берг Л.С.** О происхождении форелей и других пресноводных лососевых // Памяти академика С.А. Зернова. — М. ; Л. : АН СССР, 1948. — С. 159–172.
- Берг Л.С.** Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. ЗИН АН СССР. — 1940. — Т. 5, № 2. — С. 85–517.
- Васильев В.П.** Эволюционная кариология рыб : моногр. — М. : Наука, 1985. — 300 с.
- Владимиров В.И.** Форель из диатомовых отложений плиоцена Армении // ДАН АрмССР. — 1946. — Т. 4, № 4. — С. 123–128.
- Гладенков А.Ю., Гладенков Ю.Б.** Начало формирований межконтинентальных связей Тихоокеана и Арктики через Берингов пролив в неогене // Стратиграфия. Геол. корреляция. — 2004. — Т. 12, № 2. — С. 72–89.
- Глубоковский М.К.** Эволюционная биология лососевых рыб : моногр. — М. : Наука, 1995. — 343 с.
- Дарлингтон Ф.** Зоогеография. Географическое распространение животных : моногр. — М. : Прогресс, 1966. — 520 с.
- Долганов В.Н.** О генезисе рыб отряда Salmoniformes // Биол. моря (в печати).
- Животовский Л.А.** Генетическая история лососевых рыб рода *Oncorhynchus* // Генетика. — 2015. — Т. 51, № 5. — С. 584–599. DOI: 10.7868/S0016675815050100.
- Зюганов В.В.** Семейство колюшковых (Gasterosteidae) мировой фауны : моногр. — Л. : Наука, 1991. — 261 с. (Фауна СССР. Рыбы; Т. 5, вып. 1.)
- Кафанов Л.И., Кудряшов В.А.** Морская биогеография : учеб. пособие. — М. : Наука, 2000. — 176 с.
- Кириллов А.Ф., Книжин И.Б.** Современный состав и история формирования ихтиофауны реки Лена (бассейн моря Лаптевых) // Вопр. ихтиол. — 2014. — Т. 54, № 4. — С. 413–425. DOI: 10.7868/S0042875214040031.
- Монин А.С.** Популярная история Земли : моногр. — М. : Наука, 1980. — 224 с.
- Нельсон Д.С.** Рыбы Мировой фауны : моногр. : пер. с англ. — М. : КД Либроком, 2009. — 876 с.
- Никольский Г.В.** Частная ихтиология : моногр. — М. : Высш. шк., 1971. — 472 с.
- Сычевская Е.К.** Ископаемые щуковидные СССР и Монголии : моногр. — М. : Наука, 1976. — 116 с. (Тр. Палеонтологич. ин-та АН СССР, т. 156.)
- Сычевская Е.К.** Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии : моногр. — М. : Наука, 1986. — 157 с. (Тр. Совмест. Сов.-Монгол. палеонтол. экспедиции, вып. 29.)
- Сычевская Е.К.** Пресноводные рыбы из неогеновых отложений Приморья // Тез. докл. 14-го Тихоокеан. науч. конгр. Комитет В. — Хабаровск, 1979. — Т. 2. — С. 113.
- Ушаков С.А., Ясаманов Н.А.** Дрейф материков и климаты Земли : моногр. — М. : Мысль, 1984. — 206 с.
- Фролов С.В.** Изменчивость и эволюция кариотипов лососевых рыб : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2000. — 227 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В.** Лососевидные рыбы Северо-Востока России : моногр. — Владивосток : Дальнаука, 2002. — 496 с.
- Яковлев В.Н.** Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование // Вопр. ихтиол. — 1961. — Т. 1, № 2. — С. 209–220.
- Alexandrou M.A., Swartz B.A., Matzke N.J., Oakley T.H.** Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae // Mol. Phylogenet. and Evol. — 2013. — Vol. 69. — P. 514–523. DOI: 10.1016/j.ympev.2013.07.026.
- Cavender T.M.** Review of the fossil history of North American freshwater fishes // The zoogeography of North American freshwater fishes / C.H. Hocutt & E.O. Wiley (eds). — N.Y. : Wiley, 1986. — P. 699–724.
- Cavender T.M., Miller R.R.** *Smilodonichthys rastrosus*: a new Pliocene Salmonid fish from western United States : Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon. — 1972. — № 18. — 44 p.
- Dodson J.J., Laroche J., Lecomte F.** Contrasting evolutionary pathways of anadromy in euteleostean fishes // Challenges for Diadromous Fishes, in a Dynamic Global Environment: Amer. Fish. Soc. Simpos. — 2009. — Vol. 69. — P. 63–77.
- Grande L.** The first *Esox* (Esocidae: Teleostei) from the Eocene Green River Formation, and a brief review of esocid fishes // J. Vert. Paleontol. — 1999. — Vol. 19, Iss. 2. — P. 271–292.
- Ishiguro N.B., Miya M., Nishida M.** Basal euteleostean relationships: a mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the «Protacanthopterygii» // Mol. Phyl. Evol. — 2003. — Vol. 27. — P. 476–488.

- Johnson G.D., Patterson C.** Relationships of lower euteleostean fishes // Interrelationships of fishes / ed. M.L.J. Stiassny, L.R. Parenti, G.D. Johnson. — San Diego : Academic Press, 1996. — P. 251–332.
- López J.A., Chen W.-J., Orti G.** Esociform phylogeny // Copeia. — 2004. — № 3. — P. 449–463. DOI: 10.1643/CG-03-087R1.
- Marincovich L., Gladenkov A.Y.** New evidence for the age of Bering Strait // Quaternary Sci. Rev. — 2001. — Vol. 20, Iss. 1–3. — P. 329–335. DOI: 10.1016/S0277-3791(00)00113-X.
- McDowal R.M.** A recent marine ancestry for diadromous fishes? Sometimes yes, but mostly no! // Environ. Biol. Fish. — 1993. — Vol. 37. — P. 329–335.
- McPhail J.D.** The *Coregonus autumnalis* complex in Alaska and north-western Canada // J. Fish. Res. Board Can. — 1966. — Vol. 23, № 1. — P. 141–148. DOI: 10.1139/f66-010.
- Nelson G.J.** Gill arches of some teleostean fishes of the families Salangidae and Argentinidae // Jap. J. Ichthyol. — 1970. — Vol. 17, № 2. — P. 61–66. DOI: 10.11369/JJI1950.17.61.
- Nelson J.S.** Fishes of the World. — N.Y. : Wiley, 1984. — 523 p. DOI: 10.1002/iroh.19880730122.
- Ohno S.** The enormous diversity in genome size of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1970. — Vol. 99, № 1. — P. 120–132.
- Patterson C.** Bony fishes // Short Courses in Paleontology. — 1994. — Vol. 7. — P. 57–84. DOI: 10.1017/S2475263000001264.
- Rosen D.E.** Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. — 1974. — № 153. — P. 265–326.
- Rosen D.E.** Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference // Amer. Zool. — 1982. — Vol. 22. — P. 261–273.
- Shed'ko S.V., Ginatulina L.K., Parpura I.Z., Ermolenko A.V.** Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence // J. Fish. Biol. — 1996. — Vol. 49. — P. 815–829.
- Smith G.R., Swirydchuk K., Kimmel P.G., Wilkinson B.H.** Fish biostratigraphy of Late Miocene to Pleistocene sediments of the Western Snake river plain, Idaho // Cenozoic geology of Idaho : Idaho Bureau Mines Geol. Bull. — 1982. — № 26. — P. 519–541.
- Stearley R.F.** Historical ecology of Salmonidae, with special reference to *Oncorhynchus* // Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes / ed. R.L. Mayden. — Stanford : Stanford Univ. Press, 1992. — P. 622–658.
- Stearley R.F., Smith G.R.** Salmonid fishes from Mio-Pliocene lake sediments in the western Snake river plain and the Great basin : Fishes of the Mio-Pliocene western Snake river plain and vicinity : Mus. Zool. Univ. Michigan. — 2016. — Vol. 204, № 1. — 43 p.
- Tomoda Y., Kodera H., Nakajima T., Yasu N.** Fossil freshwater fishes from Japan // Tisicigarcuronaja. — 1977. — № 14. — P. 221–243.
- Ueno T., Kimura S., Hasegawa Y.** Freshwater fishes from the Late Cenozoic deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan // Mem. Nat. Sci. Mus. — 1975. — № 8. — P. 57–70.
- Wilson M.V.H.** Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia: Life Sciences Contributions : Royal Ontario Mus. — 1977. — Vol. 113. — 61 p.
- Wilson M.V.H., Williams R.R.G.** Phylogenetic, biogeographic and ecological significance of early fossil records of North American freshwater teleostean fishes // Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes / ed. R.L. Mayden. — Stanford : Stanford Univ. Press, 1992. — P. 224–244.

References

- Atlas presnovodnykh ryb Rossii* (Atlas of Freshwater Fishes in Russia), Reshetnikov, Yu.S., ed., Moscow: Nauka, 2002, vol. 1.
- Berg, L.S.,** On the origin of trout and other freshwater salmonids, *Pamyati akademika S.A. Zernova* (In memory of Academician S.A. Zernov), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1948, pp. 159–172.
- Berg, L.S.,** The system of pisciformes and fishes, now living and fossils, *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 1940, vol. 5, no. 2, pp. 85–517.
- Vasiliev, V.P.,** *Evolutsionnaya kariologiya ryb* (Evolutionary karyology of fish), Moscow: Nauka, 1985.
- Vladimirov, V.I.,** Trout from diatom deposits of the Pliocene of Armenia, *Dokl. Armyanskoy Akad. Nauk SSSR*, 1946, vol. 4, no. 4, pp. 123–128.
- Gladenkov, A.Yu. and Gladenkov, Yu.B.,** Onset of connections between the Pacific and Arctic Oceans through the Bering Strait in the Neogene, *Stratigraphy and Geological Correlation*, 2004, vol. 12, no. 2, pp. 175–187.
- Glubokovsky, M.K.,** *Evolutsionnaya biologiya lososevykh ryb* (Evolutionary Biology of Salmonid Fishes), Moscow: Nauka, 1995.

- Darlington, P.J.**, *Zoogeography: the geographical distribution of animals*, Wiley, 1957.
- Dolganov, V.N.**, On the genesis of fish of the order Salmoniformes, *Russ. J. Mar. Biol.* (in press).
- Zhivotovsky, L.A.**, Genetic history of Salmonid fishes of the genus *Oncorhynchus*, *Russ. J. Genet.*, 2015, vol. 51, no. 5, pp. 491–505. doi 10.1134/S1022795415050105
- Zyuganov, V.V.**, The family of sticklebacks (Gasterosteidae) of the world fauna, in *Fauna SSSR. T. 5: Ryby* (Fauna USSR, vol. 5: Fishes), Leningrad: Nauka, 1991, no. 1.
- Kafanov, L.I. and Kudryashov, V.A.**, *Morskaya biogeografiya* (Marine biogeography), Moscow: Nauka, 2000.
- Kirillov, A.F. and Knizhin, I.B.**, Ichthyofauna of the Lena River (Laptev Sea basin): modern composition and historical formation, *J. Ichthyol.*, 2014, vol. 54, no. 7, pp. 433–445. doi 10.1134/S0032945214040031
- Monin, A.S.**, *Populyarnaya istoriya Zemli* (Popular Earth History), Moscow: Nauka, 1980.
- Nelson, J.S.**, *Fishes of the World*, Fourth edition, Hoboken: John Wiley & Sons, 2006.
- Nikolsky, G.V.**, *Chastnaya ikhtiologiya* (Private ichthyology), Moscow: Vysshaya Shkola, 1971.
- Sychevskaya, E.K.**, *Iskopayemye shchukovidnyye SSSR i Mongolii* (Fossil pike-like USSR and Mongolia), Moscow: Nauka, 1976.
- Sychevskaya, E.K.**, *Presnovodnaya paleogenovaya ikhtiofauna SSSR i Mongolii* (Freshwater Paleogene ichthyofauna of the USSR and Mongolia), Moscow: Nauka, 1986.
- Sychevskaya, E.K.**, Freshwater fish from the Neogene deposits of Primorye, in *Tezisy dokl. 14-go Tikhookean. nauch. kongr. Komitet V* (Proc. 14th Pacific. Sci. Congr., Committee V), Khabarovsk, 1979, vol. 2, p. 113.
- Ushakov, S.A. and Yasamanov, N.A.**, *Dreyf materikov i klimaty Zemli* (Continental drift and climates of the Earth), Moscow: Mysl', 1984.
- Frolov, S.V.**, *Izmenchivost' i evolyutsiya kariotipov lososevykh ryb* (Karyotype variability and evolution in Salmonidae), Vladivostok: Dalnauka, 2000.
- Chereshnev, I.A., Volobuev, V.V., Shestakov, A.V., and Frolov, S.V.**, *Lososevidnye ryby Severo-Vostoka Rossii* (Salmonids in the North-East of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2002.
- Yakovlev, V.N.**, Distribution of freshwater fishes of the Neogene Holarctic and zoogeographic zoning, *Vopr. Ikhtiol.*, 1961, vol. 1, no. 2, pp. 209–220.
- Alexandrou, M.A., Swartz, B.A., Matzke, N.J., and Oakley, T.H.**, Genome duplication and multiple evolutionary origins of complex migratory behavior in Salmonidae, *Mol. Phylogenet. and Evol.*, 2013, vol. 69, pp. 514–523. doi 10.1016/j.ympev.2013.07.026
- Cavender, T.M.**, Review of the fossil history of North American freshwater fishes, *The zoogeography of North American freshwater fishes*, Hocutt, C.H., Wiley, E.O., eds., New York: Wiley, 1986, pp. 699–724.
- Cavender, T.M. and Miller, R.R.**, *Smilodonichthys rastrosus*: a new Pliocene Salmonid fish from western United States, *Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon*, 1972, no. 18.
- Dodson, J.J., Laroche, J., and Lecomte, F.**, Contrasting evolutionary pathways of anadromy in euteleostean fishes, *Challenges for Diadromous Fishes, in a Dynamic Global Environment: Amer. Fish. Soc. Simpos.*, 2009, vol. 69, pp. 63–77.
- Grande, L.**, The first *Esox* (Esocidae: Teleostei) from the Eocene Green River Formation, and a brief review of esocid fishes, *J. Vert. Paleontol.*, 1999, vol. 19, no. 2, pp. 271–292.
- Ishiguro, N.B., Miya, M., and Nishida, M.**, Basal euteleostean relationships: a mitogenomic perspective on the phylogenetic reality of the «Protacanthopterygii», *Mol. Phyl. Evol.*, 2003, vol. 27, pp. 476–488.
- Johnson, G.D. and Patterson, C.**, Relationships of lower euteleostean fishes, *Interrelationships of fishes*, Stiassny, M.L.J., Parenti, L.R., Johnson, G.D., ed., San Diego: Academic Press, 1996, pp. 251–332.
- López, J.A., Chen, W.-J., and Orti, G.**, Esociform phylogeny, *Copeia*, 2004, no. 3, pp. 449–463. doi 10.1643/CG-03-087R1
- Marincovich, L. and Gladenkov, A.Y.**, New evidence for the age of Bering Strait, *Quaternary Sci. Rev.*, 2001, vol. 20, no. 1–3, pp. 329–335. doi 10.1016/S0277-3791(00)00113-X
- McDowal, R.M.**, A recent marine ancestry for diadromous fishes? Sometimes yes, but mostly no!, *Environ. Biol. Fish.*, 1993, vol. 37, pp. 329–335.
- McPhail, J.D.**, The *Coregonus autumnalis* complex in Alaska and north-western Canada, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1966, vol. 23, no. 1, pp. 141–148. doi 10.1139/f66-010
- Nelson, G.J.**, Gill arches of some teleostean fishes of the families Salangidae and Argentinidae, *Jap. J. Ichthyol.*, 1970, vol. 17, no. 2, pp. 61–66. doi 10.11369/JJI1950.17.61
- Nelson, J.S.**, *Fishes of the World*, New York: Wiley, 1984. doi 10.1002/iroh.19880730122

Ohno, S., The enormous diversity in genome size of fish as a reflection of nature's extensive experiments with gene duplication, *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1970, vol. 99, no. 1, pp. 120–132.

Patterson, C., Bony fishes, *Short Courses in Paleontology*, 1994, vol. 7, pp. 57–84. doi 10.1017/S2475263000001264

Rosen, D.E., Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides*, *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1974, no. 153, pp. 265–326.

Rosen, D.E., Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference, *Amer. Zool.*, 1982, vol. 22, pp. 261–273.

Shed'ko, S.V., Ginatulina, L.K., Parpura, I.Z., and Ermolenko, A.V., Evolutionary and taxonomic relationships among Far-Eastern salmonid fishes inferred from mitochondrial DNA divergence, *J. Fish. Biol.*, 1996, vol. 49, pp. 815–829.

Smith, G.R., Swirydchuk, K., Kimmel, P.G., and Wilkinson, B.H., Fish biostratigraphy of Late Miocene to Pleistocene sediments of the Western Snake river plain, Idaho, *Cenozoic geology of Idaho: Idaho Bureau Mines Geol. Bull.*, 1982, no. 26, pp. 519–541.

Stearley, R.F., Historical ecology of Salmonidae, with special reference to *Oncorhynchus*, *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*, Mayden, R.L., ed., Stanford: Stanford Univ. Press, 1992, pp. 622–658.

Stearley, R.F. and Smith, G.R., Salmonid fishes from Mio-Pliocene lake sediments in the western Snake river plain and the Great basin: Fishes of the Mio-Pliocene western Snake river plain and vicinity: *Mus. Zool. Univ. Michigan*, 2016, vol. 204, no. 1.

Tomoda, Y., Kodera, H., Nakajima, T., and Yasu, N., Fossil freshwater fishes from Japan, *Tsicigarcuronaja*, 1977, no. 14, pp. 221–243.

Ueno, T., Kimura, S., and Hasegawa, Y., Freshwater fishes from the Late Cenozoic deposits in Kusu Basin, Oita Prefecture, Japan, *Mem. Nat. Sci. Mus.*, 1975, no. 8, pp. 57–70.

Wilson, M.V.H., Middle Eocene freshwater fishes from British Columbia: Life Sciences Contributions, *Royal Ontario Mus.*, 1977, vol. 113.

Wilson, M.V.H. and Li, G.-Q., Osteology and systematic position of the Eocene salmonid *Eosalmo driftwoodensis* Wilson from western North America, *Zool. Journ. Linnean Soc.*, 1999, vol. 125, no. 3, pp. 279–311.

Wilson, M.V.H. and Williams, R.R.G., Phylogenetic, biogeographic and ecological significance of early fossil records of North American freshwater teleostean fishes, *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*, Mayden, R.L., ed., Stanford: Stanford Univ. Press, 1992, pp. 224–244.

Поступила в редакцию 16.02.2022 г.

После доработки 7.04.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 16.02.2022; approved after reviewing 7.04.2022;
accepted for publication 20.05.2022

Научная статья

УДК 639.21:597.552.511

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-255-267

EDN: AEGYMV



ТИХООКЕАНСКИЕ ЛОСОСИ: СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРОМЫСЛА

А.Н. Макоедов^{1,2}, А.А. Макоедов^{3*}¹ Донской государственной технической университет,
344003, г. Ростов-на-Дону, площадь Гагарина, 1;² Южный научный центр РАН,
344006, г. Ростов-на-Дону, просп. Чехова, 41;³ Агентство по рыболовству Сахалинской области,
693009, г. Южно-Сахалинск, просп. Мира, 107

Аннотация. Рассмотрена динамика уловов тихоокеанских лососей. Ученный ежегодный отечественный вылов в 1925–2021 гг. составил около 175 тыс. т. С учетом различных обстоятельств, связанных прежде всего с японским промыслом, в указанный период ежегодно изымали не менее 250 тыс. т лососей, размножающихся в российских (в современных границах) водах. Общий среднегодовой потенциал вылова тихоокеанских лососей российского происхождения оценен на уровне около 350 тыс. т. При существующих условиях рыболовства сокращение запасов тихоокеанских лососей в неурожайные годы вряд ли окажется менее 140–150 тыс. т, в урожайные — менее 220–250 тыс. т. По-видимому, в ближайшие примерно 10 лет объемы вылова будут выше указанных значений как минимум на 100–120 тыс. т.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, горбуша, кета, лососевое хозяйство, возможный вылов

Для цитирования: Макоедов А.Н., Макоедов А.А. Тихоокеанские лососи: состояние запасов и перспективы промысла // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 255–267. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-255-267. EDN: AEGYMV.

Original article

Pacific salmon: status of stocks and prospects for the fishery

Anatoly N. Makoedov^{1,2}, Anton A. Makoedov³^{1,2} D.Biol., professor, tomak06@mail.ru, Don State Technical University,
1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 344003, Russia;
Southern Scientific Center of the Russian Academy of Sciences,
41, Chekhov Ave., Rostov-on-Don, 344006, Russia³ leading specialist, makoedov.a@mail.ru, Sakhalin Region Fisheries Agency,
107, Mir Ave, Yuzhno-Sakhalinsk, 693009, Russia

Abstract. Dynamics of the pacific salmon landing is reviewed. Mean registered domestic catch of these species was about 175,000 t per year in 1925–2021, but taking into account

* Макоедов Анатолий Николаевич, доктор биологических наук, профессор, tomak06@mail.ru, ORCID 0000-0002-8866-1828; Макоедов Антон Анатольевич, ведущий специалист, аспирант, makoedov.a@mail.ru, ORCID 0000-0003-4474-6245.

other estimations, as the volume of Japanese fishery, at least $250 \cdot 10^3$ t of salmon spawned in the Russian waters (within present-day borders) were withdrawn annually in this period. The potentially maximum annual catch of the Russian-originated pacific salmon is estimated around $350 \cdot 10^3$ t. Under current conditions for the Russian fishery, the annual catch of pacific salmon is unlikely to be less than $140\text{--}150 \cdot 10^3$ t in low-productive years and less than $220\text{--}250 \cdot 10^3$ t in high-productive years. For the next decade, annual catch of pacific salmon will supposedly exceed these thresholds in $100\text{--}120 \cdot 10^3$ t.

Keywords: pacific salmon, pink salmon, chum salmon, salmon farming, possible catch

For citation: Makoedov A.N., Makoedov A.A. Pacific salmon: status of stocks and prospects for the fishery. *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 255–267. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-255-267. EDN: AEGYMV.

Введение

Тихоокеанские лососи традиционно входят в лидирующую группу промысловых объектов, формирующих основу отечественного рыболовства. В последние годы лососевое хозяйство России демонстрирует небывалые показатели благодаря обильным нерестовым подходам горбуши, кеты и нерки. Зафиксированы максимальные за всю историю наблюдений объемы отечественного вылова, превысившие в 2018 г. 676 тыс. т. В 2021 г. добыли 539 тыс. т тихоокеанских лососей. По добыче водных биоресурсов в исключительной экономической зоне Российской Федерации горбуша вышла на второе место после минтая.

Несмотря на то что уловы тихоокеанских лососей в целом остаются на очень высоком уровне, в некоторых районах промысловая обстановка нестабильна и даже ухудшается. На Сахалине, еще совсем недавно лидировавшем по вылову горбуши, нерестовые подходы этого вида не только резко сократились, но и в последние годы фактически перестали соответствовать прогнозным оценкам.

Значительно снизились уловы кеты в бассейне Амура. Здесь также наблюдаются отклонения фактических уловов от прогнозов.

Неожиданности сопровождали лососевую путину 2020 г. на Камчатке. При относительно невысоком для последних лет первоначальном прогнозе в 240 тыс. т здесь выловили чуть более 190 тыс. т. На восточном побережье полуострова вместо ожидаемых 83 тыс. т горбуши взяли лишь 19 тыс. т, на западном — прогнозировали 78 тыс. т, а выловили 111 тыс. т.

В предлагаемой работе рассмотрено состояние запасов тихоокеанских лососей российского происхождения и сделана попытка спрогнозировать, на какие уловы может рассчитывать лососевое хозяйство нашей страны в обозримой перспективе. Именно такие вопросы наиболее часто задают рыбаки и управленцы в последнее время.

Материалы и методы

Проанализированы материалы НПАФК (NPAFC — North Pacific Anadromous Fish Commission, Комиссия по анадромным рыбам северной части Тихого океана) и Росрыболовства об уловах тихоокеанских лососей.

Результаты и их обсуждение

Состояние запасов

В качестве основного и наиболее привычного критерия состояния запасов тихоокеанских лососей чаще всего привлекают данные об уловах.

Судя по графику, основанному на материалах статистического сборника*, НПАФК и данных Росрыболовства (рис. 1), отечественные уловы тихоокеанских лососей дважды находились на низком уровне (1925–1942 и 1958–1988 гг.), дважды — на высоком

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

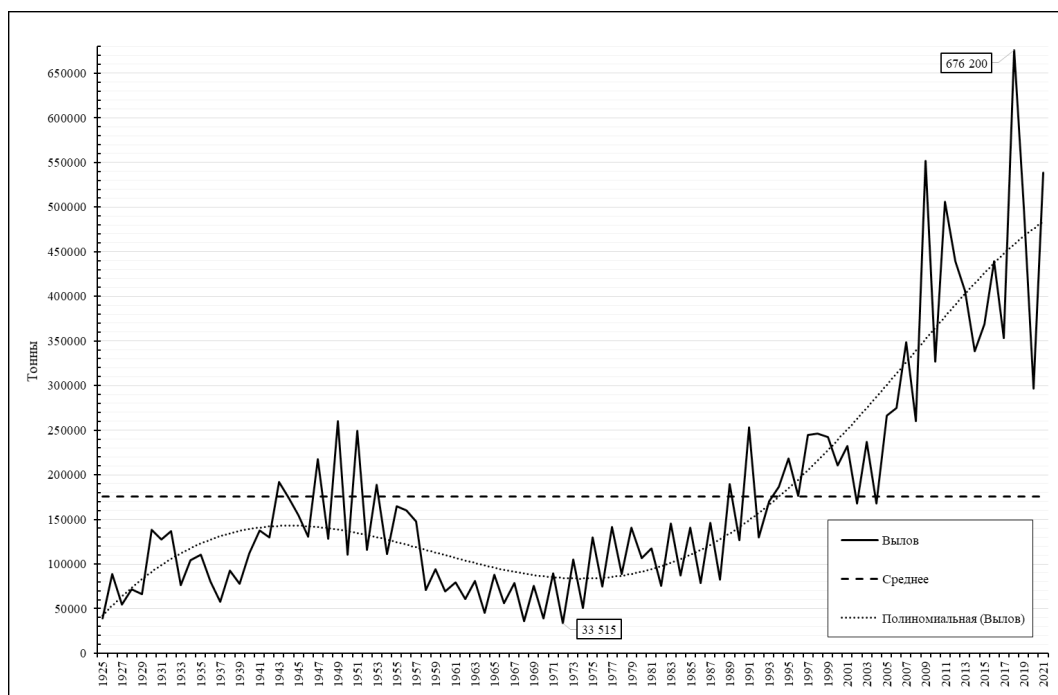


Рис. 1. Отечественный вылов тихоокеанских лососей

Fig. 1. Domestic annual catch of pacific salmon

(1943–1957 и 1989–2004 гг.), один раз — на сверхвысоком (с 2005 г. по настоящее время). При довольно размытых границах между обозначенными временными отрезками, как правило, весьма рельефно проявляются различия между смежными годами. Это обусловлено чередованием урожайных и менее урожайных поколений горбуши — наиболее массового представителя рода *Oncorhynchus*. На графике верхние и нижние пределы биомассы тихоокеанских лососей российского происхождения различаются примерно в 20 раз. Без учета сверхвысоких уловов 2009, 2011, 2018, 2019 и 2021 гг. различия составляют более 10 раз.

Для тихоокеанских лососей отмечают чередование минимальных и максимальных уровней численности примерно с 60-летней периодичностью, соотносимой с цикличностью параметров различных климатических характеристик [Кляшторин, Смирнов, 1992; Baumgartner et al., 1992; Beamish, Bouillon, 1993; Kawasaki, 1994; Кляшторин, 2000]. Причем речь обычно идет о совокупностях надпопуляционного уровня. Применительно к локальным группировкам тихоокеанских лососей сопоставимую временную периодичность проследить сложнее. Например, у амурских лососей пики вылова отмечают примерно через 100 лет [Колпаков, Коцюк, 2019]. У анадырской кеты полный цикл охватывает временной интервал протяженностью от 40 до 60 лет (рис. 2).

На исходе второго периода высоких отечественных уловов (1989–2004 гг.) ожидали снижения запасов тихоокеанских лососей [Кляшторин, Любушин, 2005; Макоедов и др., 2006, 2009; Макоедов, Кожемяко, 2007; Шунтов и др., 2007; и др.]. Предполагали [Кляшторин, 2000], что вылов азиатской горбуши достигнет максимума около 2003 г., а к 2015 г. произойдет поступательное снижение на 40–50 %, т.е. до 80–100 тыс. т. Затем наступление малоблагоприятного для горбуши климатического режима прогнозировали в 2020–2030-е гг. При этом полагали, что ожидаемое сокращение уловов горбуши в северо-западной части Тихого океана уже началось в 2012–2015 гг. [Котенев и др., 2015]. Однако последовала череда максимальных достижений на лососевых промыслах. При этом амплитуда изменений объемов вылова в смежные годы стала значительно

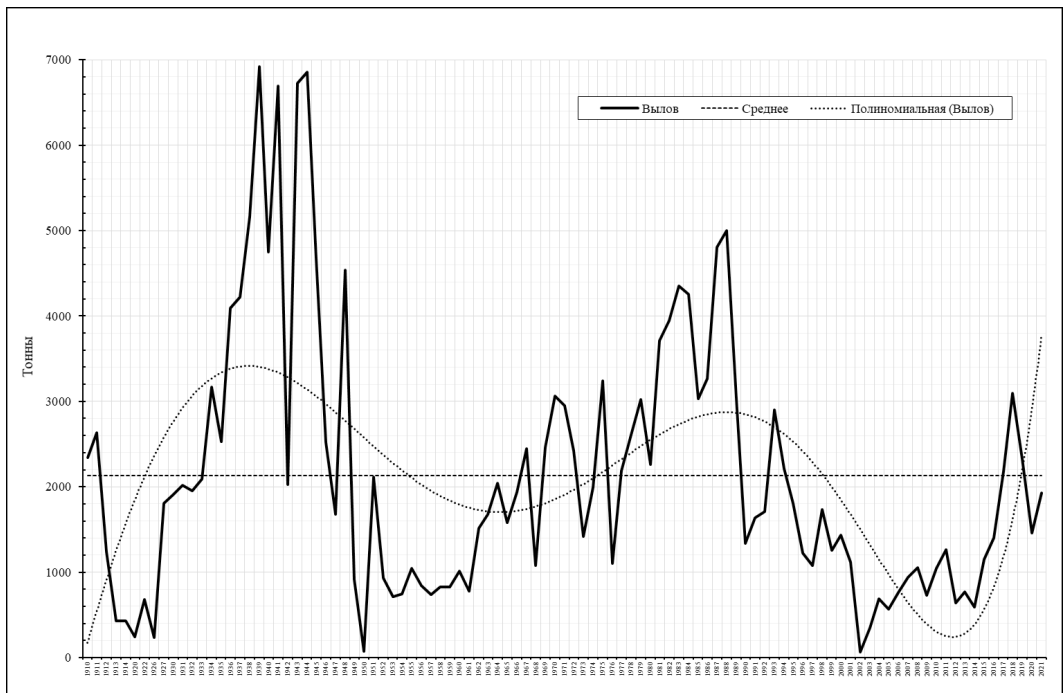


Рис. 2. Динамика вылова кеты в бассейне р. Анадырь
 Fig. 2. Dynamics of chum salmon catch in the Anadyr River basin

больше, чем за всю предыдущую историю рыболовства. В 2008–2018 гг. различия абсолютных значений вылова, прежде всего за счет биомассы смежных поколений горбуши, составляли от 180 до 320 тыс. т.

По-видимому, в данном случае следует признать правоту В.П. Шунтова [2017], считающего цикличность климато-океанологических условий и динамики численности рыб бесспорной, но подвергающего сомнению существование строгой периодичности по продолжительности циклов и идентичность по следствиям в водных экосистемах.

В контексте упомянутых выше научно аргументированных умозаключений объемы отечественного вылова в последние 15 лет выглядят чем-то сверхъестественным. Поскольку такие нерестовые подходы, прежде всего горбуши, не могут продолжаться вечно, рыбаков и управленцев все больше тревожит перспектива возврата к среднему историческому ежегодному значению отечественной добычи (около 175 тыс. т), а тем более к минимальным показателям (30–40 тыс. т).

Значительный массив научной информации посвящен факторам, лимитирующим или сопряженным с численностью и биомассой тихоокеанских лососей и других массовых видов рыб в морских и пресноводных экосистемах [Карпенко, 1982, 1998; Иванков, 1984; Бирман, 1985; Коновалов, 1985; Шунтов, 1986, 2001, 2016, 2017; Радченко, Рассадников, 1997; Каев, 2003; Кловач и др., 2003; Старовойтов, 2003а, б, в; Кляшторин, Любушин, 2005; Радченко, 2008; Шунтов, Темных, 2008, 2011; Котенев и др., 2010, 2015; Кровнин и др., 2010; Волобуев, Марченко, 2011; Карпенко и др., 2013; Заволокин, 2014; Булатов и др., 2016; Шунтов и др., 2019; и др.]. Тем не менее до сих пор не удалось найти какие-либо надежные универсальные корреляции между такими факторами и запасами тихоокеанских лососей. Поэтому в предлагаемой работе остановимся на самой динамике численности тихоокеанских лососей.

Возможно, такой подход к рассмотрению данных выглядит слишком простым, однако от этого его прогностическая составляющая вряд ли априори существенно уступает другим подходам. Особенно если учесть, что при установленном пороге

допустимой погрешности (30 %) доля ошибочных прогнозных оценок возможного вылова тихоокеанских лососей для отдельных видов и промысловых районов нередко превышает 50 %, а при пороге в 20 %, существовавшем в советское время, — 80 %.

Взгляды на состояние запасов, а следовательно, и оценки дальнейших перспектив лососевых промыслов могут значительно измениться с учетом ряда обстоятельств, влиявших на показатели отечественного рыболовства. Некоторые из них рассмотрены ранее [Кляшторин, 2000]. Однако зачастую те или иные моменты, искажавшие реальную картину состояния запасов тихоокеанских лососей российского происхождения, рассматривали вне связи с другими. Перечислим такие моменты.

Во-первых, период с 1905 г., а затем после окончания Гражданской войны на Дальнем Востоке и до завершения Второй мировой войны был связан с передачей в концессию японским рыбопромышленникам значительной (если не подавляющей) части наиболее уловистых рыбопромысловых участков на Амуре, Сахалине, Камчатке и в Приморье [Казарновский, 1987; Иностранные концессии ..., 2003; Курмазов, 2005]. В дореволюционный период в рамках первой Конвенции по рыболовству от 1907 г. японские рыбаки осваивали более половины промысловых запасов тихоокеанских лососей российского происхождения. Фактически в конце XIX — начале XX в. весь промысел дальневосточных лососей контролировали японцы [Макоедов, Кожемяко, 2007]. В 1928 и 1932 гг. между Советским Союзом и Японией были оформлены новые договоренности. В 1930–1943 гг. вылов горбуши и кеты на японских концессиях в советских водах Дальнего Востока составлял в среднем около 200 тыс. т [Кляшторин, Смирнов, 1992; Кляшторин, Любушин, 2005]. При этом существенная часть концессионного вылова не попадала в официальную отчетность [Иностранные концессии ..., 2003]. По-видимому, злоупотребления на рыбных промыслах существовали всегда вне зависимости от строгости наказания.

Во-вторых, до 1945 г. по-иному выглядели государственные границы в Дальневосточном регионе. Результаты лососевого промысла на южном Сахалине и Курильских островах отражала статистика Японии.

В-третьих, японские рыбаки значительные объемы лососей российского происхождения промышленно добывали на основных путях их преднерестовых миграций возле Курильских островов, существенно подрывая таким образом репродуктивный потенциал прежде всего камчатских и амурских стад, игравших ключевую роль в отечественном рыболовстве. Например, в 1936–1939 гг. около северных Курильских островов японские рыбаки добывали от 107 до 197 тыс. т тихоокеанских лососей [Глубоковский и др., 2015]. В отдельные годы только нерки там добывали более 30 тыс. т.

В-четвертых, в 1951–1956 гг. морской дрейфтерный промысел обеспечивал Японии до 280 тыс. т вылова тихоокеанских лососей [Кляшторин, 2000], что превышало весь советский береговой вылов. Затем в рамках «Советско-Японской конвенции о рыболовстве в открытом море в северо-западной части Тихого океана» от 1956 г., «Соглашения между СССР и Японией о сотрудничестве в области рыбного хозяйства» от 1978 г. и «Соглашения между правительствами СССР и Японии о сотрудничестве в области рыбного хозяйства» от 1985 г. [Курмазов, 2005] японские рыбаки продолжили дрейфтерный промысел лососей российского происхождения. В 1978–1983 гг. Япония получала квоту на добычу от 24,5 до 42,5 тыс. т тихоокеанских лососей, воспроизводящихся в реках советского Дальнего Востока [Казарновский, 1987]. Постепенно снижаясь, воздействие такого промысла на отечественные стада сохранялось до 2016 г.

В-пятых, известны случаи слабого освоения запасов горбуши урожайных поколений. Наиболее яркие примеры связаны с западнокамчатскими стадами, в которых в 1970–1980-е гг. недолывы превышали 100 тыс. т [Кляшторин, 2000]. В Карагинском районе в 2007 г. на нерестилища прошло около 40 тыс. т лишних производителей [Шунтов и др., 2007]. Руководитель Росрыболовства И.В. Шестаков в одном из своих выступлений оценил недолывы на Камчатке в 2021 г. на уровне около 100 тыс. т. По-

добные случаи, правда в меньших масштабах, встречались довольно часто в истории лососевого хозяйства нашей страны.

В-шестых, официальная рыбопромысловая статистика не учитывает браконьерский вылов тихоокеанских лососей. В настоящее время его объемы, по-видимому, сопоставимы с $\frac{1}{4}$ частью общего официального улова лососей [Шунтов и др., 2007]. По отдельным районам и видам нелегальный вылов промысловых и криминальных бригад до 270 раз может превышать официальный [Запорожец и др., 2007]. При этом, по мнению авторов, с увеличением разрешенных объемов вылова теневой обычно уменьшается.

В-седьмых, некоторые особенности существующего регулирования лососевых промыслов стимулируют легальных рыбаков завышать отчетные данные по вылову. За счет такого завышения легализуют браконьерскую продукцию, прежде всего икру.

В контексте перечисленных выше моментов показателен следующий пример. В 1939 г. на азиатском побережье официально был зафиксирован рекордный для XX в. вылов (518,4 тыс. т). Тогда на долю советских рыбаков пришлось лишь 15 % (77,5 тыс. т). Только в 2007 г. предыдущий рекорд смогли превзойти (575,8 тыс. т). Причем российский вклад, несмотря на очень высокие возвраты искусственно воспроизведенной японской кеты, составил более 60 % (348,7 тыс. т).

Все перечисленные факторы оказывали значительное влияние на показатели отечественной рыбодобычи. Поэтому более корректно оценивать состояние запасов тихоокеанских лососей российского происхождения, рассматривая данные по вылову тихоокеанских лососей на всем азиатском побережье (рис. 3). При таком подходе тренды на графиках выглядят более сглаженными, а средние ежегодные объемы вылова составляют 330 тыс. т.

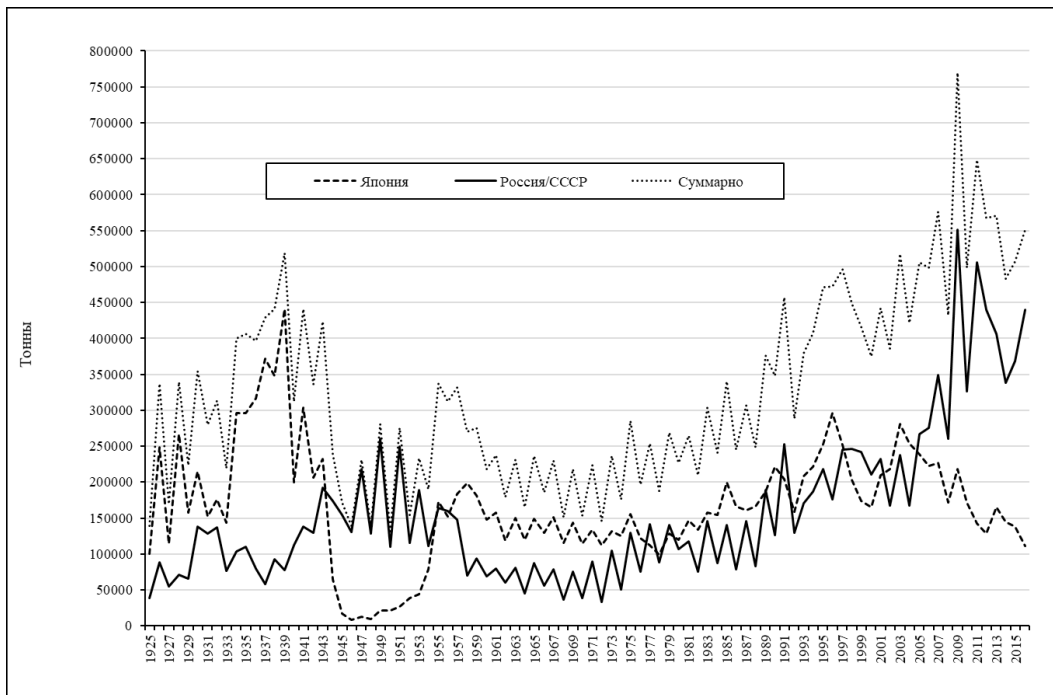


Рис. 3. Вылов тихоокеанских лососей на азиатском побережье

Fig. 3. Pacific salmon landing on the Asian coast

По данным официального сайта сайта НПАФК [nrafsc.org] в 1925–1979 гг. отечественный вылов тихоокеанских лососей составлял в среднем 108 тыс. т в год. Япония ежегодно добывала в среднем 153 тыс. т. Как известно, природные стада тихоокеанских лососей, воспроизводящиеся в японских реках, потеряли промысловое значение

в самом начале XX в., а искусственное воспроизводство до 1980-х гг. не оказывало заметного воздействия на общее состояние запасов азиатских стад лососей и объемы японского вылова [Макоедов, Кожемяко, 2007; Макоедов и др., 2009]. Поэтому с высокой вероятностью можно предположить, что до конца 1970-х гг. подавляющую долю азиатских уловов составляли лососи, родившиеся в водоемах, которые в настоящее время находятся на территории Российской Федерации.

С учетом приведенных выше доводов средний вылов лососей российского (в современных границах) происхождения в 1925–1979 гг. составлял не менее 250 тыс. т в год. Причем указанное значение относится исключительно к учтенному вылову.

Если принять во внимание всю известную информацию, характеризующую реальную ситуацию на промыслах, то оценки потенциального российского вылова тихоокеанских лососей еще более возрастут. График, отражающий предполагаемые абсолютные значения потенциальных объемов добычи, приведен на рис. 4. Здесь среднегодовые уловы находятся на уровне около 325 тыс. т.

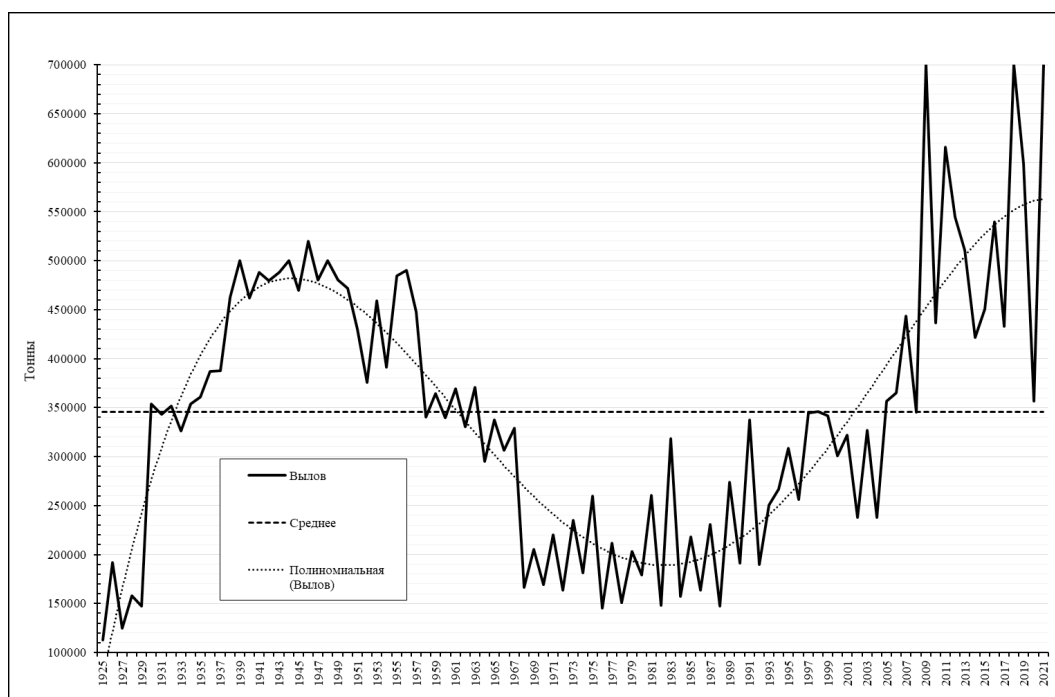


Рис. 4. Предполагаемый потенциал вылова тихоокеанских лососей российского происхождения

Fig. 4. Estimated potential of landing for the Russian-originated Pacific salmon

Отмеченные коррективы позволяют иначе взглянуть на динамику запасов тихоокеанских лососей. В 1925–2021 гг. можно отметить два периода низкой (до 1929 г.; с 1967 г. до начала 1990-х гг.) и два периода высокой численности (с 1930 по 1968 г.; со второй половины 1990-х гг. по настоящее время). Резкое сокращение учтенных уловов во время Второй мировой войны и последующий период вряд ли отражает уровень реальной биомассы тихоокеанских лососей в те годы. В таком случае первый период высокой численности и второй период низкой численности, отраженные на рис. 4, продолжались около 35–40 лет.

Исходя из вышеизложенного можно сформулировать некоторые предположения относительно общего состояния запасов тихоокеанских лососей, воспроизводящихся на Дальнем Востоке Российской Федерации.

Средние исторические объемы вылова тихоокеанских лососей российского происхождения, рассчитанные применительно к ныне существующим государственным

границам, оказываются как минимум в два раза выше тех значений, которыми традиционно оперирует рыбохозяйственная статистика.

Существенно ниже, чем принято считать, оказывается диапазон изменчивости объемов вылова. Без учета зашкаливающих показателей (2009, 2011, 2018, 2019 и 2021 гг.) максимальные и минимальные значения различаются примерно в 4 раза. При сопоставлении всех лет такой показатель составит около 6. Как показано выше, формальный учет российского вылова демонстрирует различия в 20 раз.

Уточненная оценка средних многолетних объемов вылова лососей российского происхождения позволяет более спокойно относиться к нынешним относительно высоким объемам российского вылова и не воспринимать их как некое сверхъестественное событие. Особенно если учесть, что с определенного времени рыбопромысловая статистика, где отчетные данные традиционно были ниже фактического вылова, под воздействием ряда обстоятельств изменила свою специфику в этом отношении.

Перспективы промысла

При формировании любых прогнозных оценок существующий уровень научных знаний позволяет давать заключения с той или иной долей вероятности. Поэтому можно лишь предполагать, когда наступит очередной период низкой численности тихоокеанских лососей и как он будет проявляться в основных рыбопромысловых районах, а тем более в отдельных популяциях или популяционных системах различных видов. И если попытки ответа на первую часть вопроса известны [Кляшторин, 2000; Кляшторин, Любушин, 2005; Котенев и др., 2010, 2015], то ко второй его части у рыбохозяйственной науки в настоящее время, похоже, нет даже интереса.

Если исходить из той цикличности, которая проявилась ранее, то можно предположить, что нынешний период высокого уровня общей промысловой биомассы тихоокеанских лососей российского происхождения продлится до 2030-х гг. В этой связи нельзя не упомянуть еще один факт. Примерно в 2010–2012 гг. Б.Н. Котенев, руководивший ВНИРО в 1998–2008 гг., на одном из публичных институтских мероприятий выступал с докладом о состоянии запасов тихоокеанских лососей. На вопрос одного из авторов о том, сколько еще продлится период высокой численности горбуши, он ответил: примерно 18 лет. Однако в его работах [например, Котенев и др., 2015] прогнозы выглядят несколько иначе.

При существующих условиях рыболовства в случае сокращения запасов тихоокеанских лососей даже до наиболее неблагоприятных состояний минимальные пределы добычи для всего лососевого хозяйства России в неурожайные годы вряд ли окажутся ниже 140–150 тыс. т, в урожайные — менее 220–250 тыс. т. При этом в ближайшие примерно 10 лет объемы вылова, скорее всего, будут на 100–120 тыс. т выше упомянутых значений. Необходимо уточнить, что такие цифровые ориентиры обозначены с учетом существующего предела погрешностей в рыбопромысловой статистике.

Изложенным выше предположениям должна предшествовать фраза: если и в дальнейшем все будет происходить по такому же примерно сценарию, как происходило до сих пор.

Заключение

Средний учетный вылов лососей российского (в современных границах) происхождения в 1925–1979 гг. до начала масштабного искусственного воспроизводства составлял как минимум 250 тыс. т в год. Приведенные значения существенно превышают объемы собственно российской добычи, которая согласно официальной статистике за тот же период находилась на уровне около 108 тыс. т. За период с 1925 по 2021 г. учетной статистикой средний отечественный вылов находился на уровне около 175 тыс. т в год. Если же оценивать потенциал вылова тихоокеанских лососей российского происхождения, то среднегодовой вылов за то же время оказывается почти в два раза выше.

Существенно уже, чем принято считать, оказывается диапазон изменчивости объемов вылова. Без учета показателей 2009, 2011, 2018, 2019 и 2021 гг. максимальные и минимальные значения различаются лишь в 4 раза. При сопоставлении всех лет такой показатель составит около 6. Формальный учет российского вылова, основанный на данных официальной статистики, демонстрирует различия в 20 раз.

В современных условиях рыболовства при сокращении запасов тихоокеанских лососей до наиболее нижних пределов в неурожайные годы вряд ли окажется менее 140–150 тыс. т, в урожайные — менее 220–250 тыс. т. По-видимому, в ближайшие примерно 10 лет объемы вылова будут выше указанных значений как минимум на 100–120 тыс. т. Необходимо заметить, что такие цифровые ориентиры обозначены с учетом сложившегося предела погрешностей в рыбопромысловой статистике.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарны сотруднику ВНИРО Н.В. Яновской за ценные советы при обсуждении истории промысла тихоокеанских лососей российского происхождения.

The authors are grateful to N.V. Yanovskaya (VNIRO) for valuable advices concerning history of the fishery on pacific salmons of the Russian origin.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Авторы заявляют, что данный обзор не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The authors declare that this review does not contain their own experimental data obtained using animals or involving humans. Bibliographic references to all data of other authors used in the review are formatted in accordance with the state standards (GOST).

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Авторы в равной мере участвовали в сборе и обработке данных, обсуждении полученных результатов и написании статьи.

The authors equally participated in the data collection and processing, discussions on results of the data analysis, and writing the text of article.

Дополнительная информация (ADDITIONAL INFORMATION)

Частично информация, связанная с содержанием статьи, ранее была размещена в средствах массовой информации на порталах fishnews.ru и fishkamchatka.ru.

Some issues concerning the article content were earlier partially posted in the mass-media on the portals fishnews.ru and fishkamchatka.ru.

Список литературы

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

Булатов О.А., Котенев Б.Н., Кровнин А.С. О перспективах новой «сардиновой эпохи» в северо-западной части Тихого океана // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 4. — С. 385–405.

Волбуев В.В., Марченко С.Л. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел) : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. — 303 с.

Глубоковский М.К., Лепская В.А., Ведищева Е.В., Кловач Н.В. Промысел тихоокеанских лососей в водах северных Курильских островов: история, современное состояние, перспективы // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 75–88.

Заволокин А.В. Пищевая обеспеченность тихоокеанских лососей в период морского и океанического нагула : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 48 с.

Запорожец О.М., Шевляков Е.А., Запорожец Г.В., Антонов Н.П. Возможности использования данных о нелегальном вылове тихоокеанских лососей для реальной оценки их запасов // Вопр. рыб-ва. — 2007. — Т. 8, № 3. — С. 471–483.

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.

Иностранные концессии в отечественном рыбном хозяйстве (1920–1930-е гг.): документы и материалы / под ред. М.М. Загоруйко, А.Х. Абашидзе. — М. : Современная экономика и право, 2003. — 391 с.

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

Казарновский М.Я. Японский промысел лососей в северо-западной части Тихого океана. — М. : ВНИРО, 1987. — 50 с.

Карпенко В.И. Величина выедания молоди лососей хищными рыбами // Рыб. хоз-во. — 1982. — № 4. — С. 41–42.

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

Карпенко В.И., Андриевская Л.Д., Коваль М.В. Питание и особенности роста тихоокеанских лососей в морских водах : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2013. — 303 с.

Кловач Н.В., Кровнин А.С., Борисов В.М. и др. Крупномасштабные флюктуации запасов морских промысловых организмов // Рыб. хоз-во. — 2003. — № 4. — С. 20–23.

Кляшторин Л.Б. Тихоокеанские лососи: климат и динамика запасов // Рыб. хоз-во. — 2000. — № 4. — С. 32–34.

Кляшторин Л.Б., Любушин А.А. Циклические изменения климата и рыбопродуктивности : моногр. — М. : ВНИРО, 2005. — 235 с.

Кляшторин Л.Б., Смирнов Б.П. Тихоокеанские лососи: состояние запасов и воспроизводство : ОИ / ВНИЭРХ. — 1992. — Вып. 2. — 36 с.

Колпаков Н.В., Коцюк Д.В. Кризисы рыболовства в бассейне реки Амур. Количественный анализ фонда рыбопромысловых участков // Бюл. № 14 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2019. — С. 93–105.

Коновалов С.М. Факторы, лимитирующие численность и биомассу тихоокеанских лососей // Биологические исследования лососевых. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1985. — С. 5–25.

Котенев Б.Н., Богданов М.А., Кровнин А.С., Мурый Г.П. Изменение климата и динамика вылова дальневосточных лососей // Вопр. промысл. океанологии. — 2010. — Вып. 7, № 1. — С. 60–92.

Котенев Б.Н., Кровнин А.С., Кловач Н.В. и др. Влияние климато-океанологических факторов на состояние основных запасов горбуши в 1950–2015 гг. // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 158. — С. 143–161.

Кровнин А.С., Кловач Н.В., Котенев Б.Н., Мурый Г.П. Связь уловов западно-камчатской горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) и нерки (*O. nerka*) с температурой поверхности океана в Северном полушарии и прогноз их вылова в 2010 г. // Рыб. хоз-во. — 2010. — № 3. — С. 43–46.

Курмазов А.А. Российско-японские рыболовные отношения в конце XIX — начале XX в. // Изв. ТИНРО. — 2005. — Т. 142. — С. 391–402.

Макоедов А.Н., Антонов Н.П., Куманцов М.И., Погодаев Е.Г. Теория и практика лососевого хозяйства на Дальнем Востоке // Вопр. рыб-ва. — 2006. — Т. 7, № 1. — С. 6–21.

Макоедов А.Н., Кожемяко О.Н. Основы рыбохозяйственной политики России : моногр. — М. : Нац. рыб. ресурсы, 2007. — 480 с.

Макоедов А.Н., Коротаев Ю.А., Антонов Н.П. Азиатская кета : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2009. — 356 с.

Радченко В.И. О корреляции российского вылова горбуши с динамикой теплового баланса Мирового океана // Бюл. № 3 реализации «Концепции дальневосточной программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 230–235.

Радченко В.И., Рассадников О.А. Тенденции многолетней динамики запасов азиатских лососей и определяющие ее факторы // Изв. ТИНРО. — 1997. — Т. 122. — С. 72–94.

Старовойтов А.Н. Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях — биологическая характеристика вида. 1. Сезонное распределение и миграции кеты в дальневосточных морях и открытых водах северо-западной Пацифики // Изв. ТИНРО. — 2003а. — Т. 132. — С. 43–81.

Старовойтов А.Н. Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях — биологическая характеристика вида. 2. Питание и трофические связи кеты в эпипелагиали дальневосточных морей и сопредельных водах Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 2003б. — Т. 133. — С. 3–34.

Старовойтов А.Н. Кета (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) в дальневосточных морях — биологическая характеристика вида. 3. Жизненный цикл, продукционные показатели и роль азиатской кеты в пелагических нектонных сообществах дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. — 2003в. — Т. 134. — С. 3–20.

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

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

Шунтов В.П. Об упрощенных трактовках лимитирующих факторов и динамики численности некоторых промысловых рыб дальневосточных вод // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 189. — С. 35–51. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-189-35-51.

Шунтов В.П. Состояние изученности многолетних циклических изменений численности рыб дальневосточных морей // Биол. моря. — 1986. — Т. 12, № 3. — С. 3–14.

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

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

Шунтов В.П., Темных О.С., Куренкова, Е.В. Рекордная лососевая путина–2007 // Бюл. № 2 реализации «Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей». — Владивосток : ТИНРО-центр, 2007. — С. 3–10.

Шунтов В.П., Темных О.С., Найдено С.В. Еще раз о факторах, лимитирующих численность тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus* spp., сем. Salmonidae) в океанический период их жизни // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 3–22. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-3-22.

Baumgartner T.R., Soutar A., Ferreira-Bartrina V. Reconstruction of the history of Pacific sardine and Northern Pacific anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara basin // *CalCOFI Rep.* — 1992. — Vol. 33. — P. 24–40.

Beamish R.J., Bouillon D.R. Pacific salmon production trends in relation to climate // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1993. — Vol. 50, № 5. — P. 1002–1016.

Kaeriyama M. Hatchery programmes and stock management of salmonid populations in Japan / eds B.R. Howell, E. Moksness, T. Svasand // *Stock enhancement and sea ranching.* — Oxford, UK : Blackwell Scientific Publications, 1999. — P. 153–167.

Kawasaki T. A decade of the regime shift of small pelagics. FAO expert consultation (1983) to the PICES III (1994) // *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.* — 1994. — Vol. 58. — P. 321–333.

References

Birman, I.B., *Morskoi period zhizni i voprosy dinamiki stada tikhookeanskikh lososei* (The Marine Life History and the Issues of Dynamics of the Pacific Salmon Stock), Moscow: Agropromizdat, 1985.

Bulatov, O.A., Kotenev, B.N., and Krovnin, A.S., On the prospects for a new “Sardine era” in the northwestern Pacific, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 4, pp. 385–405.

Volobuev, V.V. and Marchenko, S.L., *Tikhookeanskiye lososi kontinental'nogo poberezh'ya Okhotskogo morya (biologiya, populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti, promysel)* (Pacific Salmon of the Continental Coast of the Okhotsk Sea (Biology, Population Structure, Abundance Dynamics, Fishery)), Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr Dal'nevost. Otd. Ross. Akad. Nauk, 2011.

Glubokovsky, M.K., Lepskaya, V.A., Vedishcheva, E.V., and Klovach, N.V., Fishery for Pacific salmon in the North Kuril waters: history, current status and prospects, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 158, pp. 75–88.

Zavolokin, A.V., Food availability for Pacific salmon during the period of feeding in sea and ocean, *Extended Abstract of Doctoral (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Zaporozhets, O.M., Shevlyakov, Ye.A., Zaporozhets, G.V., and Antonov, N.P., The use of the data on the illegal catches of Pacific salmon in the prognostic researches, *Vopr. Rybolov.*, 2007, vol. 8, no. 3, pp. 471–483.

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.

Inostrannyye kontsessii v otechestvennom rybnoy khozyaystve (1920–1930-ye gg.): dokumenty i materialy (Foreign concessions in the domestic fish industry (1920–1930s): documents and materials), Zagorulko, M.M., Abashidze A.H., eds, Moscow: Sovremennaya ekonomika i pravo, 2003.

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

Kazarnovskiy, M.Ya., *Yaponskiy promysel lososey v severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana* (Japanese salmon fisheries in the Pacific Northwest), Moscow: VNIRO, 1987.

Karpenko, V.I., Velichina vyedaniya molodi lososey khishchnymi rybami (The magnitude of the eating of juvenile salmon by predatory fish), *Rybn. Khoz.*, 1982, no. 4, pp. 41–42.

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

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

Klovach, N.V., Krovnin, A.S., Borisov, V.M., Bondarenko, M.V., and Mury, G.P., Large-scale fluctuations in the stocks of marine commercial organisms, *Rybn. Khoz.*, 2003, no. 4, pp. 20–23.

Klyashtorin, L.B., Pacific salmon: climate and stock dynamics, *Rybn. Khoz.*, 2000, no. 4, pp. 32–34.

Klyashtorin, L.B. and Lyubushin, A.A., *Tsiklicheskiye izmeneniya klimata i ryboproduktivnosti* (Cyclic Changes in Climate and Fish Capacity), Moscow: VNIRO, 2005.

Klyashtorin, L.B. and Smirnov, B.P., *Tikhookeanskiye lososi: sostoyaniye zapasov i vosproizvodstvo* (Pacific Salmon: Stock Status and Reproduction), Moscow: VNIERKH, 1992, vol. 2.

Kolpakov, N.V. and Kotsyuk, D.V., Fisheries crises in the Amur river basin. Quantitative analysis of the fund of fishing grounds, in *Byull. no. 14 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nykh Vostokakh* (Bull. no. 14 for the Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2019, pp. 93–105.

Kononov, S.M., Factors limiting the Pacific salmon abundance and biomass, in *Biologicheskoe issledovaniye lososevykh* (Biological Studies of Salmonids), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1985, pp. 5–25.

Kotenev, B.N., Bogdanov, M.A., Krovnin, A.S., and Muryi, G.P., The climate change and the dynamics of catch of Far Eastern salmon, *Vopr. Promysl. Okeanogr.*, 2010, vol. 7, no. 1, pp. 60–92.

Kotenev, B.N., Krovnin, A.S., Klovach, N.V., Mordasova, N.V., and Muriy, G.P., Impact of climatic and oceanographic factors on the state of main pink salmon stocks, 1950–2015, *Trudy VNIRO*, 2015, vol. 158, pp. 143–161.

Krovnin, A.S., Klovach, N.V., Kotenev, B.N., and Mouriy, G.P., The connection between of West Kamchatka pink (*Oncorhynchus gorbusha*) and sockeye (*O. nerka*) salmon catches and sea surface temperature of the ocean in the Northern Hemisphere. The approximate forecast of their catches for 2010, *Rybn. Khoz.*, 2010, no. 3, pp. 43–46.

Kurmazov, A.A., Russia-Japan fisheries relations in the end of the XIX and beginning of the XX centuries, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 142, pp. 391–402.

Makoedov, A.N., Antonov, N.P., Kumantsov, M.I., and Pogodaev, E.G., Theory and practice of salmon fisheries in the Far East, *Vopr. Rybolov.*, 2006, vol. 7, no. 1, pp. 6–21.

Makoedov, A.N. and Kozhemyako, O.N., *Osnovy rybokhozyaystvennoy politiki Rossii* (The Principles of fishery policy in Russian Federation), Moscow: Natsionalnye Rybnye Resursy, 2007.

Makoedov, A.N., Korotaev, Yu.A., and Antonov, N.P., *Aziatskaya keta* (Asian Chum Salmon), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2009.

Radchenko, V.I., On the correlation of the Russian catch of pink salmon with the dynamics of the heat balance of the World Ocean, in *Byull. no. 3 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoi programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. no. 3 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008, pp. 230–235.

Radchenko, V.I. and Rassadnikov, O.A., Long-term dynamics trends of Asian stocks of Pacific salmon and factors determining it, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1997, vol. 122, pp. 72–94.

Starovoitov, A.N., Chum salmon (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) in the Far East seas — biological description of species. 1. Seasonal distribution and migrations of chum salmon in the Far East seas and offshore waters of the northwest Pacific Ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 132, pp. 43–81.

Starovoitov, A.N., Chum salmon (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) in the Far East seas — biological description of species. 2. Diet composition and trophic linkages of chum salmon in the Far East seas and adjacent waters of the northwest Pacific Ocean, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 133, pp. 3–34.

Starovoitov, A.N., Chum salmon (*Oncorhynchus keta* (Walbaum)) in the Far East seas — biological description of species. 3. Life cycle, productions values and the role of Asian chum salmon in pelagic nekton communities of the Far East seas, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 134, pp. 3–20.

Shuntov, V.P., *Biologiya dal'nevostochnykh morei Rossii* (Biology of the Far Eastern Seas of Russia), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2001, vol. 1.

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

Shuntov, V.P., On simplified interpretations of limiting factors and dynamics of for abundance for some commercial fishes in the Far Eastern waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 189, pp. 35–51. doi 10.26428/1606-9919-2017-189-35-51

Shuntov, V.P., The present state of knowledge of long-term cyclical fluctuations in the abundance of fish in seas of the Far East, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 3, pp. 3–14.

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

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

Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., and Kurenkova, E.V., Record salmon fishing season—2007, in *Bull. no. 2 realizatsii "Kontseptsii dal'nevostochnoi basseinovoii programmy izucheniya tikhookeanskikh lososei"* (Bull. no. 2 Implementation "Concept of the Far Eastern Basin Program for the Study of Pacific Salmon"), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2007, pp. 3–10.

Shuntov, V.P., Temnykh, O.S., and Naydenko, S.V., Once again on factors limiting the number of pacific salmon (*Oncorhynchus* spp., fam. Salmonidae) during the oceanic period of their life, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 3–22. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-3-22

Baumgartner, T.R., Soutar, A., and Ferreira-Bartrina, V., Reconstruction of the history of Pacific sardine and Northern Pacific anchovy populations over the past two millennia from sediments of the Santa Barbara basin, *CalCOFI Rep.*, 1992, vol. 33, pp. 24–40.

Beamish, R.J. and Bouillon, D.R., Pacific salmon production trends in relation to climate, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1993, vol. 50, no. 5, pp. 1002–1016.

Kaeriyama, M., Hatchery programmes and stock management of salmonid populations in Japan, in *Stock enhancement and sea ranching*, Howell, B.R., Moksness, E., Svasand T., eds, Oxford, UK: Blackwell Scientific Publications, 1999, pp. 153–167.

Kawasaki, T., A decade of the regime shift of small pelagics. FAO expert consultation (1983) to the PICES III (1994), *Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr.*, 1994, vol. 58, pp. 321–333.

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

Поступила в редакцию 31.01.2022 г.

После доработки 18.03.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 31.01.2022; approved after reviewing 18.03.2022;
accepted for publication 20.05.2022

Научная статья

УДК 597.5(265.5)

DOI: 0.26428/1606-9919-2022-202-268-282

EDN: AOINEJ



ЗНАЧИМОСТЬ ВИДОВ РЫБ В ДОННЫХ И ПРИДОННЫХ БИОТОПАХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ И ТИХООКЕАНСКИХ ВОД РОССИИ

О.А. Иванов, В.П. Шунтов*

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

Аннотация. По данным донных траловых съемок ТИНРО, выполненных в 1977–2010 гг., впервые обсуждается значимость видов рыб в ихтиоценах бентали (до глубины 2000 м) российских вод дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана. За меру доминирования был выбран обратный индекс Симпсона (индекс полидоминантности), а при сравнительном анализе структуры доминирования ихтиоценов регионов использовался индекс сходства Сёренсена-Чекановского. Анализ значимости видов в видовой структуре ихтиоценов проведен по списку первых 20 видов, ранжированных по биомассе. На их долю приходится в среднем по всем регионам существенная часть от биомассы всех демерсальных рыб: для шельфа — 94,9 %, для свала глубин — 95,8 %. Резюмируется, что ихтиоцены донных и придонных биотопов (0–2000 м) российских вод дальневосточных морей представляют собой слабовыравненные по обилию видов сообщества с яркой выраженностью доминирования 2–4 видов. Значимость видов в структуре ихтиоценов шельфа сводится к повсеместному доминированию минтая *Theragra chalcogramma*, а в роли субдоминантов в зависимости от региона выступают тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, треска *Gadus macrocephalus*, северный *Pleurogrammus monopterygius* и южный *Pleurogrammus azonus* одноперые терпуги. На свале глубин повсеместное доминирование минтая нарушается малоглазым макрурусом *Albatrossia pectoralis* в Беринговом море, а в группу субдоминантов по всем регионам входят черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, пепельный макрурус *Coryphaenoides cinereus*, тихоокеанская сельдь, тихоокеанская полярная акула *Somniosus pacificus*, колючая камбала *Acanthopsetta nadeshnyi* и малорот Стеллера *Glyptocephalus stelleri*. Приводятся графики сходства исследуемых акваторий (Охотское, Берингово и Японское моря, тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов) по видовому составу и структуре доминирующих видов ихтиоценов по обобщенным данным, отдельно для шельфа и свала глубин.

Ключевые слова: значимость, доминант, субдоминант, субординант, бенталь, шельф, свал глубин, дальневосточные моря России, сопредельные воды Тихого океана, индекс полидоминантности, индекс сходства Сёренсена-Чекановского

Для цитирования: Иванов О.А., Шунтов В.П. Значимость видов рыб в донных и придонных биотопах дальневосточных морей и тихоокеанских вод России // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 268–282. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-268-282. EDN: AOINEJ.

* Иванов Олег Альбертович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, oleg.ivanov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0003-3868-6952; Шунтов Вячеслав Петрович, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, izvestiya@tinro-center.ru, ORCID 0000-0001-8542-8484.

Importance of fish species in the bottom and near-bottom biotopes of the Far-Eastern Seas and Pacific waters of Russia

Oleg A. Ivanov*, Vyacheslav P. Shuntov**

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

* D.Biol., principal researcher, oleg.ivanov@tinro-center.ru

** D.Biol., professor, principal researcher, izvestiya@tinro-center.ru

Abstract. Importance of fish species in the benthic ichthyocoenoses (up to depths of 2000 m) is discussed for the Russian waters in the Far-Eastern Seas and adjacent North-West Pacific on the data of bottom trawl surveys conducted by Pacific Fish. Res. Inst. (TINRO) in 1977–2010. The inverse Simpson index (or polydominance index) was chosen as a measure of dominance; Sorensen-Chekanovsky similarity index was used for comparative analysis of the dominance structure in ichthyocoenoses. The importance is determined for the top 20 species ranked by biomass (94.9 % of the total biomass of all demersal fish on the shelf and 95.8 % — at the continental slope, on average). Poor evenness under strong domination of 2–4 species is noted in the fish communities within the range of 0–2000 m. Walleye pollock *Theragra chalcogramma* dominate in all regions whereas the subdominants are pacific herring *Clupea pallasii*, pacific cod *Gadus macrocephalus*, atka mackerel *Pleurogrammus monopterygius*, or okhotsk atka mackerel *P. azonus*, depending on the region. The pollock domination is interrupted at the continental slope of the Bering Sea, where giant grenadier *Albatrossia pectoralis* dominate. The subdominants at the continental slope of all regions are greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, popeye grenadier *Coryphaenoides cinereus*, pacific herring, pacific sleeper shark *Somniosus pacificus*, scale-eye plaice *Acanthopsetta nadeshnyi*, and blackfin flounder *Glyptocephalus stelleri*. Generalized graphs of the ichthyocoenoses similarity between the studied regions (Okhotsk Sea, Bering Sea, Japan Sea, and Pacific waters at Kamchatka and Kuril Islands) by species structure and composition of the dominant species are presented, separately for the shelf and continental slope.

Keywords: importance, dominant species, subdominant species, subordinat species, bental zone, shelf, continental slope, ichthyocoenosis, Far-Eastern Seas of Russia, North-West Pacific, polydominance index, Sorensen-Chekanovsky similarity index

For citation: Ivanov O.A., Shuntov V.P. Importance of fish species in the bottom and demersal biotopes of the Far-Eastern Seas and Pacific waters of Russia, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 268–282. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-268-282. EDN: AOINEJ.

Введение

Чтобы сделать вывод о многообразии ихтиоценов бентали (или пелагиали) российских вод дальневосточных морей (Берингово, Охотское, Японское и тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов), достаточно обратить внимание на климато-географические особенности этого обширного региона, простирающегося в широтно-меридиональном направлении почти на 5000 км от низкоарктической до субтропической климатической подзоны. Согласно принципу экологического соответствия (структура и расположение сообществ находятся в строгом соответствии со структурой среды обитания [Беклемишев, 1966]) очевидно, что упорядочение и распределение морских сообществ и составляющих их организмов сопряжены с зональными и вертикальными особенностями физико-географических условий биотопов [Парин, 1968; Моисеев, 1986]. Между тем для выявления структурных особенностей ихтиоценов с учетом значимости образующих их видов уже не обойтись без качественных данных о видовом составе (богатстве), показателях обилия и встречаемости. С организацией в ТИНРО экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей России с начала 1980-х гг. стало возможным накопление таких качественных данных. С этого времени все морские экспедиции приобрели комплексность: при выполнении учетных траловых съемок производились гидрологические, планктонные, трофологические и бентосные работы, а также велись наблюдения за морскими млекопитающими.

ми и птицами. В обязательном порядке стали идентифицироваться и количественно оцениваться все виды прилова (не только промысловые виды). В итоге накопленный более чем за 30-летний период уникальный и высокорепрезентативный фактический материал по составу и обилию рыб в донных и придонных биотопах позволил нам оценить их значимость в бентали дальневосточных морей России, что и определило цель настоящей работы.

Материалы и методы

Предметная область нашего исследования затрагивает видовую структуру и характер доминирования (значимость) видов в ихтиоценах донных и придонных биотопов российских вод дальневосточных морей. В основе расчетных данных по обилию видов находятся первичные материалы о составе, встречаемости, численности и биомассе траловых уловов рыб на единицу времени траления (1 час) с учетом коэффициентов уловистости. В связи с различиями в составе уловов траловых съёмок, выполненных в разные сезоны и годы (1977–2010), представления о соотношении и обилии видов в ихтиоценах в целом были получены путем их объединения (осреднения). Вся обобщающая информация об этом и методические особенности выполнения траловых работ содержатся в четырех опубликованных справочниках [Макрофауна..., 2014а–г]. Данные в этих справочниках подразделены на подрайоны (48) по батиметрическим зонам (< 50 м, 50–100, 100–200, 200–300, 300–500, 500–700, 700–1000 и 1000–2000 м) с учетом сезонов и периодов лет. На общей обследованной площади в 2243 тыс. км² было выполнено 19151 траление [Волвенко, 2014].

Анализ значимости видов в видовой структуре ихтиоцена в каждом крупном регионе был проведен по списку первых 20 видов, ранжированных по биомассе. Такое ограничение видовых списков при выявлении роли и значимости видов в сообществе с выраженной доминантой одного или нескольких видов оправдано, поскольку влияние редких и малочисленных видов на структуру доминирования несущественно. Впрочем, даже по разным трактовкам понятия доминирующего вида [Баканов, 2005] все эти 20 видов не могут быть отнесены к доминирующим. Они представлены для того, чтобы обозначить фон сопутствующих видов, некоторые из них, по-видимому, могут при определенных условиях изменить свой количественный статус на более значимый.

Степенью участия вида в строении, функционировании и развитии биоценоза определяется его значимость [Осипов, 2021], мерой которой выступают различные индексы доминирования, основанные на показателях видового обилия (численность, биомасса, продуктивность) и встречаемости. Мерой доминирования был выбран обратный индекс Симпсона (индекс полидоминантности (ИП)), слабо зависящий от видового богатства и очень чувствительный к массовым и обычным видам. В качестве вводных данных для сравнительного анализа неоднородности ихтиоценов использовалась квадратная таблица (матрица сходства), каждый элемент которой представляет собой бинарную меру сходства Сёренсена-Чекановского по качественным и количественным признакам [Песенко, 1982; Мэгарран, 1992], а графическое изображение этих результатов осуществлено методом многомерного шкалирования в статистическом пакете программ NCSS 12.

Результаты и их обсуждение

Количественное соотношение видов рыб не только в разных морях, но и в смежных заливах даже при идентичном видовом составе, как правило, различается. Более того, и в каждом конкретном (локальном) районе количественное соотношение видов изменяется по сезонам, годам и периодам лет. Очевидно, что в большей степени это характерно для пелагических видов, особенно флюктуирующих и совершающих протяженные миграции. Но не постоянно также и численность донных и придонных рыб, хотя амплитуда ее динамики, а также протяженность их миграций менее значитель-

ны. При анализе состава, структуры и особенностей функционирования ихтиоценов (впрочем, как и аналогичных группировок других гидробионтов) принято вычленять и рассматривать как самостоятельные пелагические и донно-придонные сообщества. Это правомочно, но недостаточно. Хорошо известно, что пелагические виды в светлое время суток (но не только) опускаются в более глубокие слои (в придонные на шельфе и верхней части свала глубин) и становятся доступными для донных хищников. Ночью, а иногда и в светлое время суток, многие донные рыбы поднимаются в пелагиаль, где питаются пелагическими объектами. Кроме того, у большинства донных и придонных рыб шельфа и свала глубин молодь имеет пелагическую стадию и встречается не только в морях, но и в открытых водах океана. При таком положении вещей в анализе состава ихтиоценов донных и придонных биотопов во всех рассматриваемых районах учитывались и пелагические рыбы.

Региональные особенности структуры доминирования. Общий список ранжированных по биомассе 20 видов рыб донных и придонных биотопов пяти крупномасштабных регионов российских дальневосточных морских вод (Охотское, Берингово, Японское моря, тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов) состоит из 50 видовых названий (табл. 1). Это число составляет примерно 5 % от общего количества (~1000) обитающих в дальневосточных водах России видов рыб [Борец, 2000; Парин, 2004; Парин и др., 2014; Шунтов, 2016] и немногим более 27 % от общего количества видов рыб, отмеченных в наших уловах. При этом на выделенное «ядро сообщества» из 20 видов приходится существенная доля общей биомассы рыб бентали — в среднем по всем регионам 93,6 % (90,7–96,9 %).

Таблица 1

Состав и обилие (тыс. т) ранжированных по биомассе 20 видов рыб в донных и придонных биотопах бентали (0–2000 м) дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана

Table 1

Composition and abundance (10^3 t) for top 20 fish species in the bottom and near-bottom biotopes of the Far-Eastern Seas of Russia and adjacent Pacific (0–2000 m) ranked by biomass

Вид	ОМ	БМ	ТКО	ТК	ЯМ
<i>Theragra chalcogramma</i>	6356,6	2386,8	684,0	685,5	296,8
<i>Clupea pallasii</i>	1507,7	82,2	–	1,8	74,5
<i>Albatrossia pectoralis</i>	716,7	351,7	405,3	65,3	–
<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>	531,7	37,5	5,5	6,1	–
<i>Gadus macrocephalus</i>	375,3	585,7	90,4	68,8	33,7
<i>Limanda aspera</i>	345,9	–	–	3,3	6,3
<i>Coryphaenoides cinereus</i>	311,6	80,6	68,8	41,7	–
<i>Eleginus gracilis</i>	251,2	63,2	7,7	–	14,2
<i>Ammodytes hexapterus</i>	247,8	–	3,3	–	–
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	210,0	20,3	–	2,8	–
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	196,4	86,3	–	4,6	6,7
<i>Limanda sakhalinensis</i>	172,1	–	–	–	–
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	163,8	55,3	–	3,6	–
<i>Bathyraja parmifera</i>	137,3	17,3	–	3,3	5,5
<i>Pleurogrammus azonus</i>	120,1	–	–	–	55,8
<i>Myoxocephalus jaok</i>	86,4	18,7	–	–	8,3
<i>Bothrocara brunneum</i>	72,9	–	–	–	–
<i>Hemilepidotus papilio</i>	53,5	–	–	–	–
<i>Hippoglossoides robustus</i>	51,7	37,1	–	–	–
<i>Mallotus villosus catervarius</i>	51,5	39,4	–	–	4,1
<i>Somniosus pacificus</i>	–	50,8	–	–	–
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–	37,8	–	2,6	–
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	–	30,9	5,2	30,6	–

Вид	ОМ	БМ	ТКО	ТК	ЯМ
<i>Hemilepidotus jordani</i>	–	29,7	–	10,2	–
<i>Boreogadus saida</i>	–	23,5	–	–	–
<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	–	21,4	–	–	–
<i>Pleurogrammus monoptyerygius</i>	–	–	321,7	12,9	–
<i>Platichthys stellatus</i>	–	–	–	8,3	–
<i>Coryphaenoides acrolepis</i>	–	–	14,9	7,7	–
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	–	–	–	4,1	–
<i>Careproctus cypselurus</i>	–	–	–	3,9	–
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	–	–	7,3	3,2	6,9
<i>Sebastes alutus</i>	–	–	21,9	–	–
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	–	–	5,9	–	–
<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	–	–	4,8	–	–
<i>Laemonema longipes</i>	–	–	5,3	–	–
<i>Sebastobolus macrochir</i>	–	–	5,8	–	–
<i>Atheresthes evermanni</i>	–	–	3,4	–	–
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	–	–	3,4	–	–
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	–	–	2,9	–	–
<i>Antimora microlepis</i>	–	–	2,8	–	–
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	–	–	–	–	48,6
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	–	–	–	–	29,7
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	–	–	–	–	15,0
<i>Hippoglossoides dubius</i>	–	–	–	–	15,3
<i>Osmerus mordax dentex</i>	–	–	–	–	6,8
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	–	–	–	–	5,5
<i>Enophrys diceraus</i>	–	–	–	–	4,8
<i>Myzopsetta punctatissima</i>	–	–	–	–	4,6
<i>Stichaeus grigorjewi</i>	–	–	–	–	4,3
Биомасса 20 ранговых видов, тыс. т	11960,2	4056,2	1670,3	970,3	647,4
Биомасса прочих видов, тыс. т	1232,6	399,2	70,1	31,6	53,8
Биомасса всех рыб, тыс. т	13192,8	4455,4	1740,4	1001,9	694,9
Доля 20 ранговых видов, %	90,7	91,0	96,0	96,9	93,2
Площадь дна до глубины 2000 м, тыс. км²	1374,8	337,6	101,2	52,8	127,2
Удельная биомасса 20 видов, т/км²	8,7	12,0	16,5	18,4	5,1
Удельная биомасса всех видов, т/км²	9,6	13,2	17,2	19,0	5,5
Индекс полидоминантности (ИП)	3,25	2,65	3,72	1,84	3,97

Примечание. Здесь и далее: ОМ — Охотское море, БМ — Берингово море, ЯМ — Японское море, ТКО — тихоокеанские воды Курильских островов, ТК — тихоокеанские воды Камчатки. Высокозначимые виды (в соответствии со значением индекса полидоминантности) выделены жирным шрифтом.

В абсолютном выражении по среднесезонному максимуму биомассы всех рыб бентали выделяется Охотское море (13192,8 тыс. т), а затем идет Берингово (4455,4 тыс. т). Такой результат обеспечивает не только высокая биопродуктивность этих водоемов [Дулепова, 2002; Шунтов, 2016], но и обширность площадей их дна до глубины 2000 м (табл. 1). Последнее место Японского моря (694,9 тыс. т), занимаемое в ряду регионов, связано с общей пониженной его биопродуктивностью, кроме того, здесь меньше минтая, сельди и нет массовых видов макруросов. При сравнении удельной биомассы всех рыб ранговый порядок регионов меняется: за тихоокеанскими водами Камчатки (18,98 т/км²) следуют тихоокеанские воды Курильских островов (17,20 т/км²), затем Берингово (13,20 т/км²), Охотское (9,60 т/км²) и Японское моря (5,46 т/км²).

Характер распределения видов по обилию является показателем структуры сообщества. При яркой выраженности доминирования в сообществе одного вида (монодоминантное сообщество) выравненность (равномерное распределение обилия по видам) видовой структуры минимальна (стремится к 1). При равном распределении видов по обилию (гипотетическое сообщество) выравненность максимальна (равна видовому богатству), а доминирование не выражено [Песенко, 1982; Суханов, Иванов, 2009]. Уже при беглом взгляде на структуру доминирования (табл. 1) рыб бентали сразу выделяется лидирующая позиция минтай во всех рассматриваемых крупномасштабных регионах. Строго говоря, его нельзя относить к донным видам, но высокие показатели его биомасс получены по уловам именно донных тралений. Следовательно, он является полноценным представителем биоты донных и придонных биотопов. Комплексы «руководящих видов» доминант + субдоминант совпадают в Охотском и Японском морях (минтай + сельдь), а также в Беринговом море и камчатских водах Тихого океана (минтай + треска). В тихоокеанских водах Курильских островов такой комплекс образуют минтай + малоглазый макурус.

В табл. 1 представлен результат несложных вычислений индекса полидоминантности, являющегося хорошей мерой структуры доминирования и позволяющего дать простую и содержательную интерпретацию структурной организации сообщества. При условии равнообильности всех видов этот индекс показывает, какое количество видов будет встречено в рассматриваемом сообществе («какое число видов присутствует в гипотетической коллекции, где все виды равнообильны, если она имеет такое же разнообразие, как данная коллекция» [Песенко, 1982, с. 89]). Иными словами, этот показатель дает такую оценку видового многообразия в пробе, как если бы это было просто число встреченных равнообильных видов при данной закономерности распределения обилий в пробе. Минимальное значение индекса полидоминантности (1,84) получено для тихоокеанских вод Камчатки, а максимальное (3,97) — для Японского моря. Во всех случаях эти значения невелики и указывают на то, что в иерархии видовой структуры доминантными можно назвать от 2 до 4 видов (табл. 1). Такой тип сообщества можно классифицировать как переходный от бидоминантного к олигодоминантному. В структуре доминирования ихтиоцены бентали Охотского моря, опираясь на значение индекса полидоминантности, равное 3,25, следует выделить 4 высокозначимых в структурной организации сообщества вида: минтай, сельдь, малоглазый макурус и черный палтус. В Беринговом море (ИП = 2,65) таковыми будут 3 вида: минтай, треска и малоглазый макурус; в Японском море (ИП = 3,97) — минтай, сельдь, южный одноперый терпуг и колючая камбала; в тихоокеанских водах Курильских островов (ИП = 3,72) — минтай, малоглазый макурус, северный одноперый терпуг и треска; в тихоокеанских водах Камчатки (ИП = 1,84) — минтай и треска. Значимость остальных видов в структуре доминирования при благоприятных условиях с изменением их количественного статуса может меняться от субординантов [Жуков, 2007] до субдоминантов, но возможность смены ими доминанта (минтай) маловероятна.

Результаты сравнительного анализа видовой структуры 20 самых высокообильных видов рыб бентали (табл. 1) по регионам представлены в графическом виде на рис. 1, что, несомненно, упрощает восприятие табличного материала. Эти графики построены методом многомерного шкалирования на условной координатной плоскости, где показано взаимное расположение регионов по качественным (попарное сравнение видового состава) и количественным (попарное сравнение видового обилия) признакам. Такое графическое представление данных, выраженное в виде линейного расстояния, наглядно и объективно отражает близость либо удаленность объектов.

Итоги расчетов многомерного шкалирования по видовому составу в структуре доминирования отчетливо демонстрируют (рис. 1, А) близость тихоокеанских вод Камчатки, Берингова и Охотского морей (от 11 до 14 общих видов). От этой компактной группы равноудалены Японское море и тихоокеанские воды Курильских островов.

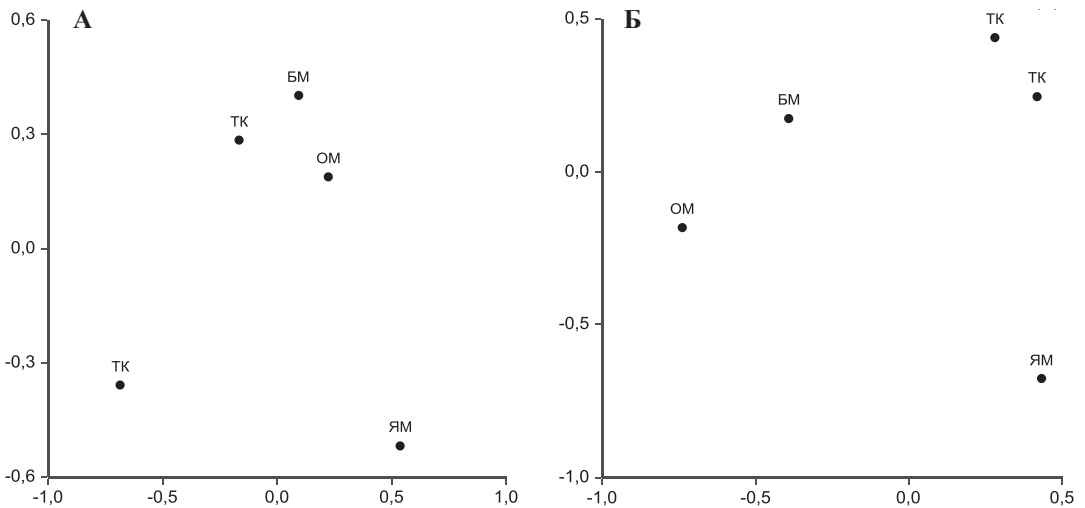


Рис. 1. Взаиморасположение дальневосточных морей (многомерное шкалирование) и сопредельных вод Тихого океана по сходству видового состава (А) и видовой структуры (Б) ядра ихтиоцены бентали (0–2000 м)

Fig. 1. Diagram of multidimensional scaling for similarity between the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific waters by species composition (А) and species structure (Б) of the benthal ichthyocoenoses (0–2000 m)

На плоскости многомерного шкалирования Японское море и по списку видов, и по их обилию (рис. 1, А и Б) равноудалено от других акваторий, с которыми оно имеет от 4 до 10 общих видов. Его обособленность, кроме как сравнительно невысокой биопродуктивностью, определяется и тем, что здесь очень мало глубоководных видов рыб и заметна доля низкобореальных видов (южный одноперый терпуг, колючая, японская, южная палтусовидная камбалы, малорот Стеллера и др.). Последний фактор накладывает свой отпечаток на видовой состав в структуре доминирования и в тихоокеанских водах Курильских островов (особенно в южнокурильском районе), здесь также отмечается небольшое число совпадений по видовому составу (от 6 до 10) с другими регионами.

По количественной оценке сходства видовой структуры (общая биомасса) доминирования рыб бентали (рис. 1, Б) компактную (близкую) группу регионов образуют тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов, что вполне вписывается в геоморфологическую общность бентали этих регионов и в схожую специфичность гидрологических условий, складывающихся в приостровных районах на границе морей с океаном. Равноудалены от этой группы и между собой Охотское и Японское моря. Берингово море занимает промежуточное положение между Охотским морем и выделенной компактной группой акваторий тихоокеанской бентали, но также зримо отделено (не похоже) от Японского моря на плоскости многомерного шкалирования (рис. 1, Б).

Особенности структуры доминирования ихтиоценов шельфа и свала глубин.

По данным уловов донных траловых съемок до глубины 200 м составлен общий список видов рыб, объединяющий первые 20 видов, лидирующих по биомассе в Охотском, Беринговом, Японском морях и в тихоокеанских водах Камчатки и Курильских островов (табл. 2). Этот список состоит из 47 наименований, а последовательность колонок в таблице слева направо соответствует рангу региона по среднемноголетней оценке общей биомассы рыб в ихтиоценах шельфа. Аналогичным образом построена табл. 3, где приведены данные по свалу глубин (200–2000 м), и здесь уже подобный список видов немного богаче — 52.

Таблица 2

Состав и обилие (тыс. т) ранжированных по биомассе 20 видов рыб в донных и придонных биотопах шельфа (0–200 м) дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана

Table 2

Composition and abundance (10^3 t) of top 20 fish species ranked by biomass in the bottom and demersal biotopes on shelf (0–200 m) of the Far-Eastern Seas of Russia and adjacent Pacific waters

Вид	ОМ	БМ	ТК	ТКО	ЯМ
<i>Theragra chalcogramma</i>	5187,0	2195,5	461,7	146,1	220,9
<i>Clupea pallasii</i>	1382,5	82,2	1,8	–	63,8
<i>Gadus macrocephalus</i>	333,8	535,8	51,0	81,9	23,6
<i>Limanda aspera</i>	321,5	13,3	3,3	–	4,0
<i>Ammodytes hexapterus</i>	247,8	–	–	3,3	–
<i>Eleginus gracilis</i>	245,6	63,2	–	7,7	14,2
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	190,1	84,0	4,6	2,2	5,1
<i>Limanda sakhalinensis</i>	172,2	–	–	–	–
<i>Pleuronectes quadrituberculatus</i>	159,8	54,7	3,6	–	–
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	134,6	18,7	1,9	–	–
<i>Pleurogrammus azonus</i>	120,1	–	–	1,2	42,6
<i>Myoxocephalus jaok</i>	86,4	17,8	0,9	–	7,5
<i>Hemilepidotus papilio</i>	53,5	14,3	–	–	–
<i>Mallotus villosus catervarius</i>	51,5	39,4	–	–	4,1
<i>Hippoglossoides robustus</i>	42,7	37,1	1,5	–	–
<i>Platichthys stellatus</i>	42,1	–	8,3	–	–
<i>Myzopsetta proboscidea</i>	38,7	–	–	–	–
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	38,0	29,0	23,4	4,1	–
<i>Hemitripterus villosus</i>	35,8	–	–	–	–
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	35,5	–	3,2	5,4	5,1
<i>Bathyraja parmfifera</i>	–	12,5	1,2	–	–
<i>Boreogadus saida</i>	–	23,5	–	–	–
<i>Hemilepidotus jordani</i>	–	29,7	8,1	2,6	–
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–	17,8	1,9	–	–
<i>Lycodes ravidens</i>	–	14,0	–	–	–
<i>Myoxocephalus verrucosus</i>	–	21,4	–	–	–
<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>	–	7,7	–	–	–
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	–	–	9,6	272,5	–
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	–	–	3,5	–	–
<i>Lamna ditropis</i>	–	–	0,6	–	–
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	–	–	0,6	2,0	–
<i>Gymnocanthus galeatus</i>	–	–	0,5	–	–
<i>Pseudopleuronectes yokohamae</i>	–	–	–	1,8	15,0
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	–	–	–	–	8,0
<i>Hippoglossoides dubius</i>	–	–	–	–	7,8
<i>Osmerus dentex</i>	–	–	–	–	6,8
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	–	–	–	–	5,9
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	–	–	–	2,7	5,5
<i>Enophrys diceraus</i>	–	–	–	2,5	4,8
<i>Myzopsetta punctatissima</i>	–	–	–	1,2	4,6
<i>Stichaeus grigorjewi</i>	–	–	–	1,2	4,3
<i>Gymnocanthus herzensteini</i>	–	–	–	–	3,6
<i>Lepidopsetta mochigarei</i>	–	–	–	4,4	–
<i>Cleisthenes herzensteini</i>	–	–	–	3,4	–
<i>Podothecus sturioides</i>	–	–	–	2,6	–
<i>Gymnocanthus pistilliger</i>	–	–	–	–	–
<i>Sebastes alutus</i>	–	–	–	1,3	–

Вид	ОМ	БМ	ТК	ТКО	ЯМ
Биомасса 20 видов, тыс. т	8919,2	3311,6	591,2	550,1	457,2
Прочие виды рыбы, тыс. т	663,8	270,5	10,3	21,4	27,9
Биомасса всех рыб, тыс. т	9583,0	3582,1	601,5	571,5	485,1
Доля 20 ранговых видов, %	93,1	92,4	98,3	96,3	94,3
Площадь дна до глубины 200 м, тыс. км²	614,8	249,2	22,6	31,4	83,3
Удельная биомасса 20 видов, т/км²	14,5	13,3	26,2	17,5	5,5
Удельная биомасса всех видов, т/км²	15,6	14,4	26,6	18,2	5,8
Индекс полидоминантности (ИП)	2,72	2,14	1,61	2,95	3,72

Таблица 3

Состав и обилие (тыс. т) ранжированных по биомассе 20 видов рыб в донных и придонных биотопах свала глубин (200–2000 м) дальневосточных морей России и сопредельных вод Тихого океана

Table 3

Composition and abundance (10³ t) of top 20 fish species ranked by biomass in the bottom and near-bottom biotopes at the continental slope (200–2000 m) of the Far-Eastern Seas of Russia and adjacent Pacific waters

Вид	ОМ	ТКО	БМ	ТК	ЯМ
<i>Theragra chalcogramma</i>	1169,6	537,9	191,3	223,8	75,9
<i>Albatrossia pectoralis</i>	716,7	405,3	351,7	65,3	–
<i>Reinhardtius hippoglossoides matsuurae</i>	508,9	5,1	29,8	6,1	–
<i>Coryphaenoides cinereus</i>	311,6	68,8	80,6	41,7	–
<i>Clupea pallasii</i>	126,2	–	–	–	10,7
<i>Bathyraja parmifera</i>	105,9	2,5	4,8	2,1	5,5
<i>Bothrocara brunneum</i>	72,9	–	–	–	–
<i>Hippoglossoides elassodon</i>	45,4	–	1,3	0,9	–
<i>Coryphaenoides acrolepis</i>	42,5	14,9	–	7,7	–
<i>Gadus macrocephalus</i>	41,5	8,5	49,9	17,8	10,1
<i>Lycodes soldatovi</i>	35,1	–	–	–	–
<i>Laemonema longipes</i>	33,2	5,3	–	–	–
<i>Bothrocara soldatovi</i>	26,3	–	–	–	–
<i>Limanda aspera</i>	24,4	–	–	–	2,3
<i>Lumpenella longirostris</i>	22,0	–	1,4	–	1,1
<i>Bothrocarina microcephala</i>	19,2	–	–	–	–
<i>Antimora microlepis</i>	17,2	2,8	–	1,4	–
<i>Malacocottus zonurus</i>	16,9	1,5	3,0	–	1,1
<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	9,5	–	–	3,3	–
<i>Hippoglossoides robustus</i>	9,0	–	–	–	–
<i>Somniosus pacificus</i>	–	–	50,8	–	–
<i>Hippoglossus stenolepis</i>	–	–	20,0	0,7	–
<i>Atheresthes evermanni</i>	–	3,4	10,1	0,6	–
<i>Atheresthes stomias</i>	–	–	6,2	–	–
<i>Anoplopoma fimbria</i>	–	–	4,7	–	–
<i>Bathyraja aleutica</i>	–	1,4	4,4	–	–
<i>Sebastes borealis</i>	–	2,1	2,9	1,1	–
<i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	–	–	2,3	–	1,6
<i>Lepidopsetta polyxystra</i>	–	1,0	1,9	7,2	–
<i>Bathyraja violacea</i>	–	–	1,0	0,6	–
<i>Bathyraja matsubarai</i>	–	–	1,0	–	–
<i>Acanthopsetta nadeshnyi</i>	–	–	–	–	42,7
<i>Glyptocephalus stelleri</i>	–	–	–	–	21,7

Вид	ОМ	ТКО	БМ	ТК	ЯМ
<i>Pleurogrammus azonus</i>	–	–	–	–	13,2
<i>Hippoglossoides dubius</i>	–	–	–	–	7,5
<i>Bothrocara hollandi</i>	–	–	–	–	2,7
<i>Gymnocanthus detrisus</i>	–	1,9	–	–	1,8
<i>Lycodes tanakae</i>	–	–	–	–	1,4
<i>Triglops scepticus</i>	–	–	–	–	1,3
<i>Lycodes raridens</i>	–	–	–	–	1,1
<i>Dasycottus setiger</i>	–	–	–	–	0,9
<i>Aptocyclus ventricosus</i>	–	–	–	–	0,9
<i>Myoxocephalus jaok</i>	–	–	–	–	0,8
<i>Careproctus cypselurus</i>	–	–	–	3,9	–
<i>Hemilepidotus jordani</i>	–	–	–	2,1	–
<i>Sebastes macrochir</i>	–	5,8	–	1,5	–
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	–	–	–	0,9	–
<i>Hemilepidotus gilberti</i>	–	–	–	0,6	–
<i>Pleurogrammus monoptyerygius</i>	–	49,2	–	–	–
<i>Sebastes alutus</i>	–	20,6	–	–	–
<i>Elassodiscus tremebundus</i>	–	5,9	–	–	–
<i>Hexagrammos lagocephalus</i>	–	0,9	–	–	–
Биомасса первых 20 видов, тыс. т	3354,0	1144,8	819,1	389,3	204,3
Биомасса прочих видов, тыс. т	342,5	24,1	54,2	11,1	5,5
Биомасса всех рыб, тыс. т	3609,8	1168,9	873,3	400,4	209,8
Доля 20 ранговых видов, %	92,9	97,9	93,8	97,2	97,4
Удельная биомасса 20 видов, т/км²	4,4	16,4	9,3	12,9	4,7
Удельная биомасса всех видов, т/км²	4,8	16,8	9,9	13,2	4,8
Площадь, тыс. км²	759,9	69,8	88,4	30,3	43,9
Индекс полидоминантности (ИП)	4,93	2,84	3,87	2,68	4,88

В видовой структуре ихтиоценов шельфа в каждом из регионов на первые 20 видов, ранжированных по биомассе, в среднем приходится доля в 94,9 % (92,4–98,3 %) от общей биомассы всех учтенных видов. В ихтиоценах свала глубин близкая ситуация — 95,8 % (92,9–97,9 %). Максимальное соотношение «шельф/свал» по общей биомассе обитающих там рыб наблюдается в Беринговом море — 4,1 (соотношение площадей — 2,8), затем по убыванию следуют Охотское море — 2,7 (соотношение площадей — 0,8), Японское море — 2,3 (соотношение площадей — 1,9), тихоокеанские воды Камчатки — 1,5 (соотношение площадей — 0,8) и тихоокеанские воды Курильских островов — 0,5 (соотношение площадей — 0,5). В целом по всем исследуемым регионам этот индекс принимает значение 2,4. Именно во столько раз (в среднем) биомасса донных и придонных видов рыб шельфа превышает таковую свала глубин. Исключением являются тихоокеанские воды Курильских островов, здесь ситуация иная: биомасса рыб свала глубин двукратно превышает биомассу рыб шельфа. Неудивительно, что структура доминирования рыб по обобщенным данным (шельф + свал) по сути копирует структуру доминирования рыб шельфа. Так, по всем регионам, за исключением тихоокеанских вод Курильских островов, пары видов доминант + субдоминант не изменились (см. табл. 1 и 2). На шельфе тихоокеанских вод Курильских островов эту пару образуют минтай и северный одноперый терпуг (табл. 2), тогда как по обобщенным данным в роли субдоминанта выступает малоглазый макрурус.

В донных и придонных биотопах свала глубин региональные комплексы видов доминант + субдоминант оказались довольно однообразными, исключая Японское море: везде лишь два вида формировали такую пару — минтай и малоглазый макрурус. И только в Беринговом море роль доминанта принадлежит малоглазому макрурусу, во всех остальных случаях — минтаю. В ихтиоценах свала глубин Японского моря место субдоминанта занимает колючая камбала (см. табл. 3).

В иерархии видовой структуры ихтиоценов шельфа и свала глубин согласно полученным оценкам значений индекса полидоминантности (см. табл. 2 и 3) лишь от 2 до 5 высокозначимых в структурной организации сообщества видов. На шельфе индекс полидоминантности принимает меньшие значения (от 1,61 до 3,72, при среднем 2,63), чем на свале глубин (от 2,68 до 4,93, при среднем значении 3,84), т.е. в ихтиоцене шельфа (по характеру распределения видов по обилию) меньше значимых видов (от 2 до 4), чем в ихтиоцене свала глубин (от 3 до 5), соответственно, меньшая выравненность видовой структуры и более яркая выраженность доминирования отдельных видов.

В видовой структуре ихтиоценов шельфа Охотского моря высокозначимыми видами являются (в ранговом порядке) минтай, сельдь и треска (ИП = 2,72), в Беринговом море — минтай и треска, в Японском море — минтай, сельдь, южный одноперый терпуг и треска (ИП = 3,72), в тихоокеанских водах Курильских островов (ИП = 2,95) — северный одноперый терпуг, минтай и треска, в тихоокеанских водах Камчатки (ИП = 1,61) — минтай и треска. Аналогичный расклад по свалу глубин: Охотское море — минтай, малоглазый макрурус, черный палтус, пепельный макрурус и сельдь (ИП = 4,93), Берингово море — малоглазый макрурус, минтай, пепельный макрурус и тихоокеанская полярная акула (ИП = 3,87), Японское море — минтай, колючая камбала, малорот Стеллера и сельдь (ИП = 4,88), тихоокеанские воды Курильских островов — минтай, малоглазый макрурус и пепельный макрурус (ИП = 2,84), тихоокеанские воды Камчатки — минтай, малоглазый макрурус и пепельный макрурус (ИП = 2,68). Таким образом, в когорту высокозначимых видов на шельфе вошло 5 видов (минтай, сельдь, треска, южный и северный одноперые терпуги), на свале глубин — 8 (минтай, малоглазый макрурус, черный палтус, пепельный макрурус, сельдь, тихоокеанская полярная акула, колючая камбала и малорот Стеллера).

На рис. 2 и 3 показана классификация российских дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана на основе сходства (различия) в иерархии видовой структуры ихтиоценов шельфа и свала глубин. На шельфе по видовому составу на плоскости многомерного шкалирования (рис. 2, А) относительную близость демонстрируют Охотское и Берингово моря (13 общих видов) с равноудаленностью от них остальных регионов. С учетом показателей обилия на шельфе наибольшее сходство видовой структуры демонстрируют тихоокеанские воды Курильских островов и Японское море (рис. 2, Б), более обособленно на плоскости многомерного шкалирования расположились тихоокеанские воды Камчатки, Охотское и Берингово моря. На свале глубин по сходству видового состава доминантов компактную группу на плоскости многомерного шкалирования (см. рис. 3, А) образуют тихоокеанские воды Камчатки и Курильских островов и Берингово море (11–12 общих видов). Минимальное сходство видового состава доминантов наблюдается между Японским морем и тихоокеанскими водами Камчатки и Курильских островов (3 и 5 общих видов). По видовой структуре доминантов ихтиоцена свала глубин (рис. 3, Б) взаиморасположение рассматриваемых крупномасштабных регионов принципиально не изменилось по сравнению с данными по видовому составу.

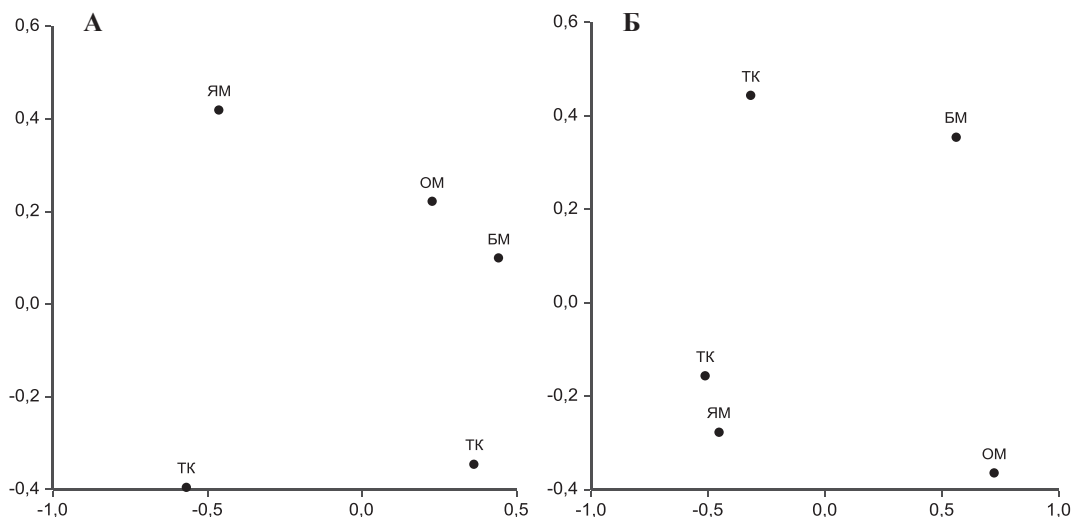


Рис. 2. Взаиморасположение дальневосточных морей (многомерное шкалирование) и сопредельных вод Тихого океана по сходству видового состава (А) и видовой структуры (Б) ядра ихтиоцены шельфа (0–200 м)

Fig. 2. Diagram of multidimensional scaling for similarity between the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific waters by species composition (А) and species structure (Б) for the core of shelf ichthyocoenoses (0–200 m)

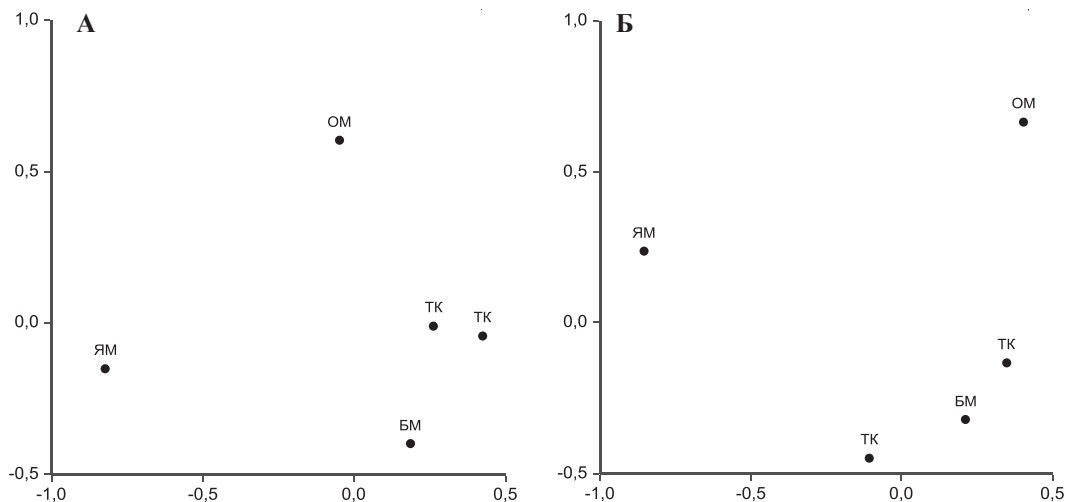


Рис. 3. Взаиморасположение дальневосточных морей (многомерное шкалирование) и сопредельных вод Тихого океана по сходству видового состава (А) и видовой структуры (Б) ядра ихтиоцены свала глубин (200–2000 м)

Fig. 3. Diagram of multidimensional scaling for similarity between the Far-Eastern Seas and adjacent Pacific waters by species composition (А) and species structure (Б) for the core of continental slope ichthyocoenoses (200–2000 m)

Заключение

По данным траловых уловов (1977–2010 гг.) ихтиоцены донных и придонных биотопов (0–2000 м) российских вод дальневосточных морей представляют собой слабовыравненные по обилию видов сообщества с яркой выраженностью доминирования всего нескольких из них. В зависимости от региона высокосзначимыми в структурной организации сообществ бентали до глубины 2000 м отмечены от 2 до 4 видов. В сочетании с региональными особенностями видовой структуры ихтиоцены общий список таких видов состоит из 7 наименований по рангу значимости: минтай,

сельдь, малоглазый макрурус, треска, черный палтус, северный и южный одноперые терпуги и колючая камбала. Значимость видов в структуре ихтиоценов шельфа сводится к повсеместному доминированию минтая, а в роли субдоминантов выступают сельдь, треска, северный и южный одноперые терпуги. На свале глубин повсеместное доминирование минтая нарушается малоглазым макрурусом в Беринговом море, а весь список высокозначимых видов дополняется черным палтусом, пепельным макрурусом, сельдью, полярной акулой, колючей камбалой и малоротом Стеллера. При определенных условиях (от климато-океанологических до технических: более дробное разбиения материалов — по периодам лет, сезонам, глубинам, подрайонам и пр.) существует вероятность изменения количественного статуса (ранга) субдоминантов вплоть до замены некоторых из них субординантами (из общего списка из 20 видов) с маловероятной возможностью смены ими доминанта (минтай).

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают свою признательность всем сотрудникам ТИНРО, обеспечившим выполнение рейсовых заданий многочисленных донных съемок с 1977 по 2010 г.

The authors express their gratitude to all TINRO employees who ensured completion of the cruise missions for numerous bottom surveys conducted from 1977 to 2010.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки, проведено на бюджетные средства. The study was funded from the state budget and had no sponsor support.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Библиографические ссылки на все использованные в работе данные других авторов оформлены в соответствии с правилами данного издания.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for care and use of animals were implemented. Bibliographic references to all data of other authors used in the work are formatted in accordance with the rules of this publication.

Список литературы

Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии : сб. науч. тр., посвящ. памяти А.И. Баканова / отв. ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберг. — Тольятти : СамНИЦ РАН, 2005. — С. 37–67.

Беклемишев К.В. Экологические основы биогеографии пелагиали // Экология водных организмов. — М. : Наука, 1966. — С. 14–24.

Борец Л.А. Аннотированный список рыб дальневосточных морей. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2000. — 192 с.

Волвенко И.В. Новая база данных донных траловых станций, выполненных в дальневосточных морях и северной части Тихого океана в 1977–2010 гг. // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 177. — С. 3–24. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-177-3-24.

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

Жуков Д.А. Биология поведения: гуморальные механизмы : совр. учеб. — СПб. : Речь, 2007. — 443 с.

Макрофауна бентали западной части Берингова моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014а. — 803 с.

Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014б. — 1052 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2008 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014в. — 554 с.

Макрофауна бентали северо-западной части Японского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1978–2010 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014г. — 748 с.

Моисеев П.А. Биотопический подход к изучению биологических ресурсов Мирового океана // Биотопическая основа распределения морских организмов : Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — М. : Наука, 1986. — Т. 27. — С. 3–6.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение : пер. с англ. : моногр. — М. : Мир, 1992. — 181 с.

Осипов С.В. Значимость вида в биоценозе, классе биоценозов, районе: обзор комплексных индексов // Изв. РАН. Сер. биол. — 2021. — № 3. — С. 321–336. DOI: 10.31857/S000-2332-9210-30-103.

Парин Н.В. Ихтиофауна морей России: биоразнообразие и промысловый потенциал // Изв. ТИНРО. — 2004. — Т. 137. — С. 226–231.

Парин Н.В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали : моногр. — М. : Наука, 1968. — 186 с.

Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2014. — 733 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях : моногр. — М. : Наука, 1982. — 287 с.

Суханов В.В., Иванов О.А. Сообщества nekтона в северо-западной части Японского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2009. — 282 с.

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

References

Bakanov, A.I., Quantitative assessment of dominance in ecological communities, in *Kolichestvennyye metody ekologii i gidrobiologii* (Quantitative methods of ecology and hydrobiology: collection of articles. scientific. tr., dedicated. in memory of A.I. Bakanova), Rosenberg, G.S., ed., Togliatti: Samar. Nauchn. Tsentr Ros. Akad. Nauk, 2005, pp. 37–67.

Beklemishev, K.V., Ecological foundations of pelagial biogeography, *Ekologiya vodnykh organizmov* (Ecology of Aquatic Organisms), Moscow: Nauka, 1966, pp. 14–24.

Borets, L.A., *Annotirovannyi spisok ryb dal'nevostochnykh morei* (Annotated List of Fishes of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2000.

Volvenko, I.V., New database of bottom trawl stations performed in the Far-Eastern Seas and the North Pacific in 1977–2010, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 177, pp. 3–24. doi 10.26428/1606-9919-2014-177-3-24

Dulepova, E.P., *Sravnitel'naya bioproduktivnost' makroekosistem dal'nevostochnykh morei* (Comparative Bioproductivity of Macroecosystems in Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2002.

Zhukov, D.A., *Biologiya povedeniya: gumoral'nyye mekhanizmy* (Biology of behavior: humoral mechanisms: modern), St. Petersburg: Rech', 2007.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali zapadnoi chasti Beringova morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2010* (Benthic Macrofauna of the Western Part of the Bering Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2010* (Benthic Macrofauna of the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2008* (Benthic Macrofauna of the Northwestern Pacific: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2008), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1978–2010* (Benthic Macrofauna of the Northwestern Part of Japan (East) Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1978–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Moiseev, P.A., Biotopic approach to the study of biological resources of the World Ocean, *Biotopicheskaya osnova raspredeleniya morskikh organizmov* (Biotopic basis for the distribution of marine organisms), Moscow: Nauka, 1986, vol. 27, pp. 3–6.

Magurran, A.E., *Ecological Diversity and Its Measurement*, London: Croom Helm, 1988.

Osipov, S.V., The importance of a species in a biocoenosis, a class of biocoenoses, and a region: a review of combined indexes, *Biol. Bull. (Moscow)*, 2021, vol. 48, no. 3, pp. 379–393. doi 10.1134/S1062359021030109

Parin, N.V., Ikhtiofauna of the seas of Russia: biological diversity and fishery potential, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 137, pp. 226–231.

Parin, N.V., *Ikhtiofauna okeanskoj epipelagialy* (Ichthyofauna of the Ocean Epipelagic Zone), Moscow: Nauka, 1968.

Parin, N.V., Evseenko, S.A., and Vasiljeva, E.D., *Ryby morei Rossii: annotirovannyi katalog* (Fishes of Russian Seas: Annotated Catalogue), Moscow: KMK, 2014.

Pesenko, Yu.A., *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in faunal studies), Moscow: Nauka, 1982.

Sukhanov, V.V. and Ivanov, O.A., *Soobshchestva nektona v severo-zapadnoy chasti Yaponskogo morya* (Communities of nekton in north-western part of the Sea of Japan), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2009.

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

Поступила в редакцию 30.03.2022 г.

После доработки 8.04.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

*The article was submitted 30.03.2022; approved after reviewing 8.04.2022;
accepted for publication 20.05.2022*

Научная статья

УДК 597.541(265.5)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-283-304

EDN: APXTUS



ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ СОВРЕМЕННОГО ПРОМЫСЛА ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* НА ШЕЛЬФЕ ЮЖНЫХ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ

А.О. Золотов, А.В. Буслов, С.С. Пономарев*

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

Аннотация. На основе анализа данных наблюдений и промысловой статистики в 2014–2021 гг. рассмотрены биологическая характеристика и особенности динамики запасов и промысла тихоокеанской сельди Южно-Курильской зоны. Показано, что в настоящее время наблюдается резкий рост численности сельди южных Курильских островов. Согласно результатам моделирования ее промысловая биомасса увеличилась от нескольких десятков тонн в 2014–2017 гг. до 9,7 тыс. т в 2021 г. Основу запаса сельди составляют 3–4-годовики длиной 25–29 см, на долю которых в 2020–2021 гг. приходилось от 76 до 82 % общей численности в уловах. Тенденции к росту запасов подтверждаются расширением районов встречаемости и увеличением плотности скоплений сельди в период съемок в весенний период; усложнением размерно-возрастной структуры и увеличением средних размеров и возраста рыб в уловах ставных неводов в период размножения; массовым появлением сеголеток в уловах донной траловой съемки 2020 г.; поступательным ростом годовых уловов в 2018–2021 гг. Уточнены данные о сроках и характере преднерестовых миграций сельди на шельфе о. Кунашир. Их начало приходится на первую-вторую декаду апреля. Основной поток производителей из районов зимовки сначала смещается в южную часть Кунаширского пролива и затем — вдоль тихоокеанского побережья. Наиболее вероятным местом зимовки сельди является восточная сторона глубоководного пролива у западного побережья о. Кунашир. Промысел сельди в районе южных Курильских островов в настоящее время осуществляется пелагическими тралями, снюрреводами и малыми ставными неводами в период нереста. Годовые уловы возросли с 0,14 тыс. т в 2018 г. до 1,01 тыс. т в 2021 г. Основную роль в освоении промысловых ресурсов в ближайшие годы будет играть траловый лов.

Ключевые слова: тихоокеанская сельдь, южные Курильские острова, биомасса, промысел, распределение, миграции, нерест

Для цитирования: Золотов А.О., Буслов А.В., Пономарев С.С. Особенности биологии и перспективы современного промысла тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* на шельфе южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 283–304. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-283-304. EDN: APXTUS.

* Золотов Александр Олегович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Alk-90@yandex.ru, ORCID 0000-0002-7438-2991; Буслов Александр Вячеславович, кандидат биологических наук, заместитель руководителя, aleksandr.buslov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-4800-5666; Пономарев Сергей Сергеевич, главный специалист, sergey.ponomaryev@tinro-center.ru, ORCID 0000-0003-1057-3913.

Features of biology and prospects of modern fishery for pacific herring *Clupea pallasii* on the shelf of southern Kuril Islands

Alexander O. Zolotov*, Alexander V. Buslov**, Sergey S. Ponomarev***

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

* Ph.D., leading researcher, Alk-90@yandex.ru

** Ph.D., deputy head, aleksandr.buslov@tinro-center.ru

*** chief specialist, sergey.ponomaryev@tinro-center.ru

Abstract. Biological characteristics and dynamics of stocks and fishery are considered for pacific herring in the South-Kuril fishing district on the data of research surveys and fishery statistics for 2014–2021. Features of the herring wintering and the rates of linear growth and maturation are analyzed. The stock recovery on the shelf of southern Kuril Islands is detected that corresponds to recovery of the whole Sakhalin-Hokkaido population of this species. A sharp increase of the herring abundance in this area is observed nowadays for the first time since the 1940s. According to results of cohort modeling, the commercial biomass of herring in the South-Kuril district has increased from several tens of ton in 2014–2017 to 9,700 t in 2021. The basis of the stock consists of fish aged 3–4 years, 25–29 cm long, that prevailed (76–82 %) in the catches in 2020–2021. The stock increasing is accompanied by expansion of the herring distribution, the aggregations density increasing in spring, complication of the size and age structure, heightening of the average size and age in catches of fixed nets in the spawning season, mass appearance of the juveniles in catches of bottom trawl survey in 2020, and progressive growth of the landing in 2018–2021. The usual place for the herring wintering in this area is the eastern side of the deep-water canyon off the western coast of Kunashir Island. According to updated data, the spawning migrations of herring begin in early-middle April. The producers migrate mainly from the wintering sites to the southern Kunashir Strait, and then along the Pacific side of Kunashir Island to their spawning grounds. The migration along the Okhotsk Sea coast is secondary. The spawning occurs at Kunashir Island in the period from late April to middle May (the timing varies from year to year; the peak of spawning was observed in early May in 2020, but in middle May in 2021). Unlike other populations, the herring of the South-Kuril area do not make extended migrations after the spawning, but feed on adjacent shelf for a long time. Fishery on herring develops rapidly in the South-Kuril fishing district: the annual catch was 140 t in 2018, but reached 1010 t in 2021. Trawl fishery of pacific herring has the highest prospects for coming years. The fishing by Danish seines can be intensified in the waters between Kunashir and Shikotan in the pre-spawning period, though the landing by fixed nets on the spawning grounds can be stabilized if the number of coastal fishing teams will be increased.

Keywords: pacific herring, southern Kuril Islands, fish biomass, fishery, fish distribution, fish migration, spawning

For citation: Zolotov A.O., Buslov A.V., Ponomarev S.S. Features of biology and prospects of modern fishery for pacific herring *Clupea pallasii* on the shelf of southern Kuril Islands, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 283–304. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-283-304. EDN: APXTUS.

Введение

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* — один из традиционных и наиболее востребованных промысловых объектов в дальневосточных морях РФ. На разных исторических этапах наибольшее значение для развития отечественной рыбной промышленности имели крупные морские группировки этого вида: охотская, гижигинско-камчатская, корфо-карагинская, восточноберингоморская, де-кастринская, зал. Петра Великого. Однако зарождение и становление отечественного промысла сельди в 1930–1950-е гг. у берегов Приморья и Сахалина основывалось главным образом на эксплуатации запасов сахалино-хоккайдской популяции [Пробатов, 1954; Румянцев, 1958; Пушникова, 1994; Науменко, 2001; Фадеев, 2003; Ившина, 2008; Рыбацкая летопись..., 2011].

Сахалино-хоккайдская популяция сельди является одной из крупнейших для данного вида. Максимальный уровень ее запасов пришелся на конец XIX — первую

половину XX века, когда ее ареал простирался от северной части о. Хонсю до юго-западного побережья Сахалина, включал в себя всю прибрежную зону о. Хоккайдо, южных Курильских островов и зал. Анива [Пробатов, 1950, 1951, 1954, 1958; Фридлянд, 1951; Световидов, 1952; Пушникова, 1994; Motoda, Hirano, 1963, цит. по: Перов, 2021; Фадеев, 2003; Ившина, 2008].

Наибольшие годовые уловы наблюдались у о-вов Хонсю, Хоккайдо и Сахалин. В 1897–1899 гг. был отмечен максимум — 970 тыс. т. Вылов сельди у японских островов в 1920-е — середине 1950-х гг. достигал 100–500 тыс. т в год, у сахалинских берегов (юго-западное и юго-восточное побережья, заливы Анива и Терпения) — около 100–200 тыс. т [Фадеев, 2003]. Годовые уловы тихоокеанской сельди у о. Кунашир в 1900–1930-е гг. в среднем составляли около 3,5 тыс. т [Перов, 2021].

Во второй половине XX века наметилось резкое повсеместное сокращение запасов и общего вылова до 30–70 тыс. т, и примерно с 1960-х гг. сахалино-хоккайдская популяция достигла минимального уровня численности за более чем столетний период наблюдений. По мере снижения численности значительно сократился и ее репродуктивный ареал [Световидов, 1952; Пробатов, 1958; Румянцев, 1958; Пушникова, 1994; Kobayashi, 2002; Watanabe et al., 2002, цит. по: Зверькова, Антонов, 2017]. На севере о. Хонсю подходы сельди на нерест прекратились в начале XX века, на юге о. Хоккайдо — в 1920-е гг., в прибрежной зоне о. Кунашир — в конце 1940-х гг. [Пробатов, Дарда, 1957]. Таким образом, на протяжении почти 80 лет сведения о размножении сельди у южных Курильских островов практически отсутствовали.

Начиная с 2015 г. наметился поступательный рост запасов и уловов тихоокеанской сельди в водах, прилегающих к о. Хоккайдо. Так, если в 2011–2015 гг. ее суммарный годовой вылов в прибрежных и морских водах острова составлял 3,7–4,6 тыс. т, то в 2019 г. уже было добыто 14,8 тыс. т, из которых 8,6 тыс. т было выловлено в прибрежье, а 6,2 — за счет морского промысла, что косвенно свидетельствует о росте запасов морских (не озерных) сельдей [Shirafuji et al., 2018, цит. по: Перов, 2021; <http://www.abchan.fra.go.jp/digests2020/details/202023.pdf>, 2021].

В 2017–2020 гг. от представителей рыбопромышленных организаций, осуществляющих прибрежный промысел и береговую переработку водных биологических ресурсов (ВБР) на южных Курильских островах, начала поступать информация о появлении тихоокеанской сельди в прилове при промысле минтая, а также в апреле-мае при облове прибрежных видов рыб малыми ставными неводами (каравками) на о. Кунашир.

В 2020 г. впервые за долгие годы для Южно-Курильской зоны был установлен ОДУ тихоокеанской сельди в объеме 0,37 тыс. т, в 2021 г. эта величина возросла до 1,96 тыс. т. В 2021 г. появилась публикация о биологическом состоянии сельди в период ее подходов для размножения в прибрежную зону о. Кунашир в 2018–2020 гг., а также о сроках ее нерестовых миграций и продолжительности нереста [Перов, 2021].

Суммируя изложенное, можно отметить, что к настоящему времени накоплено достаточно косвенных свидетельств постепенного восстановления запасов тихоокеанской сельди у южных Курильских островов. Таким образом, цель нашего исследования — анализ современного распределения и биологического состояния сельди данного района, уточнение характера ее нерестовых миграций и продолжительности сезона размножения, оценка текущего уровня промысловых ресурсов, тенденций в динамике запаса и перспектив развития ее промысла.

Материалы и методы

Для анализа распределения промысловых траловых и снюрреводных уловов сельди в Южно-Курильской зоне использовали данные судовых суточных донесений (ССД), представленных в Отраслевой системе мониторинга водных биологических ресурсов Росрыболовства (ОСМ) за январь-апрель 2020–2021 гг. Величину ежегодного вылова оценивали на основании данных оперативной отчетности предприятий (ООП)

за 2014–2021 гг. Для оценки распределения уловов сельди по результатам научно-исследовательских работ в 2019–2021 гг. использовали материалы тралово-акустических съемок по учету численности южнокурильского минтая, ежегодно выполняемых специалистами ТИПРО в Южно-Курильской зоне [Планирование..., 2005].

Оценку сроков начала миграций и продолжительности подходов тихоокеанской сельди в прибрежье осуществляли на основании промысловой статистики уловов малыми ставными неводами в пяти различных районах о. Кунашир в апреле-июле 2018–2021 гг., предоставленной руководством ООО ПФК «Южно-Курильский рыбокомбинат» (рис. 1).

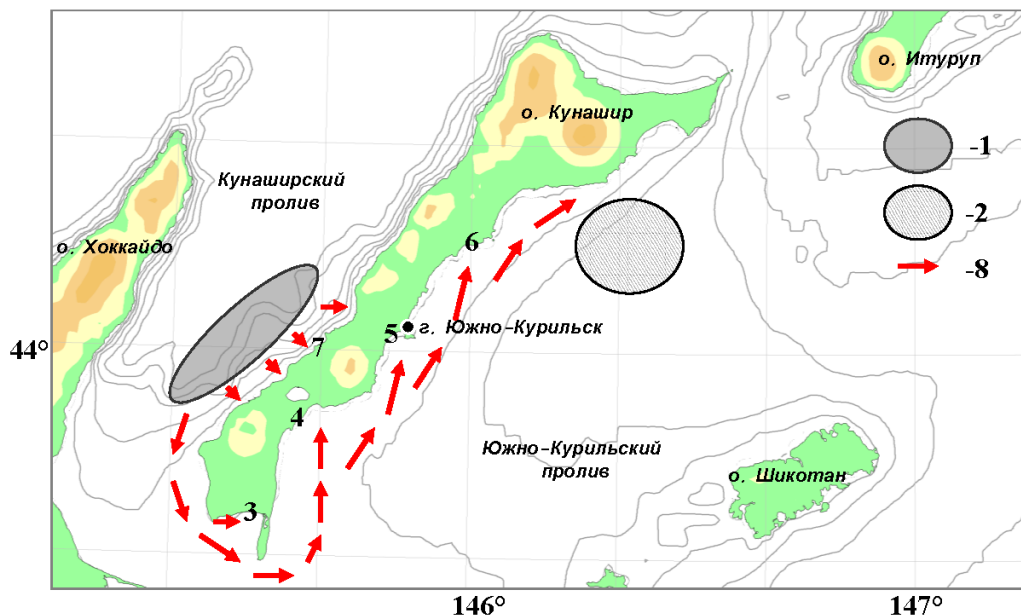


Рис. 1. Район промысла и предположительная схема миграций тихоокеанской сельди в водах о. Кунашир в весенний период: 1 — районы облова зимовальных скоплений сельди при промысле минтая пелагическими тралами; 2 — районы промысла сельди снюрреводами; 3–7 — участки промысла нерестовой сельди ставными неводами; 8 — вероятные пути миграции от мест зимовки к районам нереста

Fig. 1. Fishing grounds and supposed scheme of spawning migration for pacific herring in the waters at Kunashir Island in spring: 1 — areas of wintering accumulations of herring detected during the pollock trawl fishery; 2 — areas of herring fishing by Danish seines; 3–7 — areas of the spawning herring catches by fixed nets; 8 — probable routes of herring migration from the wintering sites to the spawning grounds

Расчеты биомассы сельди в 2018 г. и численности ее сеголеток в 2020 г. выполнены по результатам донных траловых съемок на НИС «Бухоро» и «Дмитрий Песков». Использовался стандартный донный трал ДТ-27,1 с мелкоячеистой вставкой в кутке. Продолжительность тралений варьировала от 10 мин до 1 ч.

Оценку биомассы и численности по данным съемок, построение осредненных карт распределения, подготовку графического материала и оценку потенциальной площади нерестилищ сахалино-хоккайдской сельди в прибрежной зоне о-вов Кунашир и Шикотан осуществляли с использованием ГИС «Картмастер» [Бизиков и др., 2007]. Коэффициент уловистости для тихоокеанской сельди при донных тралениях принят равным 0,1 [Борец, 1997].

Ретроспективная оценка численности и биомассы тихоокеанской сельди южных Курильских островов в 2014–2021 гг. выполнена когортным методом (ВПА) [Darby and Flatman, 1994] на основании данных о размерно-возрастной структуре уловов малыми ставными неводами, пелагическими тралами и снюрреводами. Таким образом,

исходная для расчетов матрица уловов по возрастам была составлена из трех сегментов, соответствующих вылову этими тремя орудиями. Размерный состав сельди из уловов каравками в 2018–2019 гг. был взят из открытых источников [Перов, 2021], а за период 2014–2016 гг. — реконструирован по материалам научно-промыслового Сельдевого совета Ассоциации НТО «ТИНРО».

В 2020–2021 гг. сбор и обработка биостатистических материалов по сельди из уловов каравками осуществлялся специалистами ТИНРО на о. Кунашир на рыбоперерабатывающем заводе ООО ПКФ «Южно-Курильский рыбокомбинат», расположенном в пгт. Южно-Курильск. Сельдь из уловов отбирали неселективно, до ее поступления на сортировку и переработку.

Уловы тихоокеанской сельди доставлялись на завод из трех районов прибрежного промысла, два из которых были расположены на тихоокеанском побережье о. Кунашир и один — с охотоморской стороны. Схема расположения участков лова представлена на рис. 1. Глубины постановки каравок — до 6 м.

Кроме того, в апреле-мае 2020–2021 гг. сельдь облавливали в прилове при промысле снюрреводами трески и камбал у восточной оконечности о. Кунашир и на участке шельфа, прилегающем к прол. Екатерины, в средних координатах 44°18' с.ш. 146°28' в.д. на глубинах 75–80 м (рис. 1). Также в 2021 г. был обработан однократный улов тихоокеанской сельди из прилова при промысле минтая пелагическим тралом в Кунаширском проливе. Лов осуществлялся 18–19 апреля в средних координатах 43°56' с.ш. 145°26' в.д. в горизонте 70–80 м.

Ихтиологическую часть исследований выполняли по стандартным методикам. В качестве регистрирующих возраст структур использовали чешую. Оценку возраста и измерение радиусов годовых колец осуществляли с применением бинокля «Микромед». Темп роста (длину рыбы в соответствующем возрасте) определяли методом обратных расчислений Э. Леа [1912, цит. по: Чугунова, 1959].

Возрастной состав сельди из промысловых уловов за 2014–2019 гг. реконструирован на основе размерно-возрастного ключа, выполненного по сборам 2020–2021 гг. Поскольку объемы выборки для определения возраста были невелики (444 экз.), для формирования размерно-возрастных ключей использовали данные обратных расчислений длины рыб в зависимости от возраста. Если бы их формирование выполнялось традиционным способом, эквивалентное число определений возраста особей сельди составило 1531 экз. Аналогичную методику уже применяли ранее при оценке запасов желтоперой камбалы, обитающей на восточном и западном шельфах о. Сахалин [Золотов и др., 2014].

Здесь же следует отметить, что, поскольку по литературным данным начало нового летнего прироста на чешуе тихоокеанских морских сельдей приходится в основном на июнь [Качина, 1981], расчисленные длины по возрастам и оценки возраста характеризуют состояние особей на момент окончания формирования зимнего годового кольца, т.е. в среднем на май.

Описание динамики нереста сельди в прибрежной зоне о. Кунашир осуществляли на основе анализа изменений соотношения стадий зрелости гонад самцов и самок. Для определения стадий зрелости гонад тихоокеанской сельди использовали шкалу, разработанную норвежскими специалистами на основе гистологических исследований [Bucholtz et al., 2008].

Всего для анализа были использованы результаты массовых промеров — 3422 экз., полных биологических анализов — 993, определений возраста — 444; расчислений темпа роста — 362 экз.

Результаты и их обсуждение

Распределение и миграции. Судя по косвенным признакам, в настоящее время происходят процессы увеличения численности тихоокеанской сельди, обитающей в

водах южных Курильских островов. Несмотря на довольно распространенное мнение, что сельдь в данном районе «отсутствовала» в течение многих десятилетий, результаты многолетних донных траловых съемок его не подтверждают.

Тихоокеанская сельдь постоянно отмечалась в траловых уловах во время проведения исследований в данном районе. Достаточно заметить, что из 28 выполненных в 1967–2020 гг. съемок ее присутствие в траловых уловах не наблюдалось лишь в 5 случаях. Однако встречаемость сельди в уловах, действительно, была на низком уровне и до 2010-х гг., за редким исключением, не превышала 4–5 %. И лишь начиная с 2000 г. наблюдается постепенная тенденция к росту данного показателя, который к 2014–2018 гг. увеличился до 8–11 %.

Основные черты распределения сельди на шельфе о. Кунашир в зимне-весенний период были определены по результатам исследований в 2019–2021 гг. Исходя из информации, предоставленной капитанами промысловых судов, было выяснено, что в период с декабря 2019 по март 2020 г. сельдь отмечалась в прилове при облове скоплений минтая с восточной стороны глубоководного каньона, примыкающего к Кунаширскому проливу у западного побережья о. Кунашир.

В целом участок облова простирался от 43°52′ до 43°58′ с.ш. и от 145°15′ до 145°30′ в.д. Промысел минтая в этот период в данном районе приурочен к изобатам 200–600 м, очевидно, в пределах данного батиметрического диапазона и происходит зимовка тихоокеанской сельди в водах, омывающих западное побережье о. Кунашир.

Исходя из характера распределения траловых уловов сельди по данным официальной промысловой статистики (ССД) в январе-апреле 2020–2021 гг. можно заключить, что участком ее наибольших концентраций, действительно, является восточная часть Кунаширского пролива (рис. 2). Анализ размерно-возрастного состава в апреле 2021 г. показал, что уловы были представлены особями длиной от 25 до 31 см и возрастом от 3 до 7 полных лет. Средняя длина рыб составила 27,6 см, средняя масса — 212 г, средний возраст — 3,6 года. В уловах доминировали 3–5-годовики, т.е. особи поколений 2016–2018 годов рождения, на долю которых приходилось соответственно 23,3, 51,4 и 20,3 % от общей численности. В улове не было отмечено неполовозрелых рыб, что, возможно, является косвенным подтверждением того, что данные скопления, скорее всего, были сформированы особями половозрелой зимующей сельди, а участок в восточной части Кунаширского пролива является местом ее зимовки в данном районе.

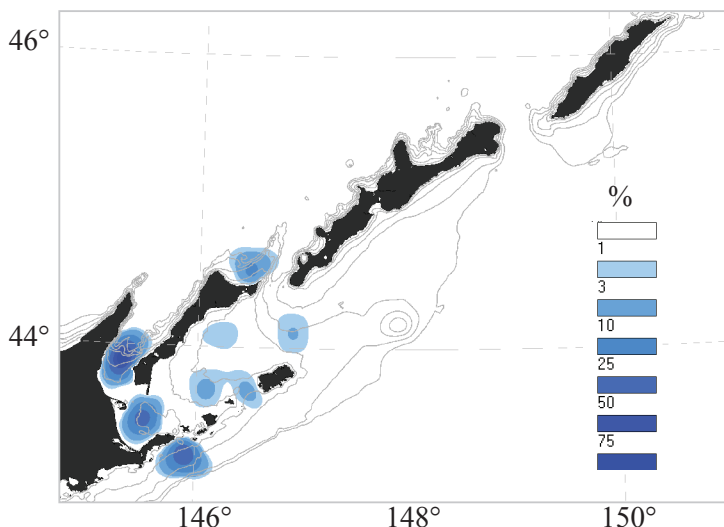


Рис. 2. Распределение уловов сельди в январе-апреле 2020–2021 гг. в Южно-Курильской зоне из прилова при траловом промысле минтая, % от максимального вылова

Fig. 2. Distribution of pacific herring catches in the South-Kuril fishery district in January-April of 2020–2021 (data from bycatch during pollock trawl fishery), % of the maximum catch

Обнаружение скоплений зимующей сельди в глубоководной части пролива имеет большое значение: ее особи могут быть отнесены к сахалино-хоккайдской популяции, а не к одной из группировок озерных сельдей, обитающих в лагунах о. Хоккайдо. Известно, что одним из главных экологических отличий морской формы тихоокеанской сельди от озерной и/или прибрежной являются районы их зимовки. Группировки прибрежной формы зимуют в бухтах, небольших заливах и лагунах, подверженных распреснению под влиянием речных стоков. Зимовальные скопления тихоокеанской сельди, относящейся к морской форме, концентрируются на границе шельфа и верхней кромки материкового склона и зачастую в верхней части глубоководных каньонов [Науменко, 2001; Трофимов, 2004].

Указанная информация может быть дополнена данными, полученными при осуществлении тралово-акустических съемок ТИНРО. До 2018 г. при осуществлении этих исследований тихоокеанская сельдь в уловах не отмечалась совсем, а в 2018 г. был пойман один экземпляр. Однако, как можно видеть, начиная с 2019 г. ситуация изменилась (рис. 3).

Произошло значительное расширение района встречаемости сельди в уловах траловых съемок. Если в 2019 г. ее эпизодически облавливали у юго-западной оконечности о. Итуруп, то в 2021 г. она распространялась от южной оконечности о. Шикотан до глубоководных заливов у охотоморского побережья о. Итуруп. Приведенные данные позволяют предположить, что если тенденция к росту запасов тихоокеанской сельди в дальнейшем сохранится, потенциальными районами зимовки для нее могут стать многочисленные участки на границе шельфа напротив глубоководных бухт и заливов с охотоморской стороны о-вов Кунашир и Итуруп.

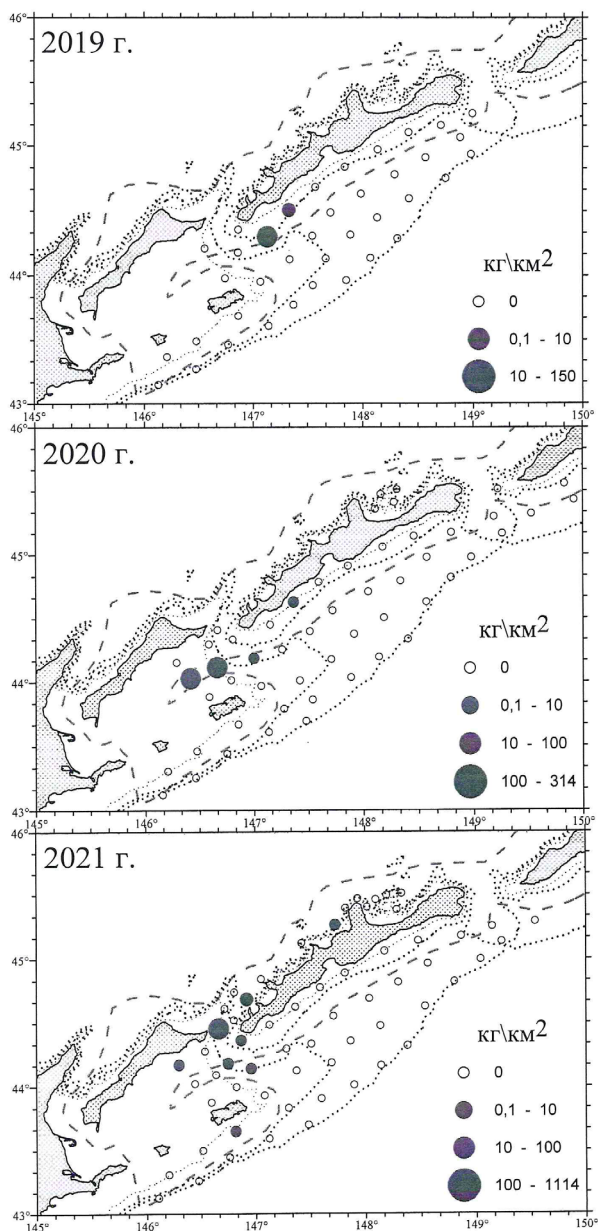


Рис. 3. Распределение уловов тихоокеанской сельди по результатам пелагических траловых съемок в Южно-Курильской зоне в марте-апреле 2019–2021 гг..

Fig. 3. Distribution of pacific herring catches in the South-Kuril fishery district in March-April of 2019–2021 (data of midwater trawl surveys)

Также было отмечено нарастание плотности скоплений сельди: если в 2019 г. ее наибольшее значение не превышало 55 кг/км², то к 2021 г. этот показатель достиг 463 кг/м², при этом район максимальных концентраций располагался либо непосредственно в прол. Екатерины, либо на акватории к югу от него.

В весенний период из районов концентрации зимовальных скоплений, прилегающих к Кунаширскому проливу, сельдь постепенно начинает смещаться к местам размножения (см. рис. 1). Причем некоторые черты преднерестовых миграций ранее уже были выделены А.С. Перовым [2021] на основании исследований 2018–2020 гг.

Так, было показано, что нерестовая сельдь появляется у тихоокеанского побережья о. Кунашир с начала апреля до конца второй декады июня, а у охотоморского — с некоторым запаздыванием, с конца второй декады мая — примерно до начала третьей декады июня. При этом в 2019–2020 гг. наибольшей интенсивности с тихоокеанской стороны подходы сельди достигали с конца апреля до середины мая, а присутствие в уловах ставных неводов преднерестовых особей наблюдалось и в июне, т.е. сам период размножения сельди, видимо, был достаточно растянутым.

В наших исследованиях при оценке сроков начала, продолжительности и интенсивности миграций сельди в прибрежную зону о. Кунашир мы опирались на ежедневную промысловую отчетность ООО ПКФ «Южно-Курильский рыбокомбинат» в период с апреля по июль, с разбивкой уловов по участкам. В частности, было выяснено, что первыми преднерестовую сельдь, действительно, начинают облавливать невода с тихоокеанской стороны острова, расположенные наиболее близко от района зимовки.

Так, в 2018 г. первые подходы сельди в зал. Измены возле с. Головнино (участок № 3, см. схему на рис. 1) были зафиксированы в первой пятидневке апреля. Затем, в период с 16 по 20 апреля, сельдь впервые была отмечена в уловах ставных неводов, расположенных рядом с устьем р. Серноводка, с тихоокеанской стороны о. Кунашир (участок № 4). К 15–25 мая скопления мигрирующей сельди продвинулись еще северо-восточнее и наблюдались на участке № 5, расположенном практически в черте г. Южно-Курильск, и на участке № 6.

По всей видимости, поток из района зимовки сельди в Кунаширском проливе, направляющийся сначала в его южную часть, а затем вдоль восточного (тихоокеанского) побережья острова, является основным. То, что миграции вдоль охотоморского побережья носят второстепенный характер, косвенно можно заключить исходя из сроков ее подходов в прибрежную зону и общей величины вылова по участкам. Так, например, в 2018 г. на участке № 7 (рис. 1), который расположен достаточно близко к районам зимовки, первое появление сельди в уловах было отмечено лишь в первой пятидневке мая, а ее общий вылов малыми ставными неводами за сезон с охотоморской стороны составил 2,3 т, тогда как с тихоокеанской стороны суммарно — 133,2 т.

Сходным образом развивались события в апреле-мае 2021 г. Первые уловы сельди в устье р. Серноводка (участок № 4) с гонадами в преднерестовом и частично в нерестовом состоянии были отмечены 21–25 апреля, тогда как первые подходы на участке № 5 с тихоокеанской стороны и на участке № 7 — с охотоморской пришлись соответственно на конец первой и начало второй декады мая.

Необычным в поведении сахалино-хоккайдской сельди у о. Кунашир является то, что после нереста она не сразу покидает прибрежную зону, а в течение нескольких месяцев может оставаться в районе для нагула. Обычно же морские сельди крупных «северных» популяций, таких как охотская или корфо-карагинская [Качина, 1981; Науменко, 2001], сразу после нереста покидают прибрежную зону и совершают длительные нагульные миграции протяженностью до нескольких сотен миль.

К указанному выводу можно, например, прийти исходя из анализов динамики уловов в 2018 г. Так, в зал. Измены присутствие сельди в уловах ставных неводов отмечалось вплоть до 21–25 июня, на участке № 6 — до 01–05 июля, а на участке № 5, в пределах г. Южно-Курильск, — до 25 июля. В 2021 г. сельдь оставалась в прибрежной

зоне менее продолжительный период. Последние уловы и с тихоокеанской, и с охотоморской стороны острова отмечались лишь до третьей декады июня.

Можно предположить, что для тихоокеанской сельди, обитающей на шельфе южных Курильских островов, протяженные миграции в нагульный период вообще не свойственны. По крайней мере о том свидетельствует характер ее распределения в летне-осенний сезон по результатам многолетних донных траловых съемок (рис. 4): в августе-ноябре сельдь достаточно широко распределяется на участке южнокурильского мелководья между о. Кунашир и Малой Курильской грядой на глубинах от 50 до 200 м, а к северо-востоку ее отдельные скопления облавливаются вплоть до зал. Касатка с тихоокеанской стороны о. Итуруп.

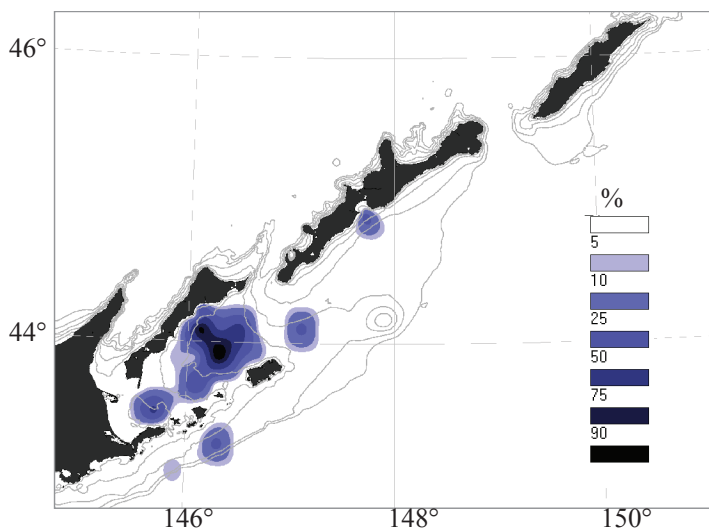


Рис. 4. Среднемноголетнее распределение уловов сельди в августе-октябре в Южно-Курильской зоне по данным донных траловых съемок в 1967–2020 гг., % от максимального вылова

Fig. 4. Mean annual distribution of pacific herring catches in the South-Kuril fishery district in August-October of 1967–2020 (data of bottom trawl surveys), % of the maximum catch

В ходе исследований не только получена информация из уловов сельди каравками, но и собраны данные из ее прилова при снюрреводном промысле у восточной оконечности о. Кунашир (см. рис. 1). Размерно-возрастной состав снюрреводных уловов в 2021 г. довольно заметно отличался от такового при траловом промысле в Кунаширском проливе. В целом в снюрреводных уловах были отмечены особи длиной от 21 до 32 см и возрастом от 2 до 7 полных лет. Средняя длина рыб составила 26,0 см, средняя масса — 178 г, средний возраст — 3,1 года.

В уловах доминировали 3–4-годовики, на долю которых приходилось соответственно 37,0 и 38,6 % от общей численности. При этом доля неполовозрелых рыб в снюрреводных уловах составляла от 2 до 12 %, тогда как при облове зимовальных скоплений неполовозрелых рыб в пробах не отмечали. Возможно, неполовозрелая молодежь тихоокеанской сельди на шельфе южных Курильских островов зимует отдельно и последующее смешение скоплений происходит по мере смещения производителей к берегу на нерест.

Завершая анализ материалов по распределению и миграциям тихоокеанской сельди в районе южных Курильских островов, накопленных к настоящему времени, отметим следующее. В 2020 г. при осуществлении осенней донной траловой съемки на НИС «Дмитрий Песков» впервые за долгое время были массово учтены сеголетки сельди. Основным районом их концентрации был мелководный участок шельфа, расположенный между о-вами Кунашир и Шикотан и примыкающий с востока к прол. Екатерины. Оценка численности сеголеток составила около 21 млн экз. Полученные данные, во-первых,

являются еще одним косвенным подтверждением наметившегося роста численности сельди в Южно-Курильской зоне, а во-вторых, свидетельствуют о появившейся возможности оценивать ближайшее пополнение ее запасов, как, например, это реализовано для корфо-карагинской сельди [Качина, 1981; Науменко, 2001; Золотов и др., 2004].

Биологическая характеристика сельди. Основные особенности динамики размерного и весового состава сельди из промысловых уловов ставными неводами в прибрежной зоне о. Кунашир в апреле-июне 2018–2020 гг. достаточно обстоятельно представлены в публикации А.С. Перова [2021]. Им показано, что уловы были представлены особями длиной от 14 до 32 см и массой от 26 до 350 г в возрасте от 1 до 6 лет. Доминировала половозрелая сельдь, при этом не наблюдалось значимых различий в размерно-возрастной структуре сельди, выловленной с тихоокеанской и охотоморской сторон о. Кунашир.

Согласно полученным нами данным длина тихоокеанской сельди в 2020 г. в уловах ставных неводов изменялась от 24 до 32 см. Доминировали четырехгодовики длиной 27–29 см, на долю которых приходилось около 52 % от общей численности. Средняя длина составляла 27,6 см, масса — 212 г, возраст — 3,5 года. Никаких заметных различий в составе уловов или биологического состояния сельди с охотоморской и тихоокеанской сторон о. Кунашир в 2020 г. отмечено не было.

В 2021 г. результаты наблюдений биологического состояния сельди несколько отличались от данных 2020 г. Прежде всего это выразилось в увеличении в уловах доли мелкогазмерной, неполовозрелой сельди. В целом длина тихоокеанской сельди в период ее нерестовых подходов изменялась от 20 до 32 см, масса — от 182 до 360 г. Основу уловов формировали 3–4-годовики поколений 2017–2018 годов рождения, на долю которых приходилось 39,3 и 42,2 % от общей численности уловов. Средняя длина составляла 26,53 см, средняя масса — 189 г, средний возраст — 3,3 года.

Если в 2020 г. за весь период наблюдений в пробах не было отмечено неполовозрелых особей, то в 2021 г. их доля изменялась от 0 % в траловых уловах на зимовальных скоплениях до 3,4 % в уловах малых ставных неводов и до 11,1 % в прилове при снюрреводном промысле минтая и трески и в среднем за весь период исследований составила 4,7 %.

Другим отличием нерестового хода в 2021 г. была темпоральная неоднородность размерно-возрастного состава производителей (рис. 5). Если в начале третьей декады апреля, во время первых подходов, в уловах преобладали 3-годовики длиной 25–27 см, на долю которых приходилось около 61,4 % по численности, то к концу декады, а также вплоть до окончания периода наблюдений в середине мая доминирующей группой стали 4-годовики длиной 26–29 см ($\approx 42,0$ – $46,0$ %).

При этом от третьей декады апреля до второй декады мая отчетливо проявилась тенденция к нарастанию в уловах доли 5- и 6-годовиков поколений 2015–2016 годов рождения. Если в начале нерестового хода на долю особей этих генераций приходилось около 6,5 % общей численности, то в начале мая этот показатель составлял около 19,7 %, а к третьей декаде мая их доля увеличилась до 25,0 %.

Возможно, полученные в 2021 г. данные свидетельствуют о том, что первыми для размножения в прибрежную зону начинают мигрировать более молодые рыбы, хотя временной ряд наблюдений за нерестом сельди на шельфе южных Курильских островов пока ограничен и данное предположение требует дальнейшего подтверждения.

Наконец, если попытаться охарактеризовать динамику размерно-возрастного состава уловов ставных неводов у о. Кунашир на более длинном временном интервале — в период с 2014 по 2021 г., то, действительно, можно заметить, что происходит постепенное усложнение возрастной структуры группировки (рис. 6). Подтверждением этому, во-первых, является постепенный рост средних размеров сельди в уловах — с 18,0 см в 2015 г. до 26,5 см в 2021 г. Во-вторых, если в 2014–2018 гг. основу уловов составляли 2–3-годовики, а в 2019 г. — 3-годовики, то в 2020–2021 гг. доминировали

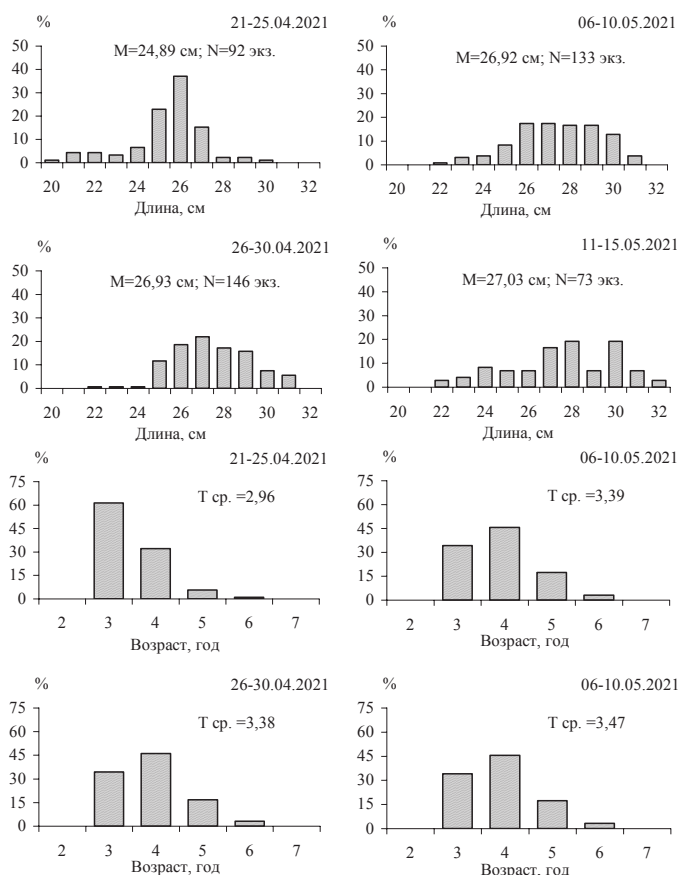


Рис. 5. Размерный (**вверху**) и возрастной состав (**внизу**) тихоокеанской сельди из уловов ставного невода в прибрежной зоне о. Кунашир в апреле-мае 2021 г. в устье р. Серноводка

Fig. 5. Size (**upper panel**) and age (**bottom panel**) composition of pacific herring in catches of fixed nets at the coast of Kunashir Island (Sernovodka River mouth) in April-May 2021

3–4-годовики, т.е. поколения 2016–2018 годов рождения. В последние два года в период подходов на нерест в уловах уже стабильно отмечались рыбы шести возрастных групп — от 2- до 7-годовиков.

Необходимо отметить, что имеются некоторые расхождения в наших оценках возрастного состава уловов в 2018–2020 гг. по сравнению с результатами, ранее опубликованными специалистами СахНИРО. Так, по их данным в уловах в 2018 г. тотально доминировали 3-годовики (около 90 %), в 2019 г. — 4-годовики (свыше 65 %), в 2020 г. — 4- и 5-годовики (суммарно свыше 85 %). Однако поскольку в работе А.С. Перова [2021] не приводятся ссылок ни на объем выборки для исследования возраста, ни на методы оценки возраста, возрастного состава и темпа роста сельди, предположим, что указанные расхождения просто вызваны различием методических подходов к их определению. В целом же, как отмечено в указанной работе, в межгодовом аспекте в 2018–2020 гг. также прослеживалась типичная для тихоокеанской сельди смена поколений с доминированием в 2020 г. поколений 2015–2016 годов рождения.

Суммируя изложенное выше относительно отмеченных в 2021 г. флюктуаций в размерном составе уловов в зависимости от районов промысла и усложнения размерно-возрастной структуры сельди в уловах в 2014–2021 гг., можно предположить, что эти особенности обусловлены процессами роста численности и тем обстоятельством, что становление нерестового ареала сельди в районе островной гряды на современном этапе еще не завершено.

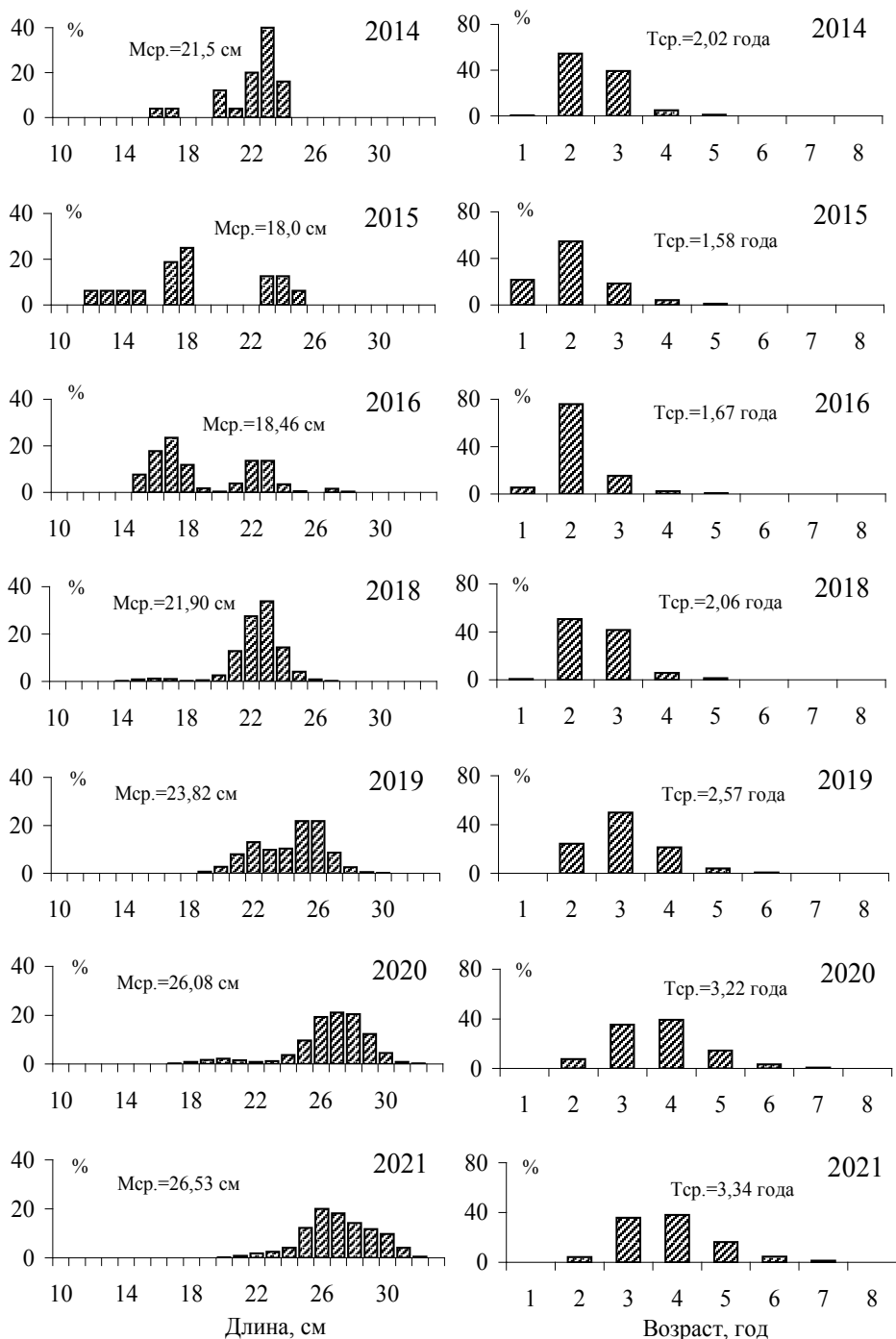


Рис. 6. Размерно-возрастной состав тихоокеанской сельди из уловов ставных неводов в весенний период в прибрежной зоне о. Кунашир. Указан средний размер и возраст рыб в уловах
 Fig. 6. Size and age composition of pacific herring in catches of fixed nets at the coast of Kunashir Island in spring. The average values in the catches are shown

Линейный рост. Созревание. К настоящему времени наиболее полная информация по росту тихоокеанской сельди обобщена в монографии Н.И. Науменко [2001], который относил сахалино-хоккайдскую сельдь к сравнительно быстрорастущим. По его данным суммарный прирост длины особей этой группировки в первые три года

жизни достигал 24,2 см, или около 69 % от размеров рыб в максимальном промыслово-значимом возрасте.

Полученные нами данные по линейному росту сельди, обитающей в районе южных Курильских островов, практически идентичны материалам, приводимым Н.И. Науменко [2001] (рис. 7). В среднем наибольшие приросты наблюдались на первом — 12,7 см, втором — 7,7 и третьем — 4,9 см годах жизни, после чего рост существенно замедлялся, и на седьмом году ежегодный прирост длины самцов и самок не превышал 0,8 см. Пока к настоящему времени нами не было выявлено статистически значимых половых различий в темпе роста сельди, несмотря на то что в среднем в каждом из возрастов самки были незначительно крупнее самцов.

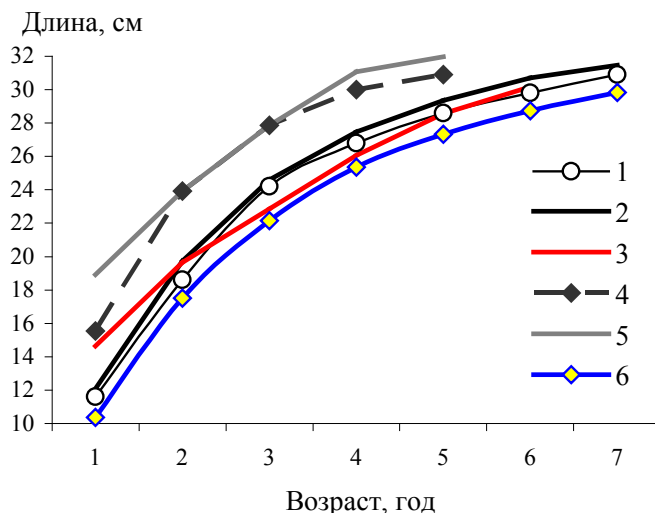


Рис. 7. Линейный рост тихоокеанской сельди в водах о-вов Сахалин, Хоккайдо и южных Курильских: 1 — сахалино-хоккайдская популяция о. Сахалин [Науменко, 2001]; 2 — о. Кунашир 2020–2021 гг. (наши данные); 3 — о. Кунашир 2018–2020 гг. [Перов, 2021]; 4 — сельдь зал. Ишикари (Япония); 5 — сельдь зал. Аккэси (Япония); 6 — сахалино-хоккайдская популяция (о. Хоккайдо, Япония) (4–6 — по: <http://www.abchan.fra.go.jp/digests2020/details/202023.pdf>, 2021)

Fig. 7. Linear growth of pacific herring in the waters at Sakhalin, Hokkaido, and southern Kuril Islands: 1 — Sakhalin [Naumenko, 2001]; 2 — Kunashir in 2020–2021 (authors data); 3 — Kunashir in 2018–2020 [Perov, 2021]; 4 — Ishikari Bay (Hokkaido); 5 — Akkesi Bay (Hokkaido); 6 — entire Hokkaido (4–6 — from <http://www.abchan.fra.go.jp/digests2020/details/202023.pdf>, 2021)

Данные, приводимые японскими специалистами, свидетельствуют о более низком темпе роста сахалино-хоккайдской сельди, обитающей на шельфе о. Хоккайдо [<http://www.abchan.fra.go.jp/digests2020/details/202023.pdf>, 2021], по сравнению с нашими результатами (рис. 7). Вместе с тем очевидно, что сахалино-хоккайдская сельдь в целом растет заметно медленнее прибрежных сельдей зал. Ишикари и оз. Аккэси. Таким образом, по темпам линейного роста особи тихоокеанской сельди, размножающейся в современный период в прибрежной зоне о. Кунашир, могут быть ассоциированы с представителями сахалино-хоккайдской популяции.

Согласно полученным данным самцы тихоокеанской сельди, обитающей на шельфе южных Курильских островов, начинают созревать при длине 21 см, самки — 22 см. И в том, и в другом случаях начало созревания приходится на второй год жизни (рис. 8). Массово половозрелыми самцы становятся к концу второго года при длине 23,0 см, самки — на третьем при длине 23,6 см. К 4 годам созревают уже около 98 % самцов и 95 % самок. При этом наши данные по длине 50 %-ного созревания самок, которая составила 23,6 см, сопоставимы с результатами исследований сахалино-хоккайдской сельди юго-западного побережья Сахалина [Ившина, 2008], для которой этот показатель оценивался на уровне 22,9 см.

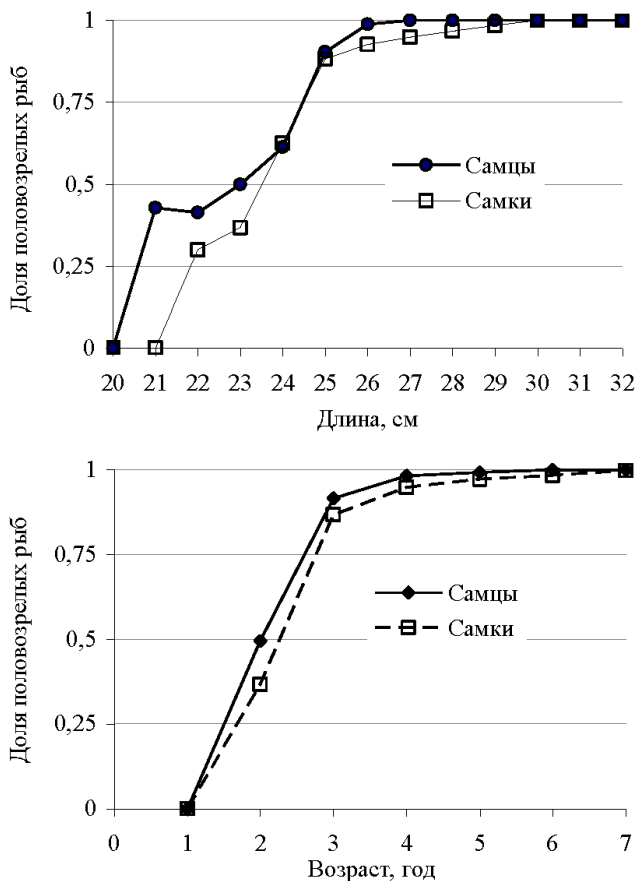


Рис. 8. Доля половозрелых особей тихоокеанской сельди южных Курильских островов по размерным (вверху) и возрастным группам (внизу)

Fig. 8. Portion of mature individuals of pacific herring at southern Kuril Islands, by size (upper panel) and age (bottom panel) groups

Характеристика нерестового хода в 2020–2021 гг. Для анализа динамики нереста сельди в прибрежной зоне о. Кунашир в 2020–2021 гг. были использованы диаграммы, отражающие трансформации, происходившие в гонадах производителей в весенний период (рис. 9). При этом необходимо отметить, что изменения в физиологическом состоянии производителей могут быть идентифицированы не только на основе визуальной оценки состояния гонад, но и по динамике гонадосоматического индекса (ГСИ).

Наименьшие значения ГСИ характерны для постнерестовых особей (стадия VI) — на уровне 2,3–3,1% — и рыб с гонадами, перешедшими в стадию восстановления (стадия II–III) — 1,3–2,0%. Постепенно, по мере созревания ооцитов, показатели ГСИ увеличиваются и непосредственно к моменту нереста (стадия V) достигают максимальных значений: до 18,4–18,8% — у самцов и 18,4–21,6% — у самок. Каких-либо заметных отклонений в зависимости ГСИ от физиологического состояния рыб в 2020–2021 гг. отмечено не было.

В целом в 2020 г. наблюдалось совпадение сроков миграций для размножения и продолжительности периода нереста вне зависимости от района наблюдений. Так, в период 20–25 апреля в уловах тотально преобладали особи с гонадами на преднерестовой стадии IV. Первые производители с текучими гонадами были отмечены в последней пятнадцатке апреля, а уже в первых числах мая суммарная доля нерестовых (стадия V) и отнерестовавших самцов и самок (стадия VI) составляла в пробах не менее половины (рис. 9).

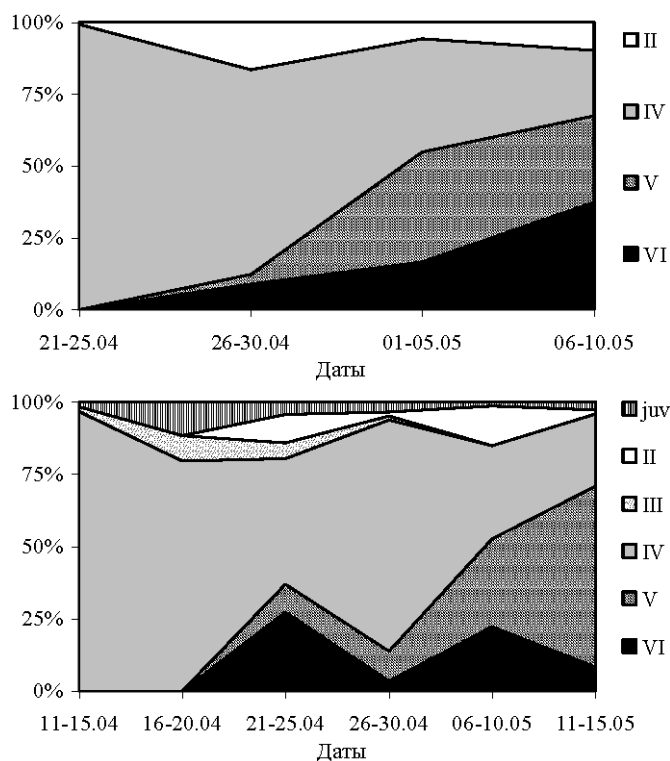


Рис. 9. Динамика стадий зрелости гонад сельди в период ее нерестовых миграций в прибрежную зону о. Кунашир в апреле-мае 2020 г. (**вверху**) и в 2021 г. (**внизу**)

Fig. 9. Dynamics of maturity stages of herring gonads during migration to the spawning grounds at Kunashir Island in April-May of 2020 (**upper panel**) and 2021 (**bottom panel**)

К концу второй пятидневки мая доля рыб с гонадами в преднерестовом состоянии значительно сократилась и в зависимости от района наблюдений варьировала в пределах от 4 до 38 %, что позволяет предположить, что пик размножения сельди в прибрежной зоне о. Кунашир в 2020 г. пришелся примерно на середину первой декады мая. Эти данные хорошо согласуются с динамикой уловов сельди в прибрежье ставными неводами, поскольку период наибольшего вылова на всех участках также пришелся на 01–10.05.2020 г.

В 2021 г. среди половозрелых рыб вплоть до середины апреля в уловах встречались лишь особи с гонадами на преднерестовых стадиях III и IV (рис. 9). Появление первых производителей с гонадами в нерестовом (стадия V) и постнерестовом (стадии VI и II) состоянии относится к периоду с 21 по 25 апреля. При этом общую динамику нарастания нерестового хода можно охарактеризовать, сопоставив увеличение доли особей с гонадами в нерестовом состоянии. Если в третьей декаде апреля она варьировала в пределах 9,8–10,3 %, то в первой декаде мая — увеличилась до 30,3 %, а к середине второй декады мая — до 62,5 %.

Впоследствии число рыб с гонадами в постнерестовом состоянии к середине мая составляло около 10 %, а в преднерестовом — лишь 25 %. Исходя из этого, пик размножения сельди в прибрежной зоне о. Кунашир в 2021 г., по всей видимости, пришелся на середину второй декады мая. Таким образом, в 2021 г. период размножения сельди на шельфе о. Кунашир начался раньше и был более растянутым, а массовый нерест происходил примерно на декаду позже, чем в 2020 г.

Вместе с тем, как было показано ранее [Перов, 2021], особи сельди с гонадами в преднерестовом состоянии облавливались ставными неводами в 2018–2020 гг. и в первом летнем месяце, что свидетельствует о том, что период размножения сельди у

южных Курильских островов довольно растянут. По всей видимости, вопрос межгодных изменений в сроках, продолжительности и динамике нереста тихоокеанской сельди в данном районе требует дальнейшего, более тщательного исследования.

Оценка запасов. Современный промысел. Традиционный и общепринятый метод оценки запасов сельди на Дальневосточном бассейне — икорные съемки [Качина, 1981; Науменко, 2001; Бонк, 2004]. Минимальным набором для реализации данной методики являются информация о размерно-возрастном составе в период нереста; данные о плодовитости; общая площадь нерестилищ; плотность пригодного субстрата; плотность отложенной икры; доля половозрелых особей по возрастам; средняя масса самцов и самок в нерестовый период.

Однако площадь, потенциально пригодная для воспроизводства сельди в прибрежной зоне Малой Курильской гряды и о. Кунашир на глубинах до 6 м, по самым приближенным оценкам может достигать 300 км². Очевидно, что эта величина может уменьшиться, если учесть плотность заселения дна водорослевым субстратом, пригодным для откладки на него икры сельдью. Тем не менее эти оценки, например, приблизительно в 2,5 раза больше площади нерестилищ корфо-карагинской сельди [Качина, 1981].

Принимая во внимание обширность района исследований и то обстоятельство, что рост численности сельди южных Курильских островов только наметился и ее подходы к берегу для размножения еще не стабилизировались, отметим, что целесообразность полномасштабного учета икры и оценки запасов сельди в районе о. Кунашир и Малой Курильской гряды методом икорных съемок в настоящее время представляется несколько сомнительной. Поэтому в рамках нашего исследования была предпринята попытка оценки промыслового и нерестового запаса сельди на основе аналитических когортных методов [Бабаян и др., 2018]. На рис. 10 приведена динамика промысловой биомассы тихоокеанской сельди южных Курильских островов по данным ВПА. Как можно видеть, медленное постепенное увеличение запасов сельди до начала 2017 г. затем сменилось резким ростом и в 2018 г. промысловый запас оценивался уже на уровне $4,8 \pm 0,8$ тыс. т. Отметим, что последняя оценка сопоставима с величиной общей биомассы сельди на уровне 4,13 тыс. т, рассчитанной по данным осенней донной траловой съемки в 2018 г., хотя из-за особенностей биологии сельди, являющейся пелагическим видом, и специфики учета рыб донными тралами эти расчеты могли оказаться несколько заниженными.

Полагаем, что такое «обвальное» увеличение не могло произойти только лишь за счет расширения собственного воспроизводства и, что более вероятно, было достигнуто за счет миграции части производителей из прилегающих акваторий северного Хоккайдо, зал. Анива или юго-западного Сахалина, где процессы восстановления запасов сахалино-хоккайдской сельди начались несколько раньше.

Согласно расчетам ВПА рост численности сельди у южных Курильских островов продолжился и в дальнейшем, и в 2021 г. ее промысловая биомасса оценивалась на уровне $9,7 \pm 1,7$ тыс. т. Подходы к регулированию ее вылова в данном районе еще только разрабатываются, и выбор ориентиров управления промыслом, включая оценку целевых уровней изъятия, в настоящее время затруднен. Однако если ориентироваться на обширный опыт эксплуатации запасов сельди, накопленный дальневосточной рыбной промышленностью СССР/России ранее, то все оптимальные режимы годового вылова для непереловленных запасов обычно оценивались на уровне 20–25 % [Науменко, 2001]. Тогда, при оценке промысловой биомассы сельди Южно-Курильской зоны на 2021 г. на уровне $9,7 \pm 1,7$ тыс. т допустимое изъятие на современном этапе могло бы варьировать в пределах 1,6–2,9 тыс. т.

Динамика годовых уловов сельди на шельфе и в прибрежной зоне южных Курильских островов представлена на рис. 10. Можно отметить, что вылов ставными неводами в период нерестовых подходов в 2017–2021 гг. отличался нестабильностью.

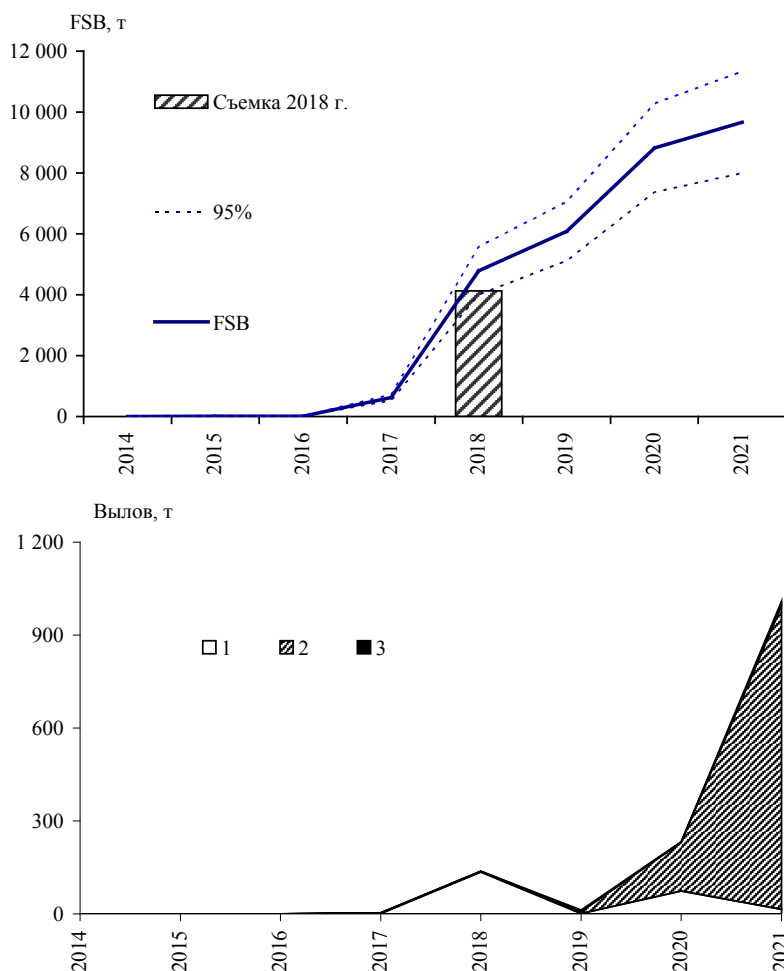


Рис. 10. Динамика промысловой биомассы (**вверху**) и годовых уловов сельди южных Курильских островов (**внизу**): 1 — ставные невода; 2 — пелагические тралы; 3 — снюрреводы
 Fig. 10. Dynamics of commercial biomass (**upper panel**) and annual catch (**bottom panel**) of pacific herring at southern Kuril Islands: 1 — fixed nets; 2 — midwater trawls; 3 — Danish seines

Максимальные уловы каравками пришлось на 2018 г., когда было добыто около 135 т, а в последующие годы эффективность данного вида промысла заметно снизилась. Последнее, вероятно, обусловлено тем, что формирование нерестового ареала сельди вокруг островов южной Курильской гряды еще продолжается и процесс стабилизации участков ее постоянного воспроизводства (которые могут и не совпадать с участками постановки каравок) не завершен, поэтому ее нерестовые подходы не отличаются регулярностью.

Резкое же увеличение вылова сельди в Южно-Курильской зоне в 2020–2021 гг. было достигнуто в первую очередь за счет расширения ее тралового лова. Это было ожидаемо, поскольку в отличие от пассивного промысла каравками суда, оснащенные пелагическими тралами, имеют возможность активного поиска и облова скоплений сельди в течение всего календарного года.

Полагаем, что в ближайшие несколько лет подобное положение сохранится и основную роль в освоении запасов сельди Южно-Курильской зоны будет играть траловый промысел. При этом возможно расширение снюрреводного и кошелькового лова, особенно в преднерестовый период, в марте-апреле, на ограниченной акватории между о-вами Кунашир и Шикотан. Увеличение же объемов вылова сельди каравками,

вероятно, может быть достигнуто экстенсивным путем, за счет роста числа бригад ставного лова по мере стабилизации участков нереста.

Заключение

На основе анализа данных сборов и наблюдений и промысловой статистики в 2014–2021 гг. в работе рассмотрены биологическая характеристика и особенности динамики запасов и промысла тихоокеанской сельди Южно-Курильской зоны на современном этапе.

Исходя из характера распределения зимовальных скоплений, сравнительного анализа темпов линейного роста и созревания, следует предположить, что ее группировка, воспроизводящаяся на шельфе южных Курильских островов и демонстрирующая в последние годы тенденции к восстановлению запасов, с определенной долей вероятности может быть отнесена к сахалино-хоккайдской популяции.

В настоящее время впервые с 1940-х гг. наблюдается резкий рост численности сельди, обитающей на шельфе южных Курильских островов. Согласно результатам когортного моделирования ее промысловая биомасса увеличилась от нескольких десятков тонн в 2014–2017 гг. до 9,7 тыс. т — в 2021 г. Основу запаса сельди данного района составляют 3–4-годовики длиной 25–29 см, на долю которых в 2020–2021 гг. приходилось от 76 до 82 % общей численности в уловах.

Тенденции к росту запасов подтверждаются расширением районов встречаемости и увеличением плотности скоплений сельди во время пелагических тралово-акустических съемок в весенний период; усложнением размерно-возрастной структуры и увеличением средних размеров и возраста рыб в уловах ставных неводов в период размножения; массовым появлением сеголеток в уловах донной траловой съемки 2020 г.; поступательным ростом годовых уловов в 2018–2021 гг.

Наиболее вероятным местом зимовки сельди в настоящее время является восточная сторона глубоководного каньона, примыкающего к Кунаширскому проливу у западного побережья о. Кунашир. Впоследствии, если тенденции к росту численности сохраняются, потенциальными районами зимовки сельди, вероятно, могут стать многочисленные участки на границе шельфа и верхней кромки материкового склона напротив глубоководных бухт и заливов с охотоморской стороны о-вов Кунашир и Итуруп.

Подтверждены и уточнены ранее опубликованные данные о сроках и характере преднерестовых миграций сельди на шельфе о. Кунашир. Их начало приходится на первую-вторую декаду апреля. Основной поток производителей из районов зимовки сначала смещается в южную часть Кунаширского пролива и затем вдоль тихоокеанского побережья острова к местам размножения. Миграции сельди на нерест вдоль охотоморского побережья носят второстепенный характер.

Судя по состоянию гонад производителей, нерест тихоокеанской сельди у о. Кунашир протекает с третьей декады апреля по вторую декаду мая, а сроки массового воспроизводства могут варьировать в межгодовом аспекте: в 2020 г. пик икрометания пришелся на середину первой декады мая, а в 2021 г. — на середину второй.

В отличие от других популяций, особи тихоокеанской сельди, обитающей у южных Курильских островов, после нереста не совершают протяженных миграций, а длительное время нагуливаются на шельфе южнокурильского мелководья и с тихоокеанской стороны о-вов Кунашир и Итуруп.

Наблюдается быстрое развитие промысла сельди в районе южных Курильских островов, который в настоящее время осуществляется пелагическими тралами, снюрреводами и малыми ставными неводами в период ее нерестовых подходов. Если в 2018 г. в Южно-Курильской зоне в год вылавливали не более 0,14 тыс. т, то к 2021 г. годовой улов составил 1,01 тыс. т.

Основную роль в освоении промысловых ресурсов в ближайшие годы будет играть траловый промысел. Расширение снюрреводного и кошелькового лова вероятно

в преднерестовый период на акватории между о-вами Кунашир и Шикотан. Предполагается, что увеличение объемов вылова сельди ставными неводами возможно по мере стабилизации участков нереста за счет увеличения числа бригад прибрежного лова.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность руководству ООО ПФК «Южно-Курильский рыбокомбинат» и персоналу рыбоперерабатывающего завода этого предприятия за помощь в организации сбора материалов и проведении исследований на всех его этапах.

The authors express their gratitude to the management of PCF Yuzhno-Kurilsky Rybokombinat Co., Ltd. and the staff of the fish processing plant of this enterprise for their assistance in organizing the materials collection and conducting this research at all its stages.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsorship.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals have been observed.

The authors state that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Концепция исследования — А.В. Буслов, А.О. Золотов; сбор и обработка материалов тралово-акустических съемок, подготовка графического материала — С.С. Пономарев; сбор и обработка материалов исследований на рыбоперерабатывающем заводе, обработка промысловой статистики, подготовка графического материала — А.О. Золотов; написание текста — А.О. Золотов, А.В. Буслов; редакторская правка — А.В. Буслов. Совместно обсуждены полученные результаты.

Research concept — A.V. Buslov, A.O. Zolotov; collection and processing of the trawl-acoustic surveys data and graphic presentation of results — S.S. Ponomarev; collection and processing of the materials at fish processing plant and fishery statistics and graphic presentation of results — A.O. Zolotov; text writing — A.O. Zolotov, A.V. Buslov; editorial editing — A.V. Buslov; all results were discussed jointly.

Список литературы

Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И. и др. Методические рекомендации по оценке запасов приоритетных видов водных биологических ресурсов. — М. : ВНИРО, 2018. — 312 с.

Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. Географическая информационная система «Картмастер» // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 1. — С. 96–99.

Бонк А.А. Влияние некоторых биотических и абиотических факторов на выживание корфо-карагинской сельди в период раннего онтогенеза : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2004. — 24 с.

Борец Л.А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение : моногр. — Владивосток : ТИПРО-центр, 1997. — 217 с.

Зверькова Л.М., Антонов Н.П. Промысел сахалино-хоккайдской («весенней») сельди *Clupea pallasii* // Вопр. рыб-ва. — 2017. — Т. 18, № 4. — С. 462–472.

Золотов А.О., Дубинина А.Ю., Тепнин О.Б. Распределение и биологическое состояние сеголеток корфо-карагинской сельди в 2000–2002 гг. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2004. — Вып. 7. — С. 196–202.

- Золотов А.О., Смирнов А.В., Баранчук-Червоный Л.Н., Дубинина А.Ю.** Многолетняя динамика и современное состояние запасов желтоперой камбалы *Limanda aspera* в водах о. Сахалин // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 178. — С. 25–57. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-178-25-57.
- Ившина Э.Р.** Основные черты биологии и современное состояние запасов сельди (*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847) юго-западного Сахалина : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Южно-Сахалинск, 2008. — 20 с.
- Качина Т.Ф.** Сельдь западной части Берингова моря : моногр. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 121 с.
- Науменко Н.И.** Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 2001. — 330 с.
- Перов А.С.** Новые сведения о нерестовой сельди у побережья о. Кунашир // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 2. — С. 40–50. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-2-40-50.
- Планирование, организация и обеспечение исследований рыбных ресурсов дальневосточных морей России и северо-западной части Тихого океана** : моногр. / отв. ред. Л.Н. Бочаров, И.В. Мельников. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 231 с.
- Пробатов А.Н.** К вопросу о перемещениях основных концентраций нерестовой сельди в водах Южного Сахалина // ДАН СССР. — 1951. — Т. 80, вып. 5. — С. 825–828.
- Пробатов А.Н.** Колебания численности сахалино-хоккайдской сельди в связи с океано-логическими условиями // Тр. Океанограф. комиссии. — 1958. — Т. 3. — С. 124–125.
- Пробатов А.Н.** Подходы нерестовой сельди к западному побережью Южного Сахалина // Рыб. хоз-во. — 1950. — № 2. — С. 24–28.
- Пробатов А.Н.** Распределение и численность нерестовой сельди у восточных берегов Японского моря // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 39. — С. 21–58.
- Пробатов А.Н., Дарда М.А.** Биологическая характеристика нерестовой сельди острова Кунашир // Изв. ТИНРО. — 1957. — Т. 44. — С. 3–11.
- Пушникова Г.М.** Сахалино-хоккайдская сельдь: численность и перспективы промысла // Рыб. хоз-во. — 1994. — № 6. — С. 22–24.
- Румянцев А.И.** Современное состояние численности сахалино-хоккайдского стада сельди // Рыб. хоз-во. — 1958. — № 4. — С. 3–9.
- Рыбацкая летопись Сахалина и Курил** / К.Е. Гапоненко, авт.-сост. — Южно-Сахалинск : Сахалинская обл. типография, 2011. — 490 с.
- Световидов А.Н.** Колебания уловов южносахалинской сельди и их причины // Зоол. журн. — 1952. — Т. 31, вып. 6. — С. 831–842.
- Трофимов И.К.** Озерные сельди Камчатки : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток, 2004. — 24 с.
- Фадеев Н.С.** О причинах длительной депрессии сахалино-хоккайдской сельди // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 134. — С. 168–175.
- Фридлянд И.Г.** Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 35. — С. 105–145.
- Чугунова Н.И.** Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии). — М. : АН СССР, 1959. — 164 с.
- Bucholtz R.H., Tomkiewicz J., Dalskov J.** Manual to determine gonadal maturity of herring (*Clupea harengus* L.) : DTU Aqua-report 197-08. — Charlottenlund : National Institute of Aquatic Resources, 2008. — 45 p.
- Darby C.D. and Flatman S.** Virtual Population Analysis: Version 3.1 (Windows/Dos) : User Guide. — 1994. — 85 p.
- Kobayashi T.** History of herring fishery in Hokkaido and the review of population study (Review) // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. Stn. — 2002. — Vol. 62. — P. 1–8.
- Shirafuji N., Nakagawa T., Murakami N. et al.** Successive use of different habitats during the early life stages of Pacific herring *Clupea pallasii* in Akkeshi waters on the east coast of Hokkaido // Fish. Sci. — 2018. — Vol. 84. — P. 227–236. DOI: 10.1007/s12562-018-1175-8.

References

- Babayan, V.K., Bobyrev, A.E., Bulgakova, T.I., Vasiliev, D.A., Ilyin, O.I., Kovalev, Yu.A., Mikhailov, A.I., Mikheev, A.A., Petukhova, N.G., Safaraliev, I.A., Chetyrkin, A.A., and Sheremetyev, A.D.,** *Metodicheskiye rekomendatsii po otsenke zapasov prioritnykh vidov vodnykh biologicheskikh resursov* (Guidelines for assessing stocks of priority types of aquatic biological resources), Moscow: VNIRO, 2018.

Bizikov, V.A., Goncharov, S.M., and Polyakov, A.V., The geographical informational system CardMaster, *Rybn. Khoz.*, 2007, no. 1, pp. 96–99.

Bonk, A.A., Influence of some biotic and abiotic factors on the survival of the Korfo-Karginsky herring in the period of early ontogenesis, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2004.

Borets, L.A., *Donnye ikhtiotseny rossiiskogo shel'fa dal'nevostochnykh morei: sostav, struktura, elementy funktsionirovaniya i promyslovoye znachenie* (Benthic Ichthyocoenes on the Russian Shelf of the Far Eastern Seas: Composition, Structure, Functioning Elements, and Commercial Significance), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1997.

Zverkova, L.M. and Antonov, N.P., Fishing for the Sakhalin-Hokkaid («spring») herring *Clupea pallasii*, *Vopr. Rybolov.*, 2017, vol. 18, no. 4, pp. 462–472.

Zolotov, A.O., Dubinina, A.Yu., and Tepnin O.B., Raspredelenie i biologicheskoe sostoyanie segoletok korfo-karaginskoi sel'di *Clupea pallasii* Valenciennes (Clupeidae) v 2000 i 2002 gg., *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2004, no. 7, pp. 196–202.

Zolotov, A.O., Smirnov, A.V., Baranchuk-Chervonny, L.N., and Dubinina, A.Yu., Long-term dynamics and current state of yellowfin sole *Limanda aspera* stocks in the waters of Sakhalin Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 178, pp. 25–57. doi 10.26428/1606-9919-2014-178-25-57

Ivshina, E.R., The main features of biology and the current state of stocks of herring (*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847) in southwestern Sakhalin, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Yuzhno-Sakhalinsk, 2008.

Kachina, T.F., *Herring of the western part of the Bering Sea (Sel'd' zapadnoy chasti Beringova morya)*, Moscow: Legkaya i Pishchevaya Promyshlennost', 1981.

Naumenko, N.I., *Biologiya i promysel morskikh sel'dei Dal'nego Vostoka* (Biology and Harvesting of Sea Herring in the Far East), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Pechatny Dvor, 2001.

Perov, A.S., New information about spawning herring off the coast of Kunashir Island, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 2, pp. 40–50. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-2-40-50

Planirovanie, organizatsiya i obespechenie issledovaniy rybnikh resursov dal'nevostochnykh morei Rossii i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana (Planning, Conducting and Support of Fishery Resource Studies in the Far Eastern Seas of Russia and North-West Pacific Ocean), Bocharov, L.N., Melnikov, I.V., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2005.

Probatov, A.N., On the issue of movements of the main concentrations of spawning herring in the waters of South Sakhalin, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1951, vol. 80, no. 5, pp. 825–828.

Probatov, A.N., Fluctuations in the number of Sakhalin-Hokkaid herring due to oceanological conditions, *Tr. Okeanogr. Kom. Akad. Nauk SSSR*, 1958, vol. 3, pp. 124–125.

Probatov, A.N., Approaches of spawning herring to the western coast of South Sakhalin, *Rybn. Khoz.*, 1950, no. 2, pp. 24–28.

Probatov, A.N., Distribution and abundance of spawning herring off the eastern shores of the Sea of Japan, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1954, vol. 39, pp. 21–58.

Probatov, A.N. and Darda, M.A., Biological characteristics of the spawning herring of Kunashir Island, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1957, vol. 44, pp. 3–11.

Pushnikova, G.M., Sakhalin-Hokkaido herring: abundance and prospects for fishing, *Rybn. Khoz.*, 1994, no. 6, pp. 22–24.

Rumyantsev, A.I., The current state of the population of the Sakhalin-Khokkaido herring herd, *Rybn. Khoz.*, 1958, no. 4, pp. 3–9.

Gaponenko, K.E., *Rybatskaya letopis' Sakhalina i Kuril* (Fisherman's Chronicle of Sakhalin and the Kuriles), Yuzhno-Sakhalinsk: Sakhalinskaya obl. tipografiya, 2011.

Svetovidov, A.N., Fluctuations in catches of South Sakhalin herring and their causes, *Zool. Zh.*, 1952, vol. 31, no. 6, pp. 831–842.

Trofimov, I.K., Lake herring of Kamchatka, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok, 2004.

Fadeev, N.S., On the reasons of long depression of Sakhalin-Hokkaido herring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2003, vol. 134, pp. 168–175.

Fridland, I.G., Herring breeding off the southwestern coast of Sakhalin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1951, vol. 35, pp. 105–145.

Chugunova, N.I., *Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb (metodicheskoye posobiye po ikhtiologii)* (Guidelines for studying the age and growth of fish (a manual on ichthyology)), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1959.

Bucholtz, R.H., Tomkiewicz, J., and Dalskov, J., Manual to determine gonadal maturity of herring (*Clupea harengus* L.), *DTU Aqua-report 197-08*, Charlottenlund: National Institute of Aquatic Resources, 2008.

Darby, C.D. and Flatman, S., *Virtual Population Analysis: Version 3.1 (Windows/Dos): User Guide*, 1994.

Kobayashi, T., History of herring fishery in Hokkaido and the review of population study (Review), *Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn.*, 2002, vol. 62, pp. 1–8.

Shirafuji, N., Nakagawa, T., Murakami, N., Ito, S., Onitsuka, T., Morioka, T., Watanabe, Y., Successive use of different habitats during the early life stages of Pacific herring *Clupea pallasii* in Akkeshi waters on the east coast of Hokkaido, *Fish. Sci.*, 2018, vol. 84, pp. 227–236. doi 10.1007/s12562-018-1175-8

Поступила в редакцию 9.02.2022 г.

После доработки 19.04.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

*The article was submitted 9.02.2022; approved after reviewing 19.04.2022;
accepted for publication 20.05.2022*

Original article

УДК 597.552.511–148.85

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-305-315

EDN: AXPBZX



STRONTIUM SIGNAL LAG IN OTOLITHS OF JUVENILE
SOCKEYE SALMON (*ONCORHYNCHUS NERKA*) DURING TRANSITION
FROM THE FRESHWATER TO MARINE ENVIRONMENTS

Yu. Kuzmenko¹, B.P.V. Hunt^{1,2,3}, Yu. Egorova¹, T. Spesivy²,
S.C. Johnson⁴, E.A. Pakhomov^{1,2,3*}

¹ Department of Earth, Ocean and Atmospheric Sciences, University of British Columbia,
2207 Main Mall, Vancouver, British Columbia, Canada V6T 1Z4;

² Institute for the Oceans and Fisheries, University of British Columbia,
2202 Main Mall, Vancouver, British Columbia, Canada V6T 1Z4;

³ Hakai Institute, P.O. Box 309, Heriot Bay, BC, Canada V0P 1H0;

⁴ Fisheries and Oceans Canada, Pacific Biological Station,
3190 Hammond Bay Rd, Nanaimo, BC, V9T 6N7

Abstract. The shift in strontium (Sr) concentrations in fish otoliths is a commonly used proxy for identification of marine environment entry during diadromous migrations. However, there is still controversy about the appearance of the Sr-based sea entry mark relative to the true point of entry. In this study, the Sr signal lag was assessed in otoliths of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) under experimental conditions replicating the transition to seawater during juveniles' seaward migration. A Sr signal delay was observed to average at 8.2 (SD = 5.1) days for fish with a body length of 140–170 mm (and a weight of 30–70 g). This lag may be species-specific and should be taken into consideration when estimating marine entry timing and marine residence duration of juvenile salmon.

Keywords: Sr signal lag, LA-ICP-MS, sockeye salmon, otoliths, trace elements

For citation: Kuzmenko Yu., Hunt B.P.V., Egorova Yu., Spesivy T., Johnson S.C., Pakhomov E.A. Strontium signal lag in otoliths of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) during transition from the freshwater to marine environments, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 305–315. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-305-315. EDN: AXPBZX.

* Kuzmenko Yulia, post-graduate student, ykuzmen@eoas.ubc.ca, ORCID 0000-0002-7939-8095; Hunt Brian P.V., assistant professor, b.hunt@oceans.ubc.ca, ORCID 0000-0003-4718-4962; Egorova Yulia, post-graduate student, yegorova@eoas.ubc.ca, ORCID 0000-0002-8712-7789; Spesivy Tymofey, laboratory technician, tim.spesivy@gmail.com; Johnson Johnson C., research scientist 2nd degree connection, Stewart.Johnson@dfo-mpo.gc.ca; Pakhomov Evgeny A., Ph.D., professor, director of institute, epakhomov@eoas.ubc.ca, ORCID 0000-0002-6145-2129.

© Kuzmenko Yu., Hunt B.P.V., Egorova Yu., Spesivy T., Johnson S.C., Pakhomov E.A., 2022

Задержка сигнала стронция в отолитах ювенильной нерки (*Oncorhynchus nerka*) во время перехода из пресной в морскую среду

Ю. Кузьменко¹, Б. Хант^{1,2,3}, Ю. Егорова¹, Т. Спесивый², С. Джонсон⁴, Е. Пахомов^{1,2,3}

¹ Департамент земных, океанических и атмосферных наук университета Британской Колумбии, 2207 Main Mall, Vancouver, British Columbia, Canada V6T 1Z4;

² Институт океана и рыболовства университета Британской Колумбии, 2202 Main Mall, Vancouver, British Columbia, Canada V6T 1Z4;

³ Хакай институт, P.O. Box 309, Heriot Bay, BC, Canada V0P 1H0;

⁴ Fisheries and Oceans Canada, Тихоокеанская биологическая станция, 3190 Hammond Bay Rd, Nanaimo, BC, V9T 6N7

Аннотация. Изменение концентраций стронция в отолитах рыб повсеместно используется как прокси диадромных миграций. Однако позиция метки стронция по отношению к точной (или истинной) точке перехода оставалась спорной. В этом исследовании была измерена задержка сигнала стронция в отолитах нерки, содержавшейся в экспериментальных условиях, приближенных к условиям, в которых рыба совершает раннюю морскую миграцию. Описанная задержка сигнала стронция составила в среднем 8,2 (СД = 5,1) дня для рыб размером 140–170 мм и массой 30–70 г. Такая задержка может быть видоспецифичной и должна учитываться при расчетах перехода в морскую среду и продолжительности раннего морского периода с использованием концентрации стронция в отолитах нерки.

Ключевые слова: задержка сигнала стронция, лазерная абляция, нерка, отолиты, микроэлементы

Для цитирования: Кузьменко Ю., Хант Б., Егорова Ю., Спесивый Т., Джонсон С., Пахомов Е. Задержка сигнала стронция в отолитах ювенильной нерки (*Oncorhynchus nerka*) во время перехода из пресной в морскую среду // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 305–315. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-305-315. EDN: AXPBZX.

Introduction

The calcified body structures of fish are considered valuable recording structures that can be used as archives of life-history data in ecological studies. The shape, microchemistry, and microstructure of fish scales, bones, and otoliths can provide information on fish habitat use, migrations, and physiological state at a daily to yearly resolution [Campana, 1999]. Among these, otoliths, being metabolically inert and having daily growth records which makes them a highly reliable data source, are usually selected as the most useful high-resolution data archives [Campana, Thorrold, 2001]. Employment of microchemistry and microstructure of otoliths can, therefore, provide high-resolution information on diverse aspects of fish biology and environmental conditions experienced by fish.

Strontium (Sr) concentration profiles in otoliths are used increasingly to identify shifts between freshwater and marine habitats in diadromous fishes including salmon [Campana, 1999; Yokouchi et al., 2011; Stocks et al., 2014; Freshwater et al., 2015]. However, a variety of intrinsic and extrinsic factors influence incorporation of Sr and other trace elements into otoliths. This may lead to shifts in the ratio of ambient environmental to otolith elemental concentrations and complicate life history reconstruction [Campana, 1999; Bath et al., 2000; Campana et al., 2000; Elsdon et al., 2008; Kerr, Campana, 2014]. In addition to environmental concentrations, physiological factors such as metabolic rates, growth as a response to feeding conditions, and reproduction also significantly affect elemental incorporation into otoliths in several fish species [Villiers et al., 1995; Yokouchi et al., 2011; Nelson, Powers, 2019]. To address the complexity of otolith signal formations, it has been proposed to use a combination of chemical and microstructural markers to identify the marine entry point [Freshwater et al., 2015]. However, even this may not be a reliable approach due to the appearance of multiple check marks in wild fish otoliths with long saltwater or freshwater residence time [Campana, 1999]. Moreover, earlier attempts to validate microstructural marks relative to

Sr signals yielded contradictory results, where the Sr signal of marine entry appeared earlier than the microstructural check mark, which was attributed to the physiological changes in fish prior to leaving freshwater habitat [Zhang, Beamish, 2000; Freshwater et al., 2015].

For Pacific salmon, the transition between saltwater and freshwater habitats is considered a critical time [Beamish et al., 2004; Welch et al., 2013], and the subsequent early marine life-history phase is hypothesised to be a key determinant of recruitment success [Irvine, Akenhead, 2013; nparc.org/science-plan/]. Understanding juvenile salmon experience and survival during this life-history phase requires well-resolved, accurate information on the timing of entry, size at entry, migration, and early marine growth rates [Henderson, Cass, 1991; Koenings et al., 1993]. Although both otolith microstructure [Zhang, Beamish, 2000] and microchemistry [Walther, Limburg, 2012; Nelson, Powers, 2019] have been used for this purpose, questions as to time lags remain unresolved for the latter. Limited studies suggested that the Sr signal delay may be as little as 2–3 days in salmon or up to 10 days in eel [Miller, 2011; Yokouchi et al., 2011]. For salmon, previous studies reported contradictory results: e.g., Miller [2011] found a 2–3-day delay in the Sr signal appearance in Chinook juveniles (*Oncorhynchus tshawytscha*) relative to the true sea entry point, while Freshwater et al. [2015] found that the Sr signal appeared several days before the visual microstructure check mark and the true saltwater entrance point. This study aimed mainly to measure the Sr signal appearance under controlled experimental conditions and identify the relationship of the Sr signal with the true sea entry point in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) using highly (nearly daily) resolved data obtained by the Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry (LA-ICP-MS).

Materials and methods

Experimental setup. We obtained otoliths during a unique experiment conducted on juvenile sockeye salmon aged 1.0. Conditions of the experiment were designed to mimic the natural conditions that juvenile sockeye salmon experience in the first weeks of migration towards the open ocean. Juvenile sockeye salmon (from the Pitt River stock) were reared from fry to the smolt stage in tanks with fresh water at an ambient temperature of 9–11 °C and a natural light/dark cycle in the experimental facility operated by the Department of Fisheries and Oceans at the Pacific Biological Station, Nanaimo, BC, Canada. At age 1.0 (smoltification period), the fish were transferred into experimental tanks supplied with freshwater. After 2 days, the fish were transitioned to saltwater in two steps. On the first day, 50 % of freshwater was replaced with saltwater; on the second day (referred to as «Day 0» in this study), the water was replaced with 100 % saltwater (with a salinity of 28 psu). The fish were fed a ration of 1.5 % body weight (BW) day⁻¹ until Day 7. On Day 8, fish were transitioned to three different treatment rations, in triplicate, i.e., 3 tanks in each treatment: (1) 0.25 % BW day⁻¹ (food-deprived (FD) treatment), (2) 0.50 % BW day⁻¹, and (3) 1.50 % BW day⁻¹ (food-replete (CR) control treatment). After 14 days (Day 22), feeding levels were returned to 1.5 % BW day⁻¹ in all tanks for another 14-day period (to Day 36), by completion of which the experiment was terminated. Throughout the experiment, the fish were exposed to a natural seasonal photoperiod at a latitude 49° N and a constant ambient temperature (~10.5 °C). The saltwater was supplied from the Strait of Georgia after sand filtering and UV treatment. All the sampled fish were euthanized with a lethal dose of anaesthetic (MS222). The fork length and wet weight of the experimental fish were measured and sagittal otoliths extracted.

Otolith preparation. For this study, we used otoliths from the fish collected on Day 28 (Group A) and Day 35 (Group B) from the FD and CR groups. The sagittal otoliths from each fish were cleaned and washed in the Milli-Q water. The otoliths were then air-dried for at least 48 h, weighed, and photographed. Damaged or vaterite otoliths were discarded. Otolith width was measured at the widest point along the dorsal-ventral axis.

Each otolith was embedded in resin [Araldite 502, https://www.tedpella.com/chemical_html/chem2.htm#anchor18052], positioned sulcus side up, sectioned (transverse sections

with the inclusion of the core), and polished (with 30, 3, and 0.3 μm lapping film) from both sides until daily circuli were clearly visible. The polished otolith sections were mounted on microscopic slides, washed with Milli-Q water, and air-dried. Each otolith section was photographed at magnifications 25 \times , 110 \times , and 400 \times (Axio scope A1, Zeiss Universal; www.zeiss/microscopy) before and after laser ablation.

Microstructure examination. Previous studies on larval and juvenile stages of a variety of fish species have demonstrated a correlation between number of days and otolith increments at a ratio of 1 : 1 [Campana, Neilson, 1985; Freshwater et al., 2015]. Therefore, we assumed the daily formation of increments, which allowed us to identify the actual circulus that corresponded to the first day of the experiment (Day 1).

For each otolith, the number of daily increments (days) was counted back from the edge of the otolith to Day 1 of the experiment. A small number of otoliths ($n = 6$) were removed from analysis due to the low contrast of their daily circuli.

LA-ICPMS method. To determine the Sr-based sea entry mark, we used LA-ICP-MS. To increase the horizontal sampling resolution, a rectangular slit of $4 \times 50 \mu\text{m}$ was used for ablation of otoliths at a speed of $1 \mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ and repetition rate of 15Hz (see Tabl. 1 for additional parameters). This allowed for $4 \mu\text{m}$ resolution sampling, equivalent to 2–3 daily increments. Three isotopes were monitored in this study: ^{43}Ca , ^{44}Ca , and ^{86}Sr . Raw data obtained with the instrument were reduced using Iolite, a self-contained package for Igor Pro[®] (Wavemetrics Inc. of Lake Oswego, Oregon, USA) [Paton et al., 2011]. Trace element concentrations and ratios were determined by external calibration using the standard reference materials (SRM) of the National Institute of Science and Technology (NIST): synthetic silicate glass SRM NIST 612 and 610. Instrument drift was corrected for assuming $\text{Ca} = 40 \%$ as the internal standard for carbonates. The SRM NIST 610 and the USGS microanalytical carbonate standard MACS-3 were monitored for quality control purposes. Detection limits were below 5 ppm for Sr, and all sample concentrations were above detection limits (Tabl. 2).

Table 1
LA-ICP-MS settings, operating conditions and data acquisition parameters
for multi-element analysis of otolith samples

Table 1

Таблица 1
Настройки LA-ICPMS, условия работы и параметры сбора данных
для многоэлементного анализа проб отолитов

Laser ablation parameters	
Instrument model	Photon Machines Analyte G2
Wavelength, nm	193
Ablation gas	He
He flow rate, mL · min ⁻¹	800
Ablation mode	Scan line with rotating slit
Slit size, μm	4×50
Repetition rate, Hz	15
Scan rate, $\mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$	1
Fluence, J · cm ⁻²	6.9
ICP-MS parameters	
Instrument model	Thermo Scientific X-Series II
RF power, W	1350
Carrier gas	Ar
Ar flow rate, L · min ⁻¹	0.60
Isotopes monitored	^{43}Ca , ^{44}Ca , ^{86}Sr
Standards	SRM NIST 612 and 610, MACS-3
Internal standard element	Ca

Mean Sr concentrations and relative standard deviations for multiple laser paths on NIST 612 and MACS3 are given in Tabl. 2. Relative standard deviation in Sr concentrations

Table 2

Strontium concentrations, limits of detection (LOD), and relative standard deviations (RSD) for SRM NIST 610, MACS-3, and otoliths samples. Note that NIST610 was used as a reference (so no LOD was calculated for this standard)

Таблица 2

Концентрации стронция, пределы обнаружения (LOD) и относительное стандартное отклонение (RSD) для стандартов NIST 610, MACS-3 и образцов отолигов

Standards and otoliths	Sr concentration (ppm) (\pm SE)	LOD (ppm) (\pm SE)	RSD
NIST 610	508 (29)	–	6.4
MACS-3	6776 (418)	5.7 (0.7)	7.7
Otoliths	1080 (223)	3.9 (1.0)	20.0

was 7.7 % for MACS-3 and 6.4 % for NIST 610. Average Sr concentrations in MACS-3 standards during our experiment were only by 2 % lower than in standard documentation and, thus, no adjustment was applied.

The breakpoint (the point at which the Sr : Ca ratio changed substantially) was determined based on the change in the Sr : Ca signal. Segmented regression analysis (SRA) was performed using the R statistical software ‘*segmented*’ [Stocks et al., 2014; Freshwater et al., 2015; <https://www.R-project.org/>].

First, we assumed that the point in time when Sr rapidly changes concentration is the point of saltwater entry [Stocks et al., 2014], as fish experience a rapid change in environmental concentrations of Sr and the incorporation is mainly driven by ambient concentrations [Walther, Thorrold, 2006]. In our analysis, we used only the area of the signal that included the last sharp increase in the Sr ratio and the prior segment. Below is the step-by-step protocol for determination of the Sr signal position relative to the true point of saltwater entry in otoliths.

Step 1. Otoliths were photographed, and the laser was run on the selected areas. We used a rectangular slit of $4 \times 50 \mu\text{m}$ to increase the breakpoint estimation accuracy [Stocks et al., 2014]. Daily increment counts were performed alongside the ablated area (Fig. 1). The actual point of transition to saltwater was identified (Day 1) by counting either 28 or 35 increments (Group A and B respectively) from the edge of the otolith.

Step 2. After determining the distance from the start of the laser path to the breakpoint, the distance from the otolith edge to the breakpoint was measured and marked in the post-ablation photographs.

Step 3. Daily increment counts were performed within the marked area (Fig. 1). First, the actual point of transition to saltwater was identified by counting either 28 or 35 increments (Group A and B, respectively) from the otolith edge.

Step 4. The Sr identified breakpoint was located along the same marked transect using the distance in Step 2.

Step 5. Finally, the difference in the number of increments (days) between the actual transition day and the day of Sr signal appearance was estimated.

All counts and measurements were performed in duplicates. The final number of the otoliths used in this analysis was 17.

To evaluate the relationship between the fish length/weight and the Sr signal time lag due to non-normal distribution we used Spearman’s rank correlation analysis. We used unpaired Welch’s *t*-tests to test for differences in signal lags between the FD and CR treatment groups [<https://www.R-project.org/>].

A Bayesian approach using the Markov Chain Monte Carlo (MCMC) simulation [Bhattacharya et al., 2016] was used to estimate population parameters of Sr signal delay, using non-informative normal distributions as priors. To perform MCMC estimation, we utilised jags within R [v3.4.3, <https://www.R-project.org/>], with the package R2jags [<http://CRAN.R-project.org/package=R2jags>].

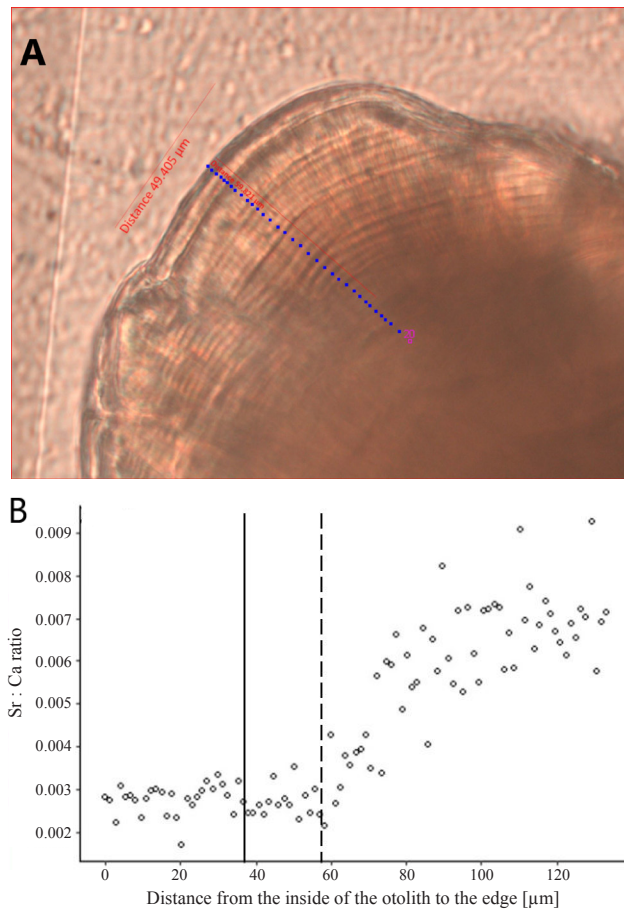


Fig. 1. Example of combination of microstructure and trace elements signals to determine the Sr signal breakpoint position: **A** — daily increments in the pre-ablation image (*blue dots*), with the position of ablation path and the distance from the edge of the otoliths to the estimated Sr signal breakpoint; **B** — breakpoint estimation outcome. Breakpoint indicated by the dashed line (X-axis is the distance from the laser start; Y-axis is the Sr : Ca ratio; vertical dashed line is the estimated breakpoint; vertical solid black line is the Day 1 increment position). For illustration, the fish with ID no. 252 (see Tabl. 3) had a 8-day delay, with a 20- μm difference between the Day 1 increment and the Sr : Ca ratio estimated breakpoint

Рис. 1. Пример комбинации сигналов микроструктуры и микроэлементов для определения положения точки излома сигнала Sr: **A** — ежедневные приращения на изображении до абляции (*синие точки*) с указанием положения пути абляции и расстояния от края отолитов до предполагаемой точки излома сигнала Sr; **B** — результат оценки точки останова. Точка останова указана пунктирной линией (расстояние по оси *x* от запуска лазера, отношение Sr : Ca по оси *y*, вертикальная пунктирная линия представляет собой расчетную точку останова, вертикальная сплошная черная линия представляет собой положение приращения в день 1). Например, у рыбы № 252 (табл. 3) задержка составила 8 дней, с разницей в 20 мкм между приростом в 1-й день и расчетной контрольной точкой отношения Sr : Ca

Discussion of results

The average fish body length and weight for Group A (Day 28) and B (Day 35) combined were 150 mm (with a range of 141–170 mm) and 37 g (24–57 g), respectively. The mean daily otolith growth increment width for Group A was 1.8 μm , with an average total otolith width of 45 μm from Day 1 to Day 28. For Group B, the mean daily otolith growth increment was 1.5 μm , with an average total otolith width of 62 μm from Day 1 to Day 35. Nine of the otoliths from our dataset were from fish of the food-deprived (FD) group (Tabl. 3). We did not

Table 3
Sr concentrations and lags in Sr signal and visual mark appearance relative to the actual first day in salt water estimated by counting daily increments

Таблица 3
Концентрации Sr, отставание в сигнале Sr и появление визуальной метки по сравнению с фактическим первым днем в соленой воде, оцененные путем подсчета суточных приращений

Fish ID	Time in salt water (weeks)	Treatment	Body weight (g)	Body length (mm)	Visual saltwater check mark delay (days)	Sr signal delay (days)	Sr (ppm) before salt water transition (min-max)	Sr (ppm) after salt water transition (min-max)
181	28 (A)	1.5	31.27	141	NA	2	768 (734–802)	1976 (1453–22780)
183	28 (A)	1.5	26.04	136	2	9	975 (895–1071)	3085 (3026–3203)
190	28 (A)	0.25	33.76	145	NA	0	810 (NA)	2403 (2060–2977)
192	28 (A)	0.25	32.15	143	NA	9	1678 (1543–1812)	2228 (1844–2609)
203	28 (A)	0.25	33.02	150	NA	5	745 (598–895)	865 (752–1052)
204	28 (A)	0.25	30.26	141	NA	11	1024 (815–1161)	1873 (1670–2212)
211	28 (A)	1.5	46.68	163	NA	5	1000 (905–1033)	2336 (2208–2450)
212	28 (A)	1.5	57.72	170	NA	9	1335 (1112–1614)	2449 (2081–2450)
218	35 (B)	1.5	40.52	153	NA	12	968 (853–1354)	2483 (2392–2897)
220	35 (B)	1.5	55.80	170	NA	22	1016 (907–1059)	2142 (1741–2348)
223	35 (B)	0.25	35.78	147	0	10	937 (849–1128)	2707 (2545–2941)
224	35 (B)	0.25	24.58	134	0	10	840 (643–1148)	2234 (1863–2791)
228	35 (B)	0.25	34.15	151	1	3	819 (700–858)	2561 (2191–3330)
236	35 (B)	0.25	41.82	155	NA	14	1690 (1478–1910)	3012 (2964–3315)
237	35 (B)	0.25	33.63	147	0	6	866 (819–1035)	2462 (2324–2659)
247	35 (B)	1.5	45.54	160	3	5	949 (861–1123)	2489 (2274–3231)
252	35 (B)	1.5	41.24	157	3	8	960 (769–1149)	2308 (2191–2429)

expect to see any difference in Sr lag between the FD and the food replete (CR) groups, as the change in water Sr concentrations occurred 7 days before the feeding experiment started. Although the FD fish demonstrated a slightly shorter Sr signal lag compared to the CR group (7.6 days (SD = 4.3) in FD vs. 9.0 days (SD = 6.1) in CR), it was not significantly different (t -test, $p = 0.58$) and justified pooling the data for further analysis.

In all 17 otoliths, the saltwater Sr signal appeared after the actual day (Day 1) of saltwater entry estimated by counting daily increments, with an average lag of 8.2 days (SD = 5.1) and 15 μm (Tabl. 3, Fig. 2), which was also confirmed by the MCMC simulation outcomes (Fig. 3) demonstrating that the pick of the population occurs at the 8-day delay. All saltwater Sr signals registered after the true day of saltwater transition (Fig. 3). This result is similar to that obtained by Miller [2011], who experimented with juvenile Chinook salmon of smaller fork length (average 55.8 mm). That experiment however demonstrated a shorter (2–4 days) delay in saltwater Sr signal appearance. In our experiment, the average initial size of juvenile sockeye was 2.5-fold larger (141 mm), and the signal delay was 2-fold longer. This suggests that the speed of the Sr signal appearance could negatively correlate with fish size as, was observed by Zimmerman [2005] for a group of salmonid species (juvenile Chinook salmon *O. tshawytscha*, coho salmon *O. kisutch*, sockeye salmon *O. nerka*, rainbow trout *O. mykiss*, and Arctic char *Salvelinus alpinus*). We, however, could not confirm this due to the narrow size range of the experimental fish.

Several previous studies identified the benefits of using a combination of microstructure analysis and chemical marks to evaluate habitat shifts. Freshwater et al. [2015] used experimental fish otoliths with the known day of marine entry to confirm that visual saltwa-

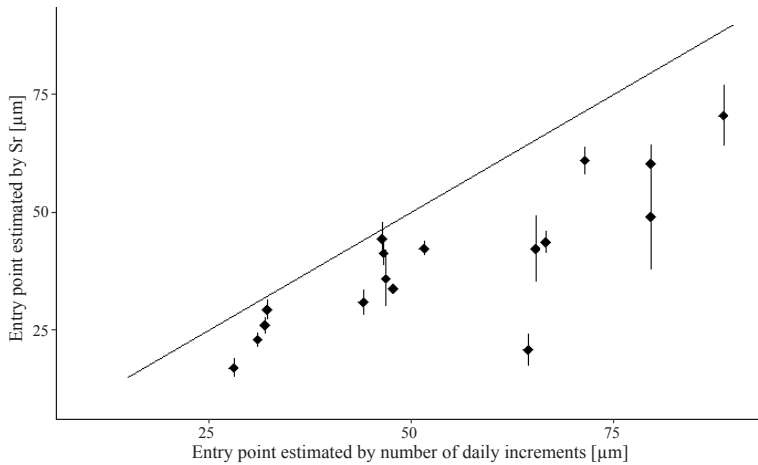


Fig. 2. Microstructural (daily increments) and chemical (Sr concentrations) estimates of salt water entry point. The distances on the X- and Y-axis are distances from the otolith edge (in μm) to Day 1 of the experiment (salt water entry). The chemical estimates have a 95 % confidence interval (C.I.) calculated using breakpoints in the regression of Sr concentrations across the otolith transect. The central line represents a 0 difference between two types of estimates. The points closest to the central line have a minimal difference between the chemical estimates and the microstructural estimates. All points are below this line, which indicates that chemical estimated points are in all cases further from the core and, thus, occurred later in the life history of fish.

Рис. 2. Микроструктурные (суточные приросты) и химические (концентрации Sr) оценки точки входа соленой воды. Расстояние по осям x и y — расстояние от края отолита (в $\mu\text{м}$) до 1-го дня эксперимента (вход соленой воды). Химические оценки имеют 95 % C.I., рассчитаны с использованием контрольных точек в регрессии концентраций Sr на разрезе отолитов. Центральная линия представляет нулевую разницу между двумя типами оценок. Ближайшие к центральной линии точки имеют минимальную разницу между химическими оценками и микроструктурными оценками. Все точки находятся ниже этой линии, что указывает на то, что химически оцененные точки во всех случаях находились дальше от сердцевины и, таким образом, возникали позже в жизненном цикле рыб

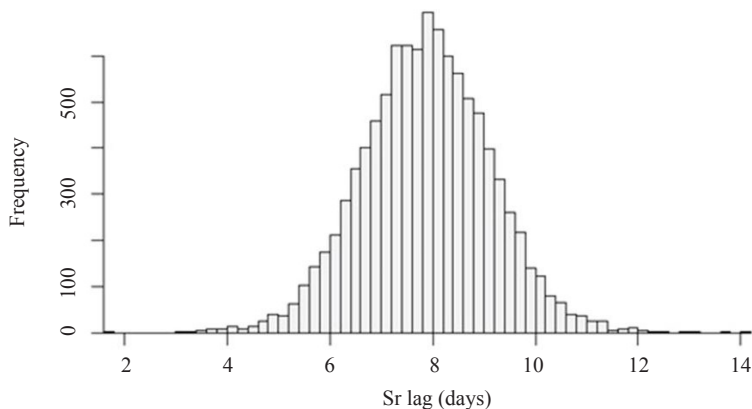


Fig. 3. *A posteriori* distribution of Sr lag (days)

Рис. 3. Апостериорное распределение задержки Sr

ter check marks appeared on the same day as the marine transition but did not validate the appearance of the Sr signal on the same set of otoliths. However, Freshwater et al. [2015] compared the appearance of the Sr signal shift and saltwater check mark in wild fish and found that the Sr signal occurred earlier, possibly due to some physiological processes. In our study, the visual sea entry mark was only visible in 7 out of 17 otoliths (presumably due to the artificial conditions of fish rearing). The presence of these marks in 7 otoliths allowed

us to compare the timing of appearance of the check mark and Sr breakpoint relative to the true day of entry estimated by the microstructural analysis. In 3 out of 7 otoliths, the check marks coincided in time with the saltwater entry day estimated by counting the number of increments, while in the remaining 4 otoliths, check marks appeared on days 1 to 3 after the increment estimated entry day (the true day). It is important that the visual saltwater check mark was not aligned with the Sr identified breakpoint, with the latter being delayed by 1 to 10 days relative to the visual saltwater check mark (Tabl. 3).

There may be methodological explanations for the discrepancy in the relative distance between the Sr estimated marine entry point in the otoliths and the actual transition point (estimated either by daily increments counts or visual saltwater check). First, the size of laser ablating spot influences the appearance of the signal due to horizontal mixing. For example, with a spot size of 15 μm , the Sr signal increase would appear by 15 μm earlier vs. the $4 \times 50 \mu\text{m}$ rectangular slit used in this study where the Sr signal appeared by 4 μm earlier than the actual point of Sr increase in otoliths.

Second, the section type used may also affect the timing of signal detection. The formation of circuli and the profile of sagittal sections (Fig. 4: top panel) indicate that during laser ablation vertical mixing of the signal from adjacent circulus may occur, i.e., where later formed circuli ablate together with the earlier circuli. This may cause the Sr signal shift to appear earlier than the visual marine transition mark. In the case of transverse sectioning used in our study, such mixing would be minimal (Fig. 4: bottom panel).

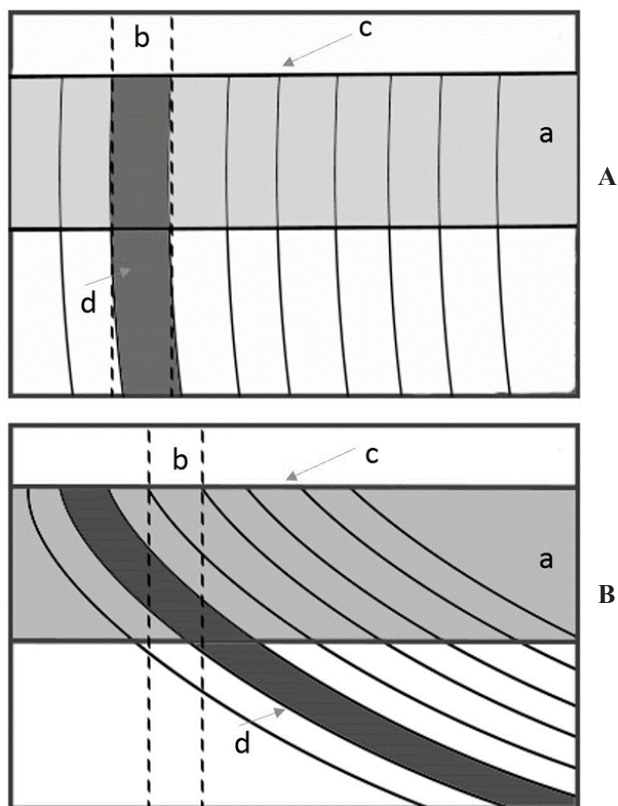


Fig. 4. Comparison of transverse and sagittal section profiles (the otolith core — edge direction is from right to left): **A** — transverse section profile; **B** — sagittal section profile; *a* — laser ablation depth; *b* — width of a daily increment; *c* — polished surface of the otolith; *d* — first increment with marine levels of Sr

Рис. 4. Сравнение профилей поперечного и сагиттального сечений (ядро отолида — ребро справа налево): **A** — изображение — профиль поперечного среза; **B** — профиль сагиттального сечения; *a* — глубина лазерной абляции; *b* — ширина суточного прироста; *c* — полированная поверхность отолида, *d* — первое приращение с морскими уровнями Sr

Conclusions

Our study provides high-resolution information (close to daily) on the behavior of Sr concentrations during the saltwater transition in otoliths of juvenile sockeye salmon (age 1.0). The Sr saltwater entry signal occurred, on average, by 8 days later than the actual day of fish transition to saltwater, with 95 % confidence interval between days 3 and 13. These values may be used to correct the marine entry timing estimations when using microchemistry. However, the time lag could be species-specific and size-dependent, which suggests the necessity of further experimental work to uncover the dynamics of the elemental signal in different size groups of sockeye salmon and other salmonid species. Transverse sectioning might be a preferable method for using a combination of microstructural and chemical markers due to the low to no mixing of signals from different layers of increments in this type of section.

Limitations

Due to the high sensitivity of the trace element analysis to contamination, it was impossible to use additional methods to obtain or validate daily growth patterns (staining and electron microscopy), which led to the elimination of a number of otoliths with low contrast circuli from the analysis. Furthermore, the analysis could be improved from the use of chemical marking of otoliths at the first day of the experiment as it would greatly increase the number of otoliths suitable for the analysis.

Acknowledgments

This research was funded by Four Year Doctoral Fellowship (UBC), NSERC Discovery grant and by the Aquaculture Collaborative Research and Development Program (ACRDP) in partnership with the BC Salmon Farmers Association. Julia C. Bradshaw set up and ran the feeding trial and aquarium services staff at PBS looked after the fish.

Ethics statement

All work with animals was performed in a strict accordance with the recommendations set out in the Canadian Council on Animal Care (CCAC) Guide to the Care and Use of Experimental Animals. The protocols were approved by the Pacific Region Animal Care Committee (Animal Use Protocol No.: 14-008). Fish were euthanized by a lethal dose of the MS222 anaesthetic.

References

- Bath, G.E., Thorrold, S.R., Jones, C.M., Campana, S.E., McLaren, J.W., and Lam, J.W.H.**, Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 2000, vol. 64, pp. 1705–1714. doi 10.1016/S0016-7037(99)00419-6
- Beamish, R.J., Mahnken, C., and Neville, C.M.**, Evidence That Reduced Early Marine Growth is Associated with Lower Marine Survival of Coho Salmon, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2004, vol. 133, pp. 26–33.
- Bhattacharya, R., Lin, L., and Patrangenaru, V.**, *A Course in Mathematical Statistics and Large Sample Theory*, New York: Springer, 2016.
- Campana, S.E.**, Chemistry and composition of fish otoliths: Pathways, mechanisms and applications, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1999, vol. 188, pp. 263–297. doi 10.3354/MRPS188263
- Campana, S.E., Chouinard, G.A., Hanson, J.M., Fréchet, A., and Bratney, J.**, Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks, *Fish. Res.*, 2000, vol. 46, Iss. 1–3, pp. 343–357. doi 10.1016/S0165-7836(00)00158-2
- Campana, S.E. and Neilson, J.D.**, Microstructure of Fish Otoliths, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1985, vol. 42, no. 5, pp. 1014–1032. doi 10.1139/f85-127
- Campana, S.E. and Thorrold, S.R.**, Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations?, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2001, vol. 58, no. 1, pp. 30–38. doi 10.1139/f00-177

Eldson, T.S., Wells, B.K., Campana, S.E., and Gillanders, B.M., Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: Hypotheses, assumptions, limitations and inferences, *Oceanogr. Mar. Biol.*, 2008, vol. 46, pp. 297–330.

Freshwater, C., Trudel, M., Beacham, T.D., Neville, C.E., Tucker, S., and Juanes, F., Validation of daily increments and a marine-entry check in the otoliths of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* post-smolts, *J. Fish Biol.*, 2015, vol. 87, pp. 169–178. doi 10.1111/jfb.12688

Henderson, M.A. and Cass, A.J., Effect of Smolt Size on Smolt-to-Adult Survival for Chilko Lake Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1991, vol. 48, no. 6, pp. 988–994. doi 10.1139/f91-115

Irvine, J.R. and Akenhead, S.A., Understanding Smolt Survival Trends in Sockeye Salmon, *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science*, 2013, vol. 5, Iss. 1, pp. 303–328. doi 10.1080/19425120.2013.831002

Kerr, L.A. and Campana, S.E., Chemical Composition of Fish Hard Parts as a Natural Marker of Fish Stocks, *Stock Identification Methods*, 2014, pp. 205–234. doi 10.1016/B978-0-12-397003-9.00011-4

Koenings, J.P., Geiger, H.J., and Hasbrouck, J.J., Smolt-to-Adult Survival Patterns of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*): Effects of Smolt Length and Geographic Latitude when Entering the Sea, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1993, vol. 50, pp. 600–611.

Miller, J.A., Effects of water temperature and barium concentration on otolith composition along a salinity gradient: Implications for migratory reconstructions, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2011, vol. 405, no. 1, pp. 42–52. doi 10.1016/j.jembe.2011.05.017

Nelson, T.R. and Powers, S.P., Validation of species specific otolith chemistry and salinity relationships, *Environ. Biol. Fish.*, 2019, vol. 102, no. 5, pp. 801–815. doi 10.1007/s10641-019-00872-9

Paton, C., Hellstrom, J., Bence P., Woodhead, J., and Hergt, J., Iolite: freeware for the visualisation and processing of mass spectrometric data, *J. Anal. At. Spectrom.*, 2011, vol. 26, Iss. 12, pp. 2508–2518.

Team, R.C., R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021, URL: <https://www.R-project.org/>.

Stocks, A.P., Pakhomov, E.A., and Hunt, B.P.V., A simple method to assess the marine environment residence duration of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) using laser ablation, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 71, no. 10, pp. 1437–1446. doi 10.1139/cjfas-2014-0073

De Villiers, S., Nelson, B.K., and Chivas, A.R., Biological Controls on Coral Sr/Ca and $\delta^{18}\text{O}$ Reconstructions of Sea Surface Temperatures, *Science*, 1995, vol. 269, no. 5228, pp. 1247–1249. doi 10.1126/science.269.5228.1247

Walther, B.D. and Limburg, K.E., The use of otolith chemistry to characterize diadromous migrations, *J. Fish Biol.*, 2012, vol. 81, no. 2, pp. 796–825. doi 10.1111/j.1095-8649.2012.03371.x

Walther, B.D. and Thorrold, S.R., Water, not food, contributes the majority of strontium and barium deposited in the otoliths of a marine fish, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2006, vol. 311, pp. 125–130. doi 10.3354/meps311125

Welch, D.W., Porter, A.D., Rechisky, E.L., Challenger, W.C., and Hinch, S.G., Critical periods in the marine life history of Pacific Salmon?, *NPAFC. Tech. Rep.*, 2013, no. 9, pp. 179–183.

Yokouchi, K., Fukuda, N., Shirai, K., Aoyama, J., Daverat, F., and Tsukamoto, K., Time lag of the response on the otolith strontium/calcium ratios of the Japanese eel, *Anguilla japonica* to changes in strontium/calcium ratios of ambient water, *Environ. Biol. Fish.*, 2011, vol. 92, pp. 469–478. doi 10.1007/s10641-011-9864-5

Zhang, Z. and Beamish, R.J., Use of otolith microstructure to study life history of juvenile chinook salmon in the Strait of Georgia in 1995 and 1996, *Fish. Res.*, 2000, vol. 46, pp. 239–250. doi 10.1016/S0165-7836(00)00149-1

*The article was submitted 7.02.2022; approved after reviewing 30.03.2022;
accepted for publication 20.05.2022*

Поступила в редакцию 7.02.2022 г.

После доработки 30.03.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

Научная статья

УДК 597.555.5(268.56)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-316-328

EDN: BVFDZK



НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ И ПРОМЫСЛА
МИНТАЯ *THERAGRA CHALCOGRAMMA*
ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО МОРЯ
В СВЯЗИ С ЕГО РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРОЙ

А.В. Буслов, Е.Е. Овсянников*

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

Аннотация. По материалам экспедиций ТИНРО 2018–2020 гг. в российских водах Чукотского моря впервые проанализированы данные о распределении уловов и размерно-возрастной структуре минтая. На основе определения возраста по отолитам показано, что уловы минтая состояли из двух модальных групп. Первую группу составляли сеголетки и годовики, вторую — старшевозрастные особи от 7 до 22 лет, среди которых 90 % численности приходилось на рыб в возрасте 8–15 лет. Рыбы в возрасте от 3 до 6 лет в уловах почти не встречались. Такая структура размерно-возрастного состава минтая свидетельствует, что этот запас мог сформироваться за счет миграции рыб из северной части Берингова моря. Сравнение размерно-возрастных характеристик минтая из этих двух районов показывает, что зашедший из Берингова моря минтай полностью или частично не возвращается обратно, а оставшиеся в Чукотском море рыбы в более суровых условиях начинают заметно отставать в росте. Анализ распределения «быстро-» и «медленнорастущих» особей на акватории съемки в Чукотском море показал разобщенность их скоплений. Если минтай с «берингоморским» типом роста встречался достаточно широко, включая мористую часть акватории исследований, то распределение резидентного минтая свидетельствует о предпочтении им прибрежных участков. Открывшийся в 2021 г. в Чукотском море промысел вида показал приуроченность его скоплений к прибрежным акваториям южной части моря, из чего можно заключить, что добыча базируется преимущественно на резидентном минтае.

Ключевые слова: минтай, Чукотское море, размерный состав, возрастной состав, длина–возраст, темп роста, распределение, промысел

Для цитирования: Буслов А.В., Овсянников Е.Е. Некоторые аспекты биологии и промысла минтая *Theragra chalcogramma* юго-западной части Чукотского моря в связи с его размерно-возрастной структурой // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 316–328. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-316-328. EDN: BVFDZK.

* Буслов Александр Вячеславович, кандидат биологических наук, заместитель руководителя филиала, aleksandr.buslov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-4800-5666; Овсянников Евгений Евгеньевич, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, evgeniy.ovsyannikov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-8739-9442.

Some aspects of biology and fishery of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the southwestern Chukchi Sea relative to the size and age structure

Alexandr V. Buslov*, Evgeny E. Ovsyannikov**

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

* Ph.D., deputy head, alexandr.buslov@tinro-center.ru

** Ph.D., head of laboratory, evgeniy.ovsyannikov@tinro-center.ru

Abstract. Catch distribution and size-age structure of walleye pollock in the Chukchi Sea are considered on the data obtained in surveys conducted by TINRO in 2018–2020. The age of pollock was determined by otoliths. Two age groups were presented in the catches: the first group of juveniles and 1-year old fish and the second group of 7–22-year old fish, mostly 8–15 years old (90 %). The fish of 3–6 year old were absent in the catches. This age structure suggests that the stock is formed by the fish migrated from the northern Bering Sea. However, the backward migration is doubtful; the pollock, once migrated to the Chukchi Sea, remain in this new habitat, as could be seen from the age-length dependence for a part of the stock distinguished by lower growth rate because of dwelling in severe conditions of this area. Aggregations of the fast-growing (just migrated from the Bering Sea) and slow-growing (local residents) pollock had different distribution patterns in the surveyed area in the southwestern Chukchi Sea. The fast-growing allochthonous pollock distributed widely, including the seaward waters, whereas the resident pollock preferred the coastal waters. The walleye pollock fishery has started in the southern coastal area of the Chukchi Sea in 2021, so the resident stock is exploited mainly.

Keywords: walleye pollock, Chukchi Sea, size composition, age composition, age-length, linear growth, fish distribution, fishery

For citation: Buslov A.V., Ovsyannikov E.E. Some aspects of biology and fishery of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the southwestern Chukchi Sea relative to the size and age structure, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 316–328. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-316-328. EDN: BVFDZK.

Введение

Многолетние исследования ихтиоцены Чукотского моря, пусть не всегда регулярные, свидетельствовали о низкой численности минтая в этом районе Арктики. Минтай в тралениях, как правило, был представлен штучно и преимущественно у Берингова пролива [Андрияшев, 1954; Шунтов и др., 1993]. Такая картина подтверждалась результатами исследований, выполнявшимися до 2010 г., однако в 2018 и 2019 гг. в Чукотском море было отмечено значительное увеличение численности минтая [Орлов и др., 2019]. Считается, что этот факт мог быть следствием массовой миграции крупного минтая, сместившегося в северную часть Берингова моря на фоне его значительного потепления и исчезновения Лаврентьевского холодного пятна [Eisner et al., 2020; Baker, 2021].

По результатам донной траловой съемки 2019 г. биомасса минтая в российской части Чукотского моря была оценена в 890 тыс. т, что позволило рекомендовать открытие промысла в этом районе с 2021 г. Вместе с тем известно, что для рациональной эксплуатации ресурсов минтая важны четкие представления о размерно-возрастной структуре запаса и закономерностях роста рыб [Буслов, 2005а]. Для минтая Чукотского моря эти аспекты биологии практически не изучены. Цель данной работы заключалась в исследовании размерно-возрастных характеристик и выявлении особенностей роста минтая в Чукотском море с учетом перспектив его промысла.

Материалы и методы

Материалы по размерному составу уловов были собраны в ходе донных траловых съемок, выполненных в августе-сентябре в юго-западной части Чукотского моря в 2018–2020 гг. (рис. 1, табл. 1). Обобщенные размерные ряды по годам рассчитывали

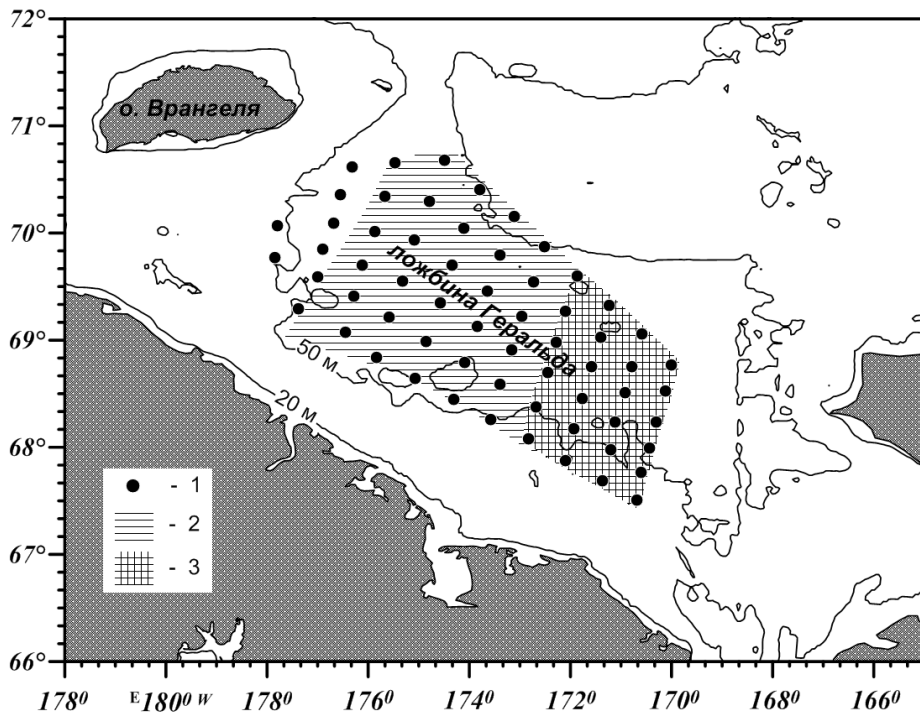


Рис. 1. Район исследований в Чукотском море: 1 — 2018 г.; 2 — 2019 г.; 3 — 2020 г.
 Fig. 1. Scheme of surveyed area in the Chukchi Sea: 1 — 2018; 2 — 2019; 3 — 2020

Таблица 1

Количество собранного и обработанного материала

Table 1

Description of collected and processed materials

Год	Судно	Кол-во тралений съемки	Массовые промеры, экз.	Определение возраста, экз.
2018	«ТИНРО»	24	1118	—
2019	«Профессор Леванидов»	54	4454	—
2020	«ТИНРО»	62	5985	916

взвешенно к вылову минтая на каждой станции. Возрастной состав пересчитывали через размерно-возрастной ключ, полученный по материалам 2020 г. Возраст определяли методом подсчета годовых колец по прокаленным поперечным сломам отолитов. Валидность этого способа подтверждена для минтая рядом исследований, а критерии интерпретации годовых колец подробно описаны [Kimura et al., 2006; Буслов, 2009а; Буслов, Овсянников, 2019]. При сравнении размерно-возрастных характеристик минтая Чукотского моря и северо-западной части Берингова моря для последнего использовали опубликованные ранее материалы, а также накопленные авторами многолетние данные о длине и возрасте рыб [Буслов, 2005а]. Сравнение размерных составов по возрастным группам проводили для 7–14-годовиков, как наиболее массово представленных в выборке из Чукотского моря.

Для построения теоретической кривой роста минтая Чукотского моря использовали уравнение Берталанфи [Яржомбек, 2011]. Коэффициенты уравнения рассчитывали посредством минимизации суммы квадратов отклонения теоретических значений от эмпирических [Зайцев, 1984]. Статистическую обработку данных выполняли общепринятыми методами [Лакин, 1990].

Районы добычи минтая в Чукотском море в 2021 г. определяли по данным суточных судовых донесений, подаваемых в отраслевую систему мониторинга «Рыболовство».

Результаты и их обсуждение

Результаты определения возраста минтая Чукотского моря показали наличие в выборке рыб в возрасте от 1 до 22 лет (табл. 2). При этом традиционно многочисленными в дальневосточных морях особи 3–6-годовалого возраста либо отсутствовали, либо были представлены единично. Этот факт вполне объясним, если рассмотреть размерно-возрастную структуру минтая в уловах (рис. 2). Как видно, в течение трех лет она была тождественна. В тралениях преобладала молодь длиной 5–16 см, представленная сеголетками и годовиками, а также крупные особи от 44 до 79 см, среди которых около 90 % приходилось на рыб в возрасте 8–15 лет. На обследованной акватории минтай встречался на изобатах 43–68 м. Интересно заметить, что в прилегающем к Чукотскому морю Анадырском заливе состав минтая в пределах верхнего шельфа на глубинах 11–70 м имеет сходные размерно-возрастные характеристики [Датский, Андронов, 2007].

Таблица 2

Статистическая характеристика данных по возрасту минтая юго-западной части Чукотского моря

Table 2

Statistical characteristics of the data on age of walleye pollock in the southwestern Chukchi Sea

Показатель	Возрастные классы, годы									
	1	2	3	6	7	8	9	10	11	12
M	10,8	17,5	21,4	47,4	48,7	51,5	54,5	56,0	58,1	59,3
n	63	16	1	4	31	56	54	90	97	153
min	9,8	14,5	–	43,8	46,3	45,7	48,5	47,8	48,4	46,8
max	15,9	20,0	–	52,9	53,1	59,0	62,1	68,2	69,9	74,6
S	1,38	1,70	–	3,87	1,85	3,11	3,21	4,02	4,67	5,31
SE	0,17	0,43	–	1,94	0,33	0,42	0,44	0,42	0,47	0,43
	Возрастные классы, годы									
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
M	60,1	60,7	61,5	61,9	62,5	62,6	59,8	62,6	63,4	65,3
n	125	88	59	30	18	14	7	4	4	2
min	47,5	47,2	47,3	52,1	52,0	54,2	55,3	60,9	59,5	62,1
max	76,1	74,2	78,9	74,2	74,3	78,0	69,5	66,8	68,5	68,5
S	5,53	5,97	6,58	6,28	6,65	6,99	4,78	2,81	3,84	4,53
SE	0,49	0,64	0,86	1,15	1,57	1,87	1,81	1,41	1,92	3,20

Примечание. M — средняя длина, см; n — количество рыб, экз.; min и max — минимальная и максимальная длина, см; S — стандартное отклонение; SE — стандартная ошибка.

По данным 2020 г. видно, что молодь распределялась достаточно дискретно и отмечалась в тралениях преимущественно в южной части акватории съемки (рис. 3). Характер распределения 7–9- и 10–14-годовиков был достаточно схож. Минтай этих возрастных групп встречался повсеместно в направлении от юга к северо-западной периферии района исследований. Рыбы более старших возрастов распределялись достаточно широко, и в целом можно отметить их тяготение к мористой части обследованной акватории.

Возрастная структура минтая, выявленная в Чукотском море, может свидетельствовать об отсутствии его эффективного воспроизводства. Даже если предположить, что сеголетки и годовики могут происходить от «местного» нереста, то дефицит следующих возрастных групп в уловах указывает на их полную элиминацию. Таким образом, есть основания считать, что минтай имеет берингоморское происхождение, а его высокая численность, действительно, следствие возросшей миграционной активности через Берингов пролив. Кроме того, известно, что в 7–8-годовалом возрасте минтай начинает переходить к придонному образу жизни, обитая преимущественно в верхней части шельфа [Буслов, 2005б; Балыкин, Буслов, 2010], поэтому представляется вполне

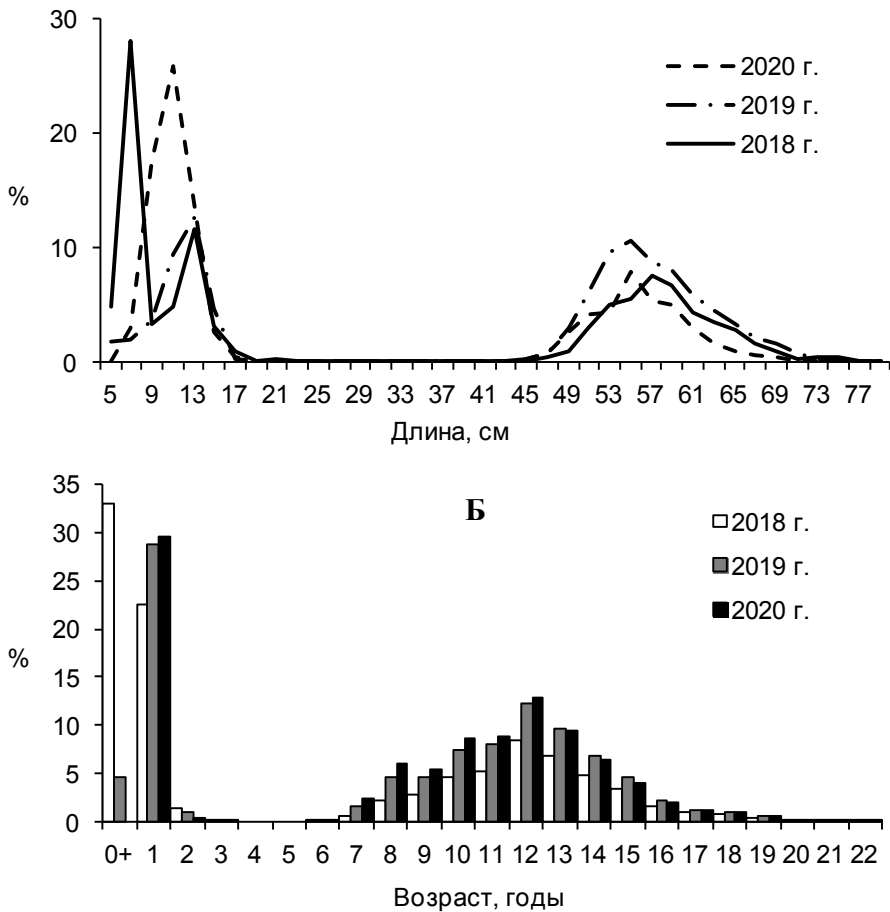


Рис. 2. Размерный (А) и возрастной (Б) состав минтая, учтенного в юго-западной части Чукотского моря в летне-осенний период 2018–2020 гг.

Fig. 2. Size (А) and age (Б) composition of walleye pollock counted in the southwestern Chukchi Sea in summer-fall of 2018–2020

логичным, что при благоприятных условиях такие рыбы мигрируют в мелководную часть Чукотского моря на нагул. Однако в этом случае важно понимать устойчивость ресурсов минтая — формируются ли они сезонно на период нагула до обратной миграции в Берингово море либо имеют квазистационарный характер и накапливаются. Особенно актуален данный вопрос для старшевозрастной части, составляющей промысловый запас, поскольку закономерности миграционного цикла рыб будут влиять на стратегию промысла.

Известно, что особенности роста минтая из разных районов могут использоваться в качестве идентификационного признака в смешанных скоплениях [Буслов, 2009б]. В связи с этим интересно сравнить размерно-возрастные характеристики минтая из юго-западной части Чукотского и северо-западной части Берингова морей (рис. 4). Как видно на рис. 4, кривая роста первого располагается ниже и описывается уравнением $L_t = 69,2 (1 - e^{-0,165(t-0,082)})$, где L_t — длина рыбы (см) в возрасте t .

В целом можно констатировать, что минтай в Чукотском море более тугорослый. Для молоди это выглядит вполне логично и может объясняться менее благоприятными термическими и трофическими условиями обитания рыб [Буслов, 2005а]. Однако в отношении крупноразмерного минтая следует обратить внимание на некоторые нюансы. Судя по эмпирическим данным, средняя длина 6–9-годовиков в обоих районах оказалась близка, а достоверные различия в размерах проявились у рыб 10 лет и старше (табл. 3).

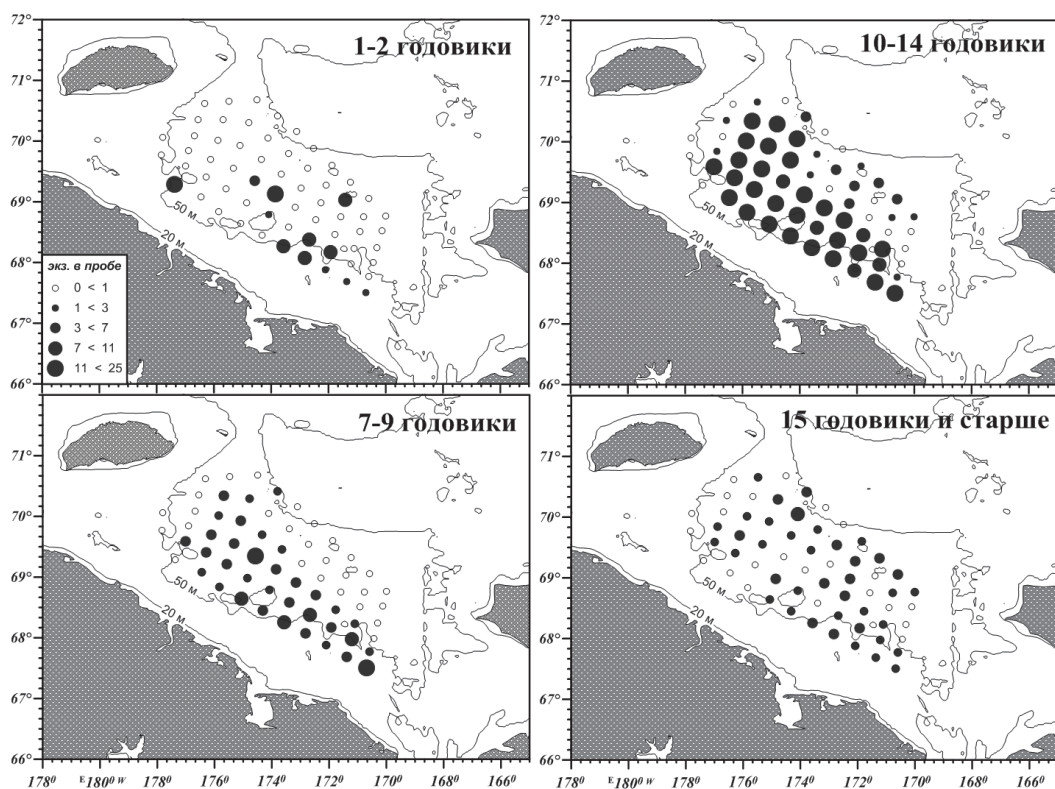


Рис. 3. Встречаемость минтая разных возрастных групп на акватории исследований в 2020 г.

Fig. 3. Distribution of walleye pollock age groups in the area surveyed in 2020

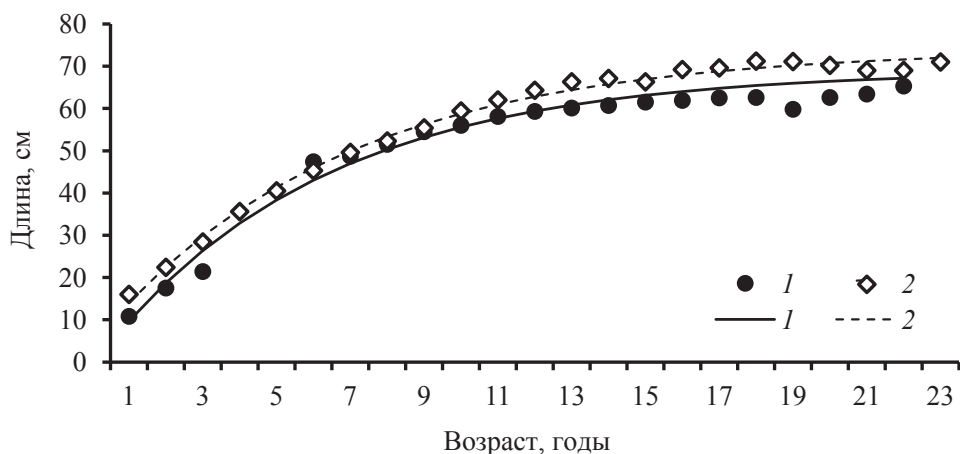


Рис. 4. Зависимость «возраст–длина» минтая юго-западной части Чукотского (1) и северо-западной части Берингова морей (2) [Буслов, 2005а]: точки — эмпирические данные; линии — теоретические кривые роста по уравнению Бергаланфи

Fig. 4. Age-length dependence for walleye pollock in the southwestern Chukchi Sea (1) and northwestern Bering Sea (2) [Buslov, 2005]; points — empirical data; lines — theoretical growth curves according to Bertalanffy equation

Из этого можно предположить, что зашедший из Берингова моря минтай полностью или частично не возвращается обратно, а оставшиеся в Чукотском море рыбы в более суровых условиях этого водоема начинают заметно отставать в росте.

Таблица 3

Сравнение средней длины по возрастам минтая юго-западной части Чукотского и северо-западной части Берингова морей по t-критерию Стьюдента

Table 3

Comparison by Student t-test between the average length by age for walleye pollock in the southwestern Chukchi Sea and northwestern Bering Sea

Водоем		Возрастные классы, годы									
		1	2	6	7	8	9	10	11	12	
Чукотское море	M	10,8	17,5	47,4	48,7	51,5	54,5	56,0	58,1	59,3	
	n	63	16	4	31	56	54	90	97	153	
Берингово море	M	16,0	22,4	45,3	49,6	52,3	55,4	59,4	62,0	64,3	
	n	294	448	237	206	200	151	108	99	61	
	t _c	18,46	10,12	1,07	1,59	1,24	1,13	4,41	4,26	4,55	
		Возрастные классы, годы									
		13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Чукотское море	M	60,1	60,7	61,5	61,9	62,5	62,6	59,8	62,6	63,4	
	n	125	88	59	30	18	14	7	4	4	
Берингово море	M	66,3	67,1	66,3	69,2	69,6	71,2	71,1	71,2	69,0	
	n	50	66	54	47	27	13	19	12	1	
	t _c	4,82	5,18	3,31	5,00	3,15	2,64	4,31	2,57	–	

Примечание. M — средняя длина, см; n — количество рыб, экз.; t_c — эмпирические значения критерия Стьюдента, выделены статистически значимые различия при P < 0,05.

С целью проверки данной гипотезы сопоставили размерные составы 7–14-годовиков из выборки Чукотского моря и одновозрастных рыб из Берингова (рис. 5). Как видно, у минтая Чукотского моря происходит значительное изменение конфигурации размерного состава. Если у 7–9-годовиков он имеет вид одновершинной кривой, то с 10-годовалого возраста начинают проявляться две модальные группы, образованные «медленно-» и «быстрорастущими» рыбами. Исходя из темпов роста, можно предположить, что последние представлены минтаем, зашедшим из Берингова моря непосредственно в год проведения исследований, в то время как группа «медленнорастущих» рыб образована особями, зашедшими за предыдущие годы. Следовательно, по модальным размерам в возрастных классах 10–14 лет можно выделить рыб с преобладающим «берингоморским» и «чукотоморским» типами роста (рис. 6). Тогда можно допустить, что особи, длина которых располагается выше первой кривой и ниже второй на рис. 6, могут быть уверенно интерпретированы соответственно как берингоморские мигранты текущего года и резиденты (обитающие более года) Чукотского моря. Это, в свою очередь, позволяет рассмотреть особенности их пространственного распределения в 2020 г. на акватории съемки (рис. 7).

На приведенных схемах можно выделить некоторые различия в локализации минтая с разными типами роста. Рыбы с «берингоморским» чаще отмечались в мористой и юго-восточной частях акватории исследований. Очевидно, что по их распределению можно в общих чертах судить о генеральном направлении ежегодных миграций минтая через Берингов пролив. Представляется, что рыбы движутся широким фронтом, предпочитая более удаленные от берега участки. Особи с «чукотоморским» типом роста распространяются достаточно компактной полосой от южной до северо-западной части района исследований. Такое распределение может свидетельствовать о предпочтении резидентным минтаем прибрежных мелководий. С учетом того, что доля последнего, судя по размерно-возрастным характеристикам, оценивается нами величиной около 70 %, можно предположить, что большая часть запаса, а следовательно и перспективные для промысла участки, должны быть приурочены к южному побережью Чукотского моря. Данная гипотеза подтверждается результатами промысла в 2021 г., в ходе которого тремя судами было добыто 4,1 тыс. т минтая (рис. 8). Как видно, при поиске скоплений

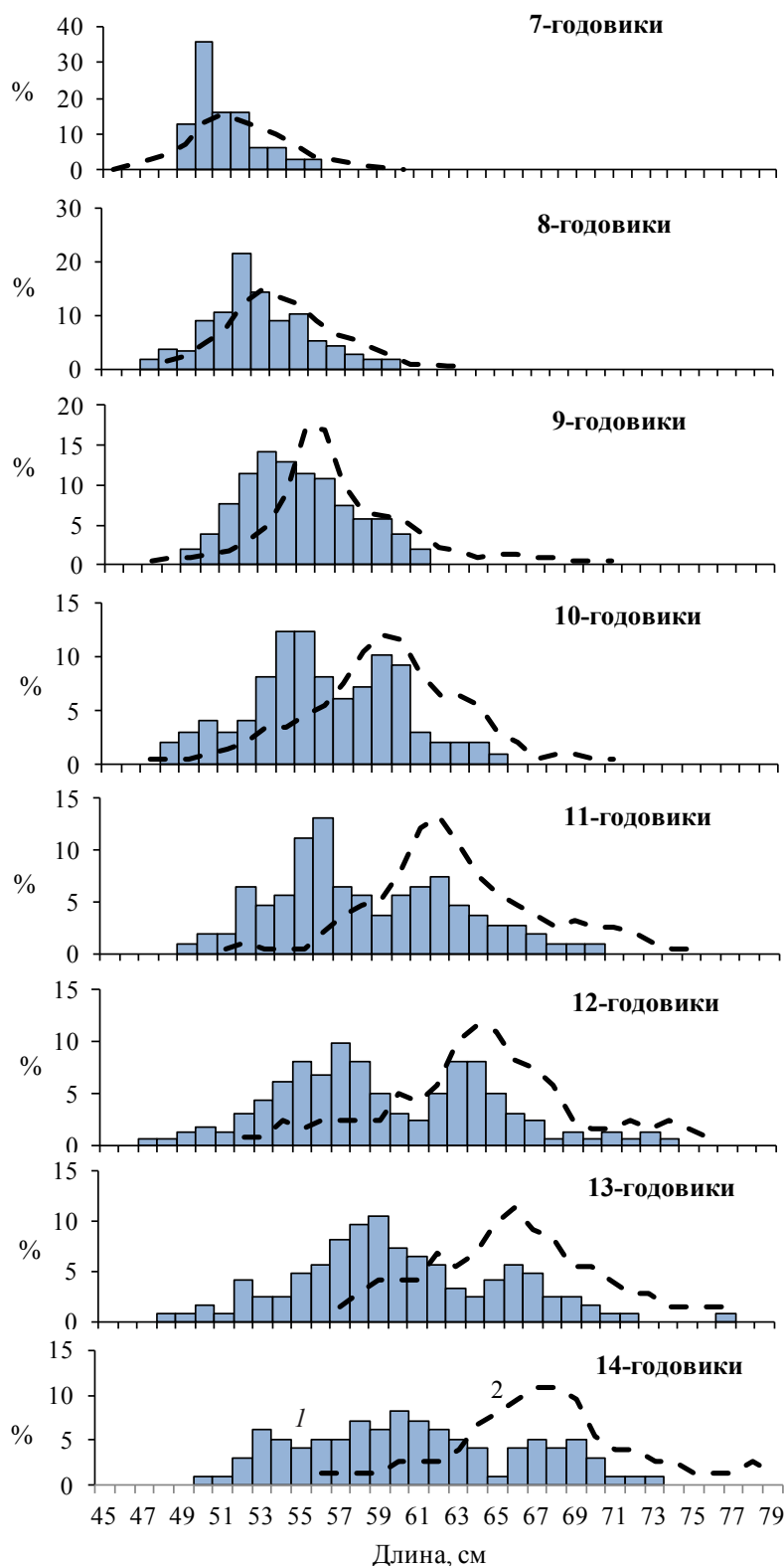


Рис. 5. Размерный состав возрастных групп минтая юго-западной части Чукотского (1) и северо-западной части Берингова (2) морей

Fig. 5. Size composition of walleye pollock age groups in the southwestern Chukchi Sea (1) and northwestern Bering Sea (2)

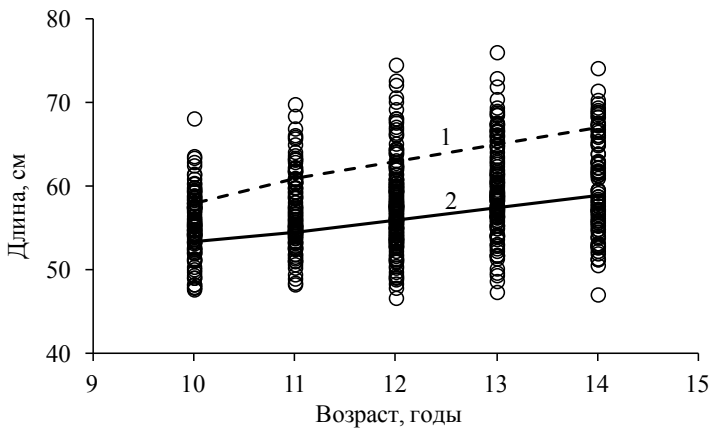


Рис. 6. Изменение модальной длины минтая с «берингоморским» (1) и «чукотоморским» (2) типами роста в массивах возрастных выборок 10–14-годовиков из российской части Чукотского моря

Fig. 6. Dynamics of modal length in samples of 10–14 years old fish for fast-growing (migrants from the Bering Sea — 1) and slow-growing (residents of the Chukchi Sea — 2) walleye pollock caught in the southwestern Chukchi Sea

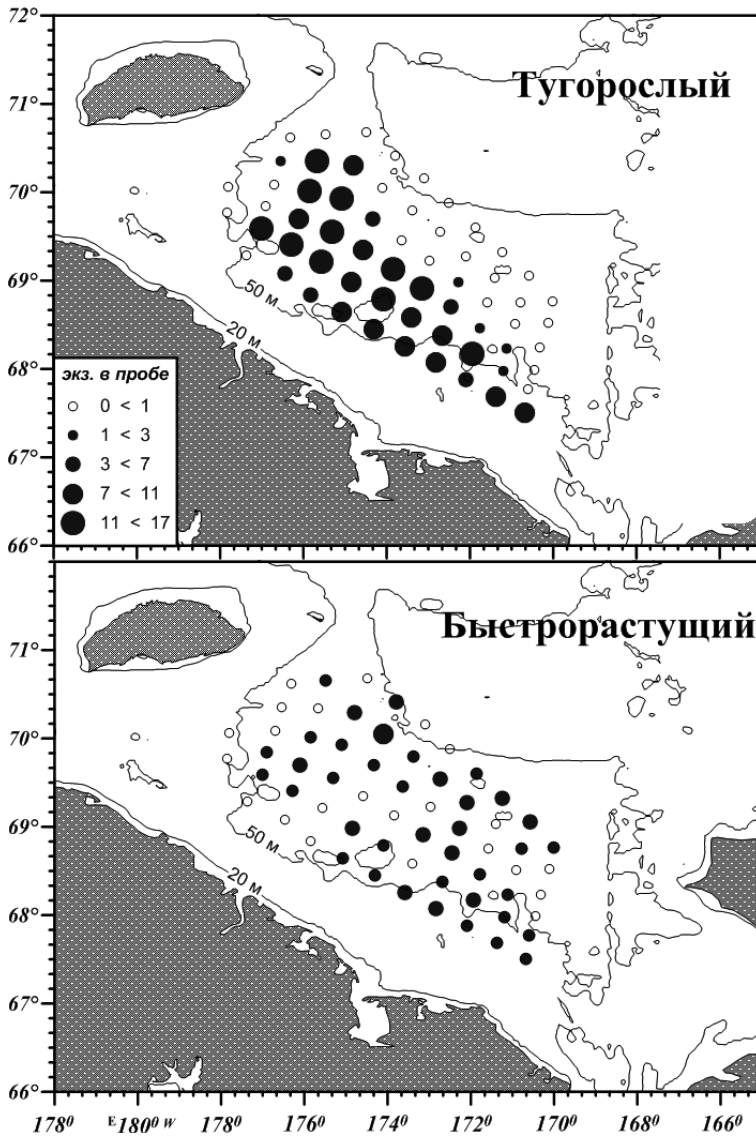


Рис. 7. Распределение тугорослых и быстрорастущих особей минтая 10–14-годовалого возраста на акватории исследований в 2020 г.

Fig. 7. Distribution of slow-growing and fast-growing walleye pollock of 10–14 years old within the area surveyed in 2020

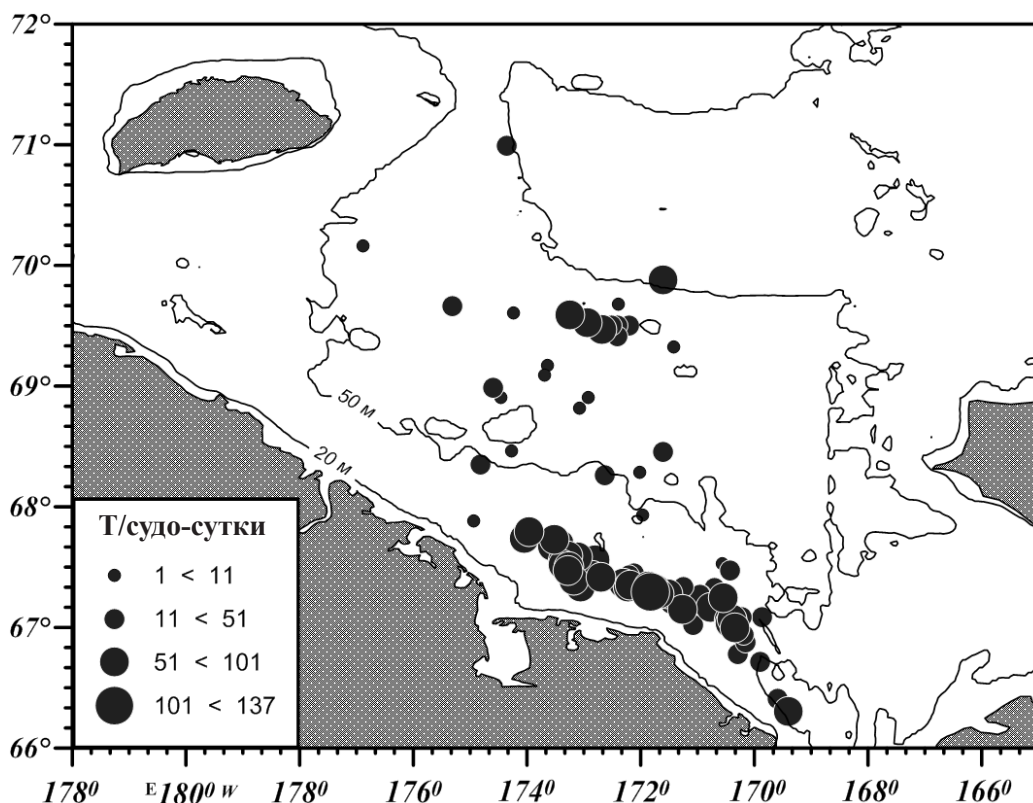


Рис. 8. Распределение промысловых траловых уловов (т/судо-сутки) минтая в Чукотском море в августе-сентябре 2021 г. по данным суточных судовых донесений

Fig. 8. Distribution of walleye pollock commercial catches in the Chukchi Sea in August-September 2021, according to daily ship reports

промысловыми судами была обследована обширная акватория. Однако основной лов был приурочен к районам сосредоточения тугорослого минтая, но ближе к берегу (в пределах изобат 40–45 м), где, по всей видимости, его концентрации еще выше.

Исходя из вышесказанного можно с достаточной долей уверенности предположить, что в современный период в юго-западной части Чукотского моря сформировался квазистационарный запас минтая, состоящий из старшевозрастных рыб берингово-морского происхождения. Примерно 2/3 численности этих рыб, судя по темпу роста, составляют «оседлые» особи, не мигрирующие обратно в берингово-морские воды. При этом в течение нагульного периода происходит подпитка запаса рыбами из Берингова моря. На данном этапе исследований сложно определить, какая часть «рекрутов» возвращается в Берингово море, а какая остается и покрывает ли иммиграция общую убыль минтая в Чукотском море. Однако даже если массовые заходы минтая на чукотский шельф через Берингов пролив прекратятся, то существующий запас не исчезнет в течение одного года. В этом случае его промысел в районе исследований будет возможен на протяжении еще нескольких лет с уменьшающейся эффективностью по мере естественной и промысловой убыли запаса.

В связи с выявленными особенностями биологии минтая регулярный мониторинг возрастного состава вида в Чукотском море представляется весьма актуальной задачей, поскольку позволит дать оценку интенсивности пополнения «чукотского» запаса мигрантами из Берингова моря. Это, в свою очередь, даст возможность оперативно оценивать перспективы эксплуатации образовавшегося в Чукотском море ресурса данного вида тресковых рыб.

Заключение

В ходе донных траловых исследований 2018–2020 гг. в юго-западной части Чукотского моря были обнаружены значительные ресурсы минтая. По результатам определения возраста данного вида выявлено, что его уловы состоят из двух групп — молоди, представленной сеголетками и годовиками, а также старшевозрастных рыб, 90 % численности которых складывается 8–15-годовиками. Такой возрастной состав минтая в пределах чукотского шельфа свидетельствует о том, что его запас здесь формируется за счет миграций рыб из Берингова моря. Сравнение размерно-возрастных характеристик особей из двух районов дает основания считать, что зашедший из Берингова моря минтай полностью или частично не возвращается обратно, а оставшиеся на зимовку в Чукотском море рыбы в более суровых условиях начинают заметно отставать в росте. Достоверные различия по средней длине наблюдаются с 10-годовалого возраста, когда в размерном составе возрастных классов начинают проявляться две модальные группы, образованные «медленно-» и «быстрорастущими» рыбами. Из анализа темпов роста следует, что последние представлены минтаем, зашедшим из Берингова моря и учтенным в районе исследований в этот же год, в то время как группа «медленнорастущих» рыб образована особями, зашедшими в предыдущие годы. В структуре запаса последние по численности составляют около 70 %. При анализе распределения «быстро-» и «медленнорастущих» особей на акватории съемки обнаружена их некоторая пространственная разобщенность. Если рыбы с берингоморским типом роста встречались в пределах чукотского шельфа достаточно широко, включая мористую часть акватории исследований, то распределение резидентного минтая свидетельствовало о предпочтении им прибрежных участков. Открывшийся в 2021 г. в российской части Чукотского моря промысел минтая показал приуроченность его скоплений к прибрежным акваториям юго-западной части моря, из чего можно предположить, что его основная добыча базируется преимущественно на резидентном минтае.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают глубокую признательность всем участникам экспедиций в Чукотское море, принимавшим участие в сборе материалов, использованных в статье.

The authors express their deep gratitude to all participants of the expeditions to the Chukchi Sea who took part in collection of the materials used in the article.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsorship.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable international, national and/or institutional principles for the care and use of animals have been observed.

The authors state that they have no conflict of interest.

Список литературы

Андряшев А.П. Рыбы северных морей СССР : моногр. — М. ; Л. : АН СССР, 1954. — 566 с.

Балькин П.А., Буслов А.В. Размерно-возрастной состав минтая и оценки его смертности в связи с орудиями лова (на примере западной части Берингова моря) // Вопр. рыб-ва. — 2010. — Т. 11, № 1(41). — С. 191–198.

Буслов А.В. Определение возраста тресковых (Gadidae) дальневосточных морей: теоретические положения и методические подходы (обзор) // Исслед. водн. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2009а. — Вып. 14. — С. 32–46.

Буслов А.В. О нересте минтая (*Theragra chalcogramma*) у юго-западного побережья Камчатки // Изв. ТИНРО. — 2009б. — Т. 158. — С. 128–141.

Буслов А.В. Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2005а. — 224 с.

Буслов А.В. Снюрредовный промысел восточнокамчатского минтая // Изв. ТИНРО. — 2005б. — Т. 143. — С. 3–20.

Буслов А.В., Овсянников Е.Е. Валидность оценок возраста минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) восточной части Охотского моря по отолитам // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 5. — С. 349–355. DOI: 10.1134/S0134347519050024.

Датский А.В., Андронов П.Ю. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2007. — 261 с.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике : моногр. — М. : Наука, 1984. — 424 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Орлов А.М., Бензик А.Н., Ведищева Е.В. и др. Рыбохозяйственные исследования в Чукотском море на НИС «Профессор Леванидов» в августе 2019 г.: некоторые предварительные результаты // Тр. ВНИРО. — 2019. — Т. 178. — С. 206–220. DOI: 10.36038/2307-3497-2019-178-206-220.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток : ТИНРО, 1993. — 426 с.

Яржомбек А.А. Закономерности роста промысловых рыб : моногр. — М. : ВНИРО, 2011. — 182 с.

Baker M.R. Contrast of warm and cold phases in the Bering Sea to understand spatial distributions of Arctic and sub-Arctic gadids // Polar Biol. — 2021. — Vol. 44, Iss. 6. — P. 1083–1105. DOI: 10.1007/s00300-021-02856-x.

Eisner L.B., Zuenko Yu.I., Basyuk E.O. et al. Environmental impacts on walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) distribution across the Bering Sea shelf // Deep-Sea Res. II. — 2020. — Vol. 181–182. 104881. DOI: 10.1016/j.dsr2.2020.104881.

Kimura D.K., Kastle C.R., Goetz B.J. et al. Corroborating the age of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) // Marine and Freshwater Research. — 2006. — Vol. 57, № 3. — P. 323–332. DOI: 10.1071/MF05132.

References

Andriyashev, A.P., *Ryby severnykh morei SSSR* (Fishes of the Northern Seas of the USSR), Moscow: Akad. Nauk SSSR, 1954.

Balykin, P.A. and Buslov, A.V., Size-age composition of walleye pollock and mortality assessment dependently the gears of fishing (the western Bering Sea instance), *Vopr. Rybolov.*, 2010, vol. 11, no. 1(41), pp. 191–198.

Buslov, A.V., Age estimation of Gadidae species in the far eastern seas: theoretical basis and methodical approaches (a review), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2009, vol. 14, pp. 32–46.

Buslov, A.V., About walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) spawning nearby the Southwest Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2009, vol. 158, pp. 128–141.

Buslov, A.V., *Rost mintaya i razmerno-vozzrastnaya struktura yego populyatsiy* (Pollock growth and size-age structure of its populations), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2005.

Buslov, A.V., Danish seine fishing of the East Kamchatka walleye pollock, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2005, vol. 143, pp. 3–20.

Buslov, A.V. and Ovsyannikov, E.E., The validity of otolith-based age estimates for the walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) from the eastern Sea of Okhotsk, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 5, pp. 370–376. doi 10.1134/S106307401905002X

Datsky, A.V. and Andronov, P.Yu., *Ikhtiotsen verkhnego shel'fa severo-zapadnoi chasti Beringova morya* (The Ichthyocen on the Upper Shelf of the Northwestern Bering Sea), Magadan: Sev.-Vost. Nauchn. Tsentr, Dal'nevost. Otd., Ross. Akad. Nauk, 2007.

Zaitsev, G.N., *Matematicheskaya statistika v eksperimental'noy botanike* (Mathematical statistics in experimental botany), Moscow: Nauka, 1984.

Lakin, G.F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya Shkola, 1990, 4th ed.

Orlov, A.M., Benzik, A.N., Vedishcheva, E.V., Gafitsky, S.V., Gorbatenko, K.M., Goryanina, S.V., Zubarevich, V.L., Kodryan, K.V., Nosov, M.A., Orlova, S.Yu., Pedchenko, A.P., Rybakov, M.O., Sokolov, A.M., Somov, A.A., Subbotin, S.N., Tapygin, M.Yu., Firsov, Yu.L., Khleborodov, A.S., and Chikilev, V.G., Fisheries research in the Chukchi Sea at the RV «Professor Levanidov» in August 2019: some preliminary results, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 178, pp. 206–220. doi 10.36038/2307-3497-2019-178-206-220

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., Temnykh, O.S., and Dulepova, E.P., *Mintai v ekosistemakh dal'nevostochnykh morei* (Walleye Pollock in Ecosystems of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1993.

Yarzhombek, A.A., *Zakonomernosti rosta promyslovykh ryb* (Regularities of growth of commercial fish), Moscow: VNIRO, 2011.

Baker, M.R., Contrast of warm and cold phases in the Bering Sea to understand spatial distributions of Arctic and sub-Arctic gadids, *Polar Biol.*, 2021, vol. 44, no. 6, pp. 1083–1105. doi 10.1007/s00300-021-02856-x

Eisner, L.B., Zuenko, Yu.I., Basyuk, E.O., Britt, L.L., Duffy-Anderson, J.T., Kotwicki, S., Ladd, C., and Cheng, W., Environmental impacts on walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) distribution across the Bering Sea shelf, *Deep Sea Res., Part II*, 2020, vol. 181–182, 104881. doi 10.1016/j.dsr2.2020.104881

Kimura, D.K., Kastle, C.R., Goetz, B.J., Gbarski, C.M., and Buslov, A.V., Corroborating the age of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*), *Marine and Freshwater Research*, 2006, vol. 57, no. 3, pp. 323–332. doi 10.1071/MF05132

Поступила в редакцию 16.02.2022 г.

После доработки 31.03.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

*The article was submitted 16.02.2022; approved after reviewing 31.03.2022;
accepted for publication 20.05.2022*

Краткое сообщение

УДК 597.552.3(282.257.9)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-329-331

EDN: СТРІТУ



ПОИМКА НОВОГО ДЛЯ БАСЕЙНА ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО
ЯПОНСКОГО МОРЯ ВИДА РЫБ АЮ *PLECOGLOSSUS ALTIVELIS*
(TEMMINCK & SCHLEGEL, 1846) (PLECOGLOSSIDAE)

Е.И. Барабанщиков*

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

Аннотация. Впервые отмечен естественный заход аю в бассейн зал. Петра Великого Японского моря и в воды Российской Федерации. С заходом данного вида увеличился состав ихтиофауны и количество семейств российских вод.

Ключевые слова: аю, *Plecoglossus altivelis*, залив Петра Великого, река Цукановка

Для цитирования: Барабанщиков Е.И. Поимка нового для бассейна залива Петра Великого Японского моря вида рыб аю *Plecoglossus altivelis* (Temminck & Schlegel, 1846) (Plecoglossidae) // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 329–331. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-329-331. EDN: СТРІТУ.

Short message

Capture of a new for the basin of Peter the Great Bay (Japan Sea) fish species ayu
Plecoglossus altivelis (Temminck & Schlegel, 1846) (Plecoglossidae)

Evgeny I. Barabanshchikov

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
Ph.D., head of laboratory, evgeniy.barabanshchikov@tinro-center.ru

Abstract. For the first time, natural entry of ayu or sweetfish into the river of Peter the Great Bay basin (Japan Sea) and generally into the waters of Russian Federation is registered. This finding extends the list of fish species and families dwelling in the Russian waters.

Keywords: ayu, sweetfish, *Plecoglossus altivelis*, Peter Great Bay, Tsukanovka River

For citation: Barabanshchikov E.I. Capture of a new for the basin of Peter the Great Bay (Japan Sea) fish species ayu *Plecoglossus altivelis* (Temminck & Schlegel, 1846) (Plecoglossidae), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Oceanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 329–331. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-329-331. EDN: СТРІТУ.

Аю, или айю, *Plecoglossus altivelis* — проходная рыба, нагуливающаяся в море и заходящая в реки на нерест, происходящий с сентября по декабрь. Нативный ареал вида

* Барабанщиков Евгений Иванович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, evgeniy.barabanshchikov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-2609-7555.
© Барабанщиков Е.И., 2022

включает водные объекты от Корейского полуострова и западной части о. Хоккайдо до северного Вьетнама и, частично Тайваня [Линдберг, Лезега, 1965; Masuda et al., 1984; Fishes..., 1991; Fishes of Japan..., 2002].

Аю относится к семейству аювые Plecoglossidae отряда корюшкообразных Osmeriformes. Это излюбленный объект рыболовства [Fishes..., 1991] и аквакультуры в Японии, широко используется в национальной японской кухне. В СССР были попытки акклиматизировать данный вид, однако натурализации не произошло [Богущая, Насека, 2004]. Естественных заходов аю в водные объекты Российской Федерации не отмечалось. В работе приводится первая зарегистрированная поимка аю в российских водах.

В начале сентября 2019 г. в ритральной зоне р. Цукановка, впадающей в бухту Экспедиции зал. Посъета (бассейн зал. Петра Великого Японского моря, Хасанский муниципальный район Приморского края), рыбаками-любителями при удебном лове на икру лососевых рыб отловлен 1 экз. аю *P. altivelis* (рис. 1–2). Рыба имела длину TL около 15–17 см.

Поимка этого нового для естественной ихтиофауны российских вод Японского моря вида, возможно, связана с флюктуацией его численности у границ ареала в связи с постепенными изменениями климатических условий в регионе.



Рис. 1. Район поимки аю *Plecoglossus altivelis* в р. Цукановка
Fig. 1. Area of ayu *Plecoglossus altivelis* capture in the Tsukanovka River



Рис. 2. Аю, отловленная в р. Цукановка в сентябре 2019 г., TL около 15–17 см
Fig. 2. Ayu caught in the Tsukanovka River in September 2019, TL about 15–17 cm

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарит рыбаков-любителей, поймавших аю, и В.П. Бушуева, предоставившего материал.

The author thanks the fishermen who caught ayu and Victor Bushuev who provided the material for taxonomic identification.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no any sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Информация обо всех пойманных рыбах была включена в статью. Библиографические ссылки на все использованные в работе данные других авторов оформлены в соответствии с правилами данного издания.

All applicable international, national and/or institutional guidelines for the use of animals have been followed. Information on all fish caught has been included in the article. Bibliographic references to all data of other authors used in the work are formatted in accordance with the rules of this publication.

Список литературы

Богущая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2004. — 389 с.

Линдберг Г.У., Легеца М.И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 2 : моногр. — М. ; Л. : Наука, 1965. — 394 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР, т. 84.)

Fishes and marine invertebrates of Hokkaido: biology and fisheries / eds K. Nagasawa, M. Torisawa. — Sapporo : Kita-nihon Kaiyo Center Co., Ltd., 1991. — 415 p. (In Japanese).

Fishes of Japan: with pictorial keys and species / ed. T. Nakabo. — Tokyo : Tokai Univ. Press, 2002. — Vol. 1–2. — 1749 p.

Masuda H., Amaoka K., Araga C. et al. The fishes of the Japanese Archipelago. — Tokyo, Japan : Tokai Univ. Press, 1984. — Vol. 1. — 437 p.

References

Bogutskaya, N.G. and Naseka, A.M., *Katalog beschelyustnykh i ryb presnykh i solonovatykh vod Rossii s nomenklaturnymi i taksonomicheskimi kommentariyami* (Catalog of jawless and fish of fresh and brackish waters of Russia with nomenclature and taxonomic comments), Moscow: KMK, 2004.

Lindberg, G.U. and Legeza, M.I., *Ryby Yaponskogo morya i sopredel'nykh chastei Okhotskogo i Zheltogo morei* (Fishes of the Sea of Japan and Adjacent Waters of the Sea of Okhotsk and Yellow Sea), Moscow: Nauka, 1965, part 2. [*Opredeliteli po faune SSSR* (Keys to Fauna of the USSR), Leningrad: Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, vol. 84.]

Fishes and marine invertebrates of Hokkaido: biology and fisheries, Nagasawa K., Torisawa M., eds, Sapporo: Kita-nihon Kaiyo Center Co., Ltd., 1991.

Fishes of Japan: with Pictorial Keys and Species, Nakabo, T., ed., Tokyo: Tokai Univ. Press, 2002, vols. 1–2.

Masuda, H., Amaoka, K., Araga, C., Uyeno, T., and Yoshino, T., *The fishes of the Japanese Archipelago*, Tokyo, Japan: Tokai Univ. Press, 1984, vol. 1.

Поступила в редакцию 24.11.2021 г.

После доработки 12.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 24.11.2021; approved after reviewing 12.05.2022; accepted for publication 20.05.2022

Научная статья

УДК 595.384.2–152.6(265.51)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-332-342

EDN: DAYGOT



ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ СИНЕГО КРАБА
(*PARALITHODES PLATYPUS* BRANDT, 1849)
В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

П.А. Федотов, И.С. Черниенко*

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

Аннотация. На основе материалов, полученных в ходе съемок, выполненных в северо-западной части Берингова моря в 2005–2021 гг., выяснено, что абсолютное большинство самцов и самок синего краба *Paralithodes platypus* обитали на шельфе в олоторско-наваринском районе (Западно-Берингоморская зона). В 2005–2021 гг. отмечено два промысловых скопления в коряжском и наваринском подрайонах. Соотношение численности промысловых самцов между подрайонами менялось постоянно, при этом в Карагинском и Олоторском заливах (Карагинская подзона) синий краб встречался в уловах единично. С 2014 г. численность промысловых самцов в Западно-Берингоморской зоне увеличивалась и значительно превышала таковую в период с 2005 по 2013 г. В 2017 г. было отмечено новое урожайное поколение самцов с шириной карапакса 50–74 мм, их доля возросла до 24,6 % от общего количества самцов. Состояние популяции можно характеризовать как стабильное и хорошее.

Ключевые слова: Берингово море, синий краб, самцы, самки, численность, межгодовая динамика

Для цитирования: Федотов П.А., Черниенко И.С. Динамика численности синего краба (*Paralithodes platypus* Brandt, 1849) в северо-западной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 332–342. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-332-342. EDN: DAYGOT.

Original article

Population dynamics of blue crab (*Paralithodes platypus* Brandt, 1849)
in the northwestern Bering Sea

Pavel A. Fedotov*, Igor S. Chernienko**

*, ** Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
* Ph.D., leading researcher

** Ph.D., leading researcher, chis75@mail.ru

Abstract. State of the blue crab stock and production is considered for the Russian sector of the Bering Sea on the data of bottom trawl and trap surveys conducted by

* Федотов Павел Альфредович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник; Черниенко Игорь Сергеевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, chis75@mail.ru, ORCID 0000-0002-6410-0081.

© Федотов П.А., Черниенко И.С., 2022

TINRO in 2005–2017 and fishery statistics. The commercial stock was assessed for 2018 by cohort analysis. The absolute majority of commercial males within the West Bering Sea fishing zone concentrated in two areas located at Koryak coast and at Cape Navarin, whereas the commercial aggregations were absent in the Olyutorsky Bay and Karaginsky Bay. The stock distribution between these two areas was unstable; recently the aggregation at Koryak coast increased to 72 % of the total number of commercial males in 2017. This dynamics is conditioned by both changes in reproduction and intensity of fishery. The total commercial stock of blue crab had increased since 2014 and reached the maximum of 18.133×10^6 ind. (males) in 2017 that exceeded significantly the level of 2005–2013. The blue crab fishery extends in the Bering Sea, since 2010 the portion of used TAC increased from approximately 93 % in 2011–2015 to 98 % in 2016–2017 and 99 % in 2018. State of the population is evaluated as satisfactory and stable.

Keywords: Bering Sea, blue crab, male, female, number, dynamics

For citation: Fedotov P.A., Chernienko I.S. Population dynamics of blue crab (*Paralithodes platypus* Brandt, 1849) in the northwestern Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 332–342. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-332-342. EDN: DAYGOT.

Введение

В северо-западной части Берингова моря промысел многих ценных видов ракообразных традиционно ведут на шельфе Западно-Берингоморской промысловой зоны, в частности в олюторско-наваринском районе. Из общего числа промысловых объектов с высокой промысловой ценностью следует выделить три вида шельфовых крабов — синий краб *Paralithodes platypus* и крабы-стригуны опилио *Chionoecetes opilio* и бэрди *Ch. bairdi*.

Исследования, выполненные в последние годы, дали достаточно полные представления о биологических ресурсах промысловых видов крабов в Западно-Берингоморской зоне. Формирование объемов промысловых квот зависит от состояния промысловых запасов объектов, выраженных в прогнозе через ОДУ, а также от динамики добычи крабов. Данные, полученные в результате исследований, позволяли определить основные и второстепенные объекты промысла. Непосредственный анализ промысла того или иного промыслового вида, в частности за 2010–2021 гг., взятые из ИС «Рыболовство», позволяет заранее планировать районы проведения исследований в местах наиболее интенсивного промысла объекта.

Наиболее ценным среди промысловых видов крабов Западно-Берингоморской зоны является синий краб. Биологии этого вида в российском секторе Берингова моря посвящено значительное количество работ [Слизкин, 1974; Букин и др., 1988; Селин, Федотов, 1996; Андронов, Мясников, 1999а, б; Мясников, Андронов, 1999; Слизкин, Сафронов, 2000; Федотов, 2013, 2015, 2018а, б; Федотов, Черниенко, 2019]. В этих публикациях рассматривались ареалы обитания, численность самцов и самок, размерный состав и его изменения, тенденции распределений скоплений самцов и самок и некоторые особенности биологии этого вида. Все годы исследований промысловые скопления отмечались только в олюторско-наваринском районе. В 2017 г. по сравнению с 2015 и 2016 гг. произошло перераспределение промыслового запаса между подрайонами. Анализ межгодовой динамики размерного состава самцов показал, что за последние годы в нем произошли заметные изменения [Федотов, Черниенко, 2019].

Для рационального использования промыслового потенциала синего краба Западно-Берингоморской зоны необходимы сведения о динамике обилия этой единицы запаса, распределении скоплений функциональных групп.

Поэтому целью работы является обзор данных по обилию этой единицы запаса и описание динамики численности функциональных групп с использованием математического моделирования, которое позволяет интегрировать информацию из

различных источников и учитывать разные виды неопределенностей, связанные с этими источниками.

Материалы и методы

Оценка численности размерно-функциональных групп синего краба основана на материалах учетных донных съемок, выполненных в Западно-Беринговоморской зоне в 2005, 2008, 2010, 2012, 2014, 2015, 2016, 2017, 2019–2021 гг. на глубинах 18–780 м (рис. 1). При проведении донных траловых съемок использовали донный трал № 27,1/24,4 м с вертикальным раскрытием 3–4 м и горизонтальным раскрытием 16 м. Скорость траления изменялась в пределах 2,2–3,3 уз в зависимости от ветра, волнения, течений, состояния грунтов и в среднем составляла 2,7 уз. Коэффициент уловистости трала для синего краба принимали равным 0,75 [Макрофауна..., 2014]. Ловушечные съемки выполняли с использованием стандартных промысловых ловушек японского образца, собранных в порядке по 20–40 экз.

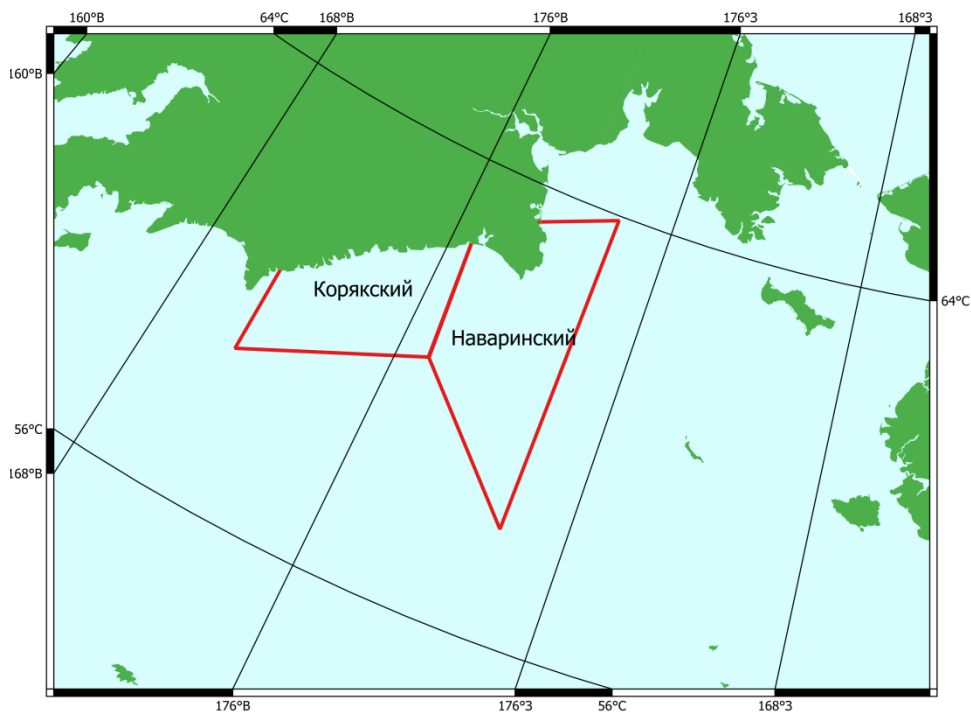


Рис. 1. Район обитания синего краба в Западно-Беринговоморской зоне и рассмотренные статистические подрайоны

Fig. 1. Blue king crab habitat in the West Bering Sea fishery zone. Biostatistical areas are shown

Сбор и обработка биологических материалов осуществлялись по стандартным гидробиологическим методикам, принятым в ТИНРО [Руководство..., 1979; Низяев и др., 2006]. Характеристики съемок приведены ранее [Федотов, Черниенко, 2019].

Оценка численности по результатам каждой съемки в 2005–2021 гг. выполнялась методом сплайн-аппроксимации, реализованной в компьютерной программе ГИС «КартМастер 4.1» [Бизиков и др., 2007].

Для описания динамики численности синего краба Западно-Беринговоморской зоны использовали модификацию модели на основе функциональных групп, предложенную камчатскими специалистами [Ильин, Иванов, 2015].

В исходной версии в модели [Ильин, Иванов, 2015] выделены следующие функциональные группы крабоидов: рекруты (пререкруты I), пререкруты (пререкруты II) и промысловые самцы. В использованной нами модификации модели использованы

четыре функциональные группы: пререкрыты II (100–114 мм по ширине карапакса), пререкрыты I (115–129 мм), рекруты (130–149 мм) и пострекрыты (150 мм и более). Динамику численности функциональных групп описали системой уравнений:

$$\begin{aligned} N_{1,t} &= N_{1,t-1} + \varepsilon_{1,t}; \\ N_{2,t} &= e^{-M}pN_{1,t-1} + e^{-M}(1-p)N_{2,t-1} + \varepsilon_{2,t}; \\ N_{3,t} &= e^{-M}pN_{2,t-1} + e^{-M}(1-p)N_{3,t-1} - C_{3,t-1} + \varepsilon_{3,t}; \\ N_{4,t} &= e^{-M}pN_{3,t-1} + e^{-M}N_{4,t-1} - C_{4,t-1} + \varepsilon_{4,t}, \end{aligned} \quad (1)$$

где $N_{i,t}$ — численность (экз.) функциональной группы i в год t , $i = 1$ — пререкрыты II, $i = 2$ — пререкрыты I, $i = 3$ — рекруты, $i = 4$ — пострекрыты; p — вероятность линьки; M — мгновенный коэффициент естественной смертности; C_3 и C_4 — уловы (экз.) соответственно рекрутов и пострекрутов в год t ; $\varepsilon_{i,t}$ — нормально распределенные случайные величины со стандартными отклонениями σ_{N_i} . Динамику численности пререкрытов II рассматривали как случайное блуждание.

Уравнения наблюдения имели вид

$$I_{i,j,t} = q_{i,j}N_{i,t} + \theta_{i,j,t}, \quad (2)$$

где $I_{i,j,t}$ — значение индекса для функциональной группы i из источника j в год t ; $q_{i,j}$ — коэффициенты улавливаемости для функциональной группы i из источника j ; $\theta_{i,j,t}$ — нормально распределенные случайные величины со стандартными отклонениями σ_{ij} . Источниками информации послужили оценки численности (экз.) функциональных групп по материалам учетных траловых съемок ($j = 1$), показатели интенсивности промысла из ИС «Рыболовство» ($j = 2$) и удельные уловы (экз./лов.), полученные по результатам наблюдений на промысле ($j = 3$).

Уравнения переписали в матричном виде и представили в форме пространства состояний [Newman et al., 2014]:

$$I_t = qN_t + \theta_t; \quad (3)$$

$$N_t = TN_{t-1} - C_{t-1} + \varepsilon_t,$$

где I_t — вектор значений индексов биомассы запаса (улов на усилие, оценка запаса по съемке и т.д.) в год t ; q — матрица наблюдения, содержащая коэффициенты улавливаемости; θ_t — вектор ошибок наблюдения в год t ; N_t — вектор численностей функциональных групп в год t ; T — матрица перехода между состояниями; C_t — вектор уловов по функциональным группам в год t ; ε_t — вектор шумов процесса в год t ;

$$N_t = \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \\ N_3 \\ N_4 \end{bmatrix}_t, \quad (4)$$

где N_1 — численность пререкрытов II, экз.; N_2 — численность пререкрытов I, экз.; N_3 — численность рекрутов, экз.; N_4 — численность пострекрытов, экз.;

$$T = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ e^{-M}p & e^{-M}(1-p) & 0 & 0 \\ 0 & e^{-M}p & e^{-M}(1-p) & 0 \\ 0 & 0 & e^{-M}p & e^{-M}(1-p) \end{bmatrix}; \quad (5)$$

$$C_t = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ C_3 \\ C_4 \end{bmatrix}_t; \quad (6)$$

$$q = \begin{bmatrix} q_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & q_2 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & q_m \end{bmatrix}. \quad (7)$$

При более строгом подходе уравнение наблюдения должно включать средние массы для рекрутов и пострекрытов. Однако данные по массам доступны не для всех лет.

Поэтому коэффициент улавливаемости для индексов промысловой статистики следует понимать как произведение коэффициента улавливаемости для численности, умноженного на среднюю массу размерно-функциональной группы. Межгодовые колебания средней массы, таким образом, могут рассматриваться как часть ошибки наблюдения.

Для представления пространства состояний использовали фильтр Калмана [Newman et al., 2014; Ильин, Иванов, 2015].

Параметры p и M полагали незначительно различающимися для всех функциональных групп. Коэффициенты улавливаемости для индексов численности рекрутов и пострекрутов по материалам траловых съемок приняли равными единице. Пререкруты в период проведения съемок находятся на мелководье, на каменистых грунтах, что делает их частично недоступными для тралового учета. По этой причине коэффициенты улавливаемости для этих групп приняли меньше единицы и оценивали моделью, как и коэффициенты улавливаемости для прочих индексов функциональных групп.

Оптимизацию параметров модели выполняли с помощью генетического алгоритма [Михеев, 2016]. Использовали язык сценариев R* с пакетами FKF — «Fast Kalman filter» [Tusell, 2011].

Результаты и их обсуждение

Оценки численности размерно-функциональных групп, рассчитанные по материалам учетных съемок, представлены в табл. 1.

Таблица 1

Численность функциональных групп синего краба в Западно-Беринговоморской зоне в 2005–2021 гг. по материалам учетных съемок, млн экз.

Table 1

Abundance of blue king crab in the West Bering Sea fishery zone in 2005–2021, by functional groups. 10^6 ind. (on the data of counting surveys)

Год	Пострекруты	Рекруты	Пререкруты I	Пререкруты II	Молодь	Самки
2005*	4,654	1,846	2,570	3,630	3,630	15,625
2006	4,073	1,727	1,910	2,800	2,800	1,785
2007	4,691	2,109	1,730	2,770	2,770	3,604
2008*	3,694	1,806	0,910	1,640	1,640	9,482
2009	3,973	1,627	1,390	2,510	2,510	11,325
2010*	2,860	0,940	1,390	2,530	2,530	13,316
2011	2,541	2,359	3,170	3,790	3,790	21,761
2012*	2,093	3,907	4,950	5,050	5,050	30,205
2013	3,330	4,170	3,110	2,620	2,620	18,561
2014*	6,611	7,089	3,280	2,070	2,070	22,314
2015*	11,872	3,328	1,370	0,620	0,620	17,555
2016*	13,193	3,607	1,670	0,810	0,810	16,648
2017*	14,201	3,932	1,720	0,800	0,800	20,881
2019*	6,920	2,708	1,515	1,159	1,961	14,263
2020*	3,998	1,975	2,155	1,885	1,471	7,909
2021*	3,732	2,287	1,250	0,644	1,392	3,835

* Материалы траловых съемок.

В 2005–2009 гг. оценка численности промыслового запаса (рекруты + пострекруты) варьировала от 5,5 до 6,8 млн экз., после 2009 г. начала снижаться и в 2011 г. составила всего 3,3 млн экз. Это можно объяснить совместным влиянием на обилие запаса элиминации старших возрастных групп самцов и воздействием промысла. В

* R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021.

2012–2013 гг. оценка численности промысловых самцов возросла соответственно до 6,0 и 7,50 млн экз., в 2014 г. — до 13,70, в 2015 г. — до 15,220, в 2016 г. — 16,795 млн экз. Это было связано с пополнением промысловой части популяции большим количеством молодых особей (ширина карапакса менее 100 мм) и пререкрутов I и II порядков (ширина карапакса 115–129 и 100–114 мм), учтенных в ходе траловой съемки еще в 2010 г. В 2017 г. оценка численности промысловых особей увеличилась до 18,133 млн экз. В 2008–2017 гг. в Западно-Беринговоморской зоне наблюдались ранее прогнозируемые тенденция роста численности промысловых самцов синего краба и рост его уловов на усилие. Эта тенденция определялась как естественными биологическими причинами, так и максимальным сокращением браконьерства при промысле этого вида. В дальнейшем отмечена стабилизация и даже некоторое снижение уловов на усилие, что может быть связано с возрастающим объемом добычи.

В 2018 г. исследования выполнялись на небольшом по площади (11740 км²) участке, причем абсолютное большинство станций были глубоководными. Из-за недостатка материала выполнить корректную оценку численности в 2018 г. оказалось невозможно. С 2019 г. наблюдается снижение оценки запаса.

В 2017 г. абсолютное большинство промысловых самцов, как и ранее, обитало в олюторско-наваринском районе. Локализация и плотность скоплений промысловых и непромысловых самцов и самок синего краба в олюторско-наваринском районе по сравнению с прошлыми годами снова изменились. В районе корякского шельфа оценка численности промысловых самцов возросла до 13,171 млн экз. (72 % от общего промыслового запаса). В 2016 г. в корякском подрайоне численность промысловых самцов была оценена в 7,056 млн экз. (42 % от общего промыслового запаса), в 2015 г. эта величина составляла 8,864 млн экз. (62 %). В наваринском подрайоне численность промысловых самцов была оценена величиной 9,744 млн экз. (58 % от общего промыслового запаса), в 2015 г. — 5,248 млн экз. (37 %). Таким образом, по сравнению с 2015 г. снова произошло перераспределение промысловой численности между подрайонами.

Ранее, в 2008–2010 гг., значительная часть промысловых самцов обитала в районе наваринского шельфа, их доля составляла 63 % от общей величины запаса, в 2012 г. она снизилась до 44 %. В 2013 г. теперь уже в корякском районе доля промыслового запаса уменьшилась до 41 %, а в наваринском районе она увеличилась до 59 %. Данные, полученные в 2014–2015 гг., позволили установить, что у синего краба большая часть промыслового запаса снова находилась в районе корякского шельфа — 62–70 %. В дальнейшем эта картина снова изменилась. Так, по данным съемки 2021 г. в корякском подрайоне было учтено 37 % запаса (табл. 2).

Таблица 2
Распределение промыслового запаса синего краба в олюторско-наваринском районе
в 2012–2021 гг., %

Table 2

Distribution of the blue king crab commercial stock by biostatistical areas, %

Год наблюдений	Подрайон	
	Корякский	Наваринский
2012	54	46
2013	41	59
2014	70	30
2015	62	38
2016	42	58
2017	72	28
2019	63	37
2020	69	31
2021	37	63

Все эти перераспределения промыслового запаса связаны с интенсивностью промысла в разных промысловых подрайонах и особенностями размерного состава самцов в них.

Следует отметить, что площадь, охваченная учетными съемками, год от года могла различаться на порядок. Минимальная площадь, около 19 тыс. км², была обследована в 2007 г., максимальная, почти 188 тыс. км², в 2010 г. Неравномерность обследованных площадей искажала оценку численности тех или иных групп. Использование модели в пространстве состояний позволяет рассматривать упомянутые искажения как компонент ошибки наблюдения, учитываемой уравнением наблюдения.

В 2007–2017 гг. отмечен рост показателя интенсивности промысла, обусловленный, по-видимому, описанными ранее факторами (рис. 2). С 2018 г. наблюдается тенденция к снижению удельных уловов, что совпадает с тенденциями оценок запаса по материалам учетных съемок.

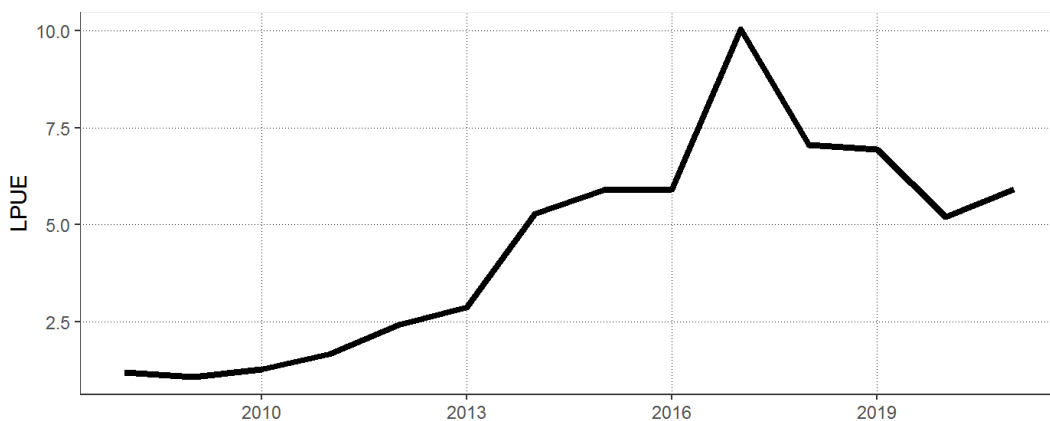


Рис. 2. Динамика индексов биомассы запаса синего краба Западно-Беринговоморской зоны по материалам промысловой статистики. *LPUE* — интенсивность промысла, т/судодсутки

Fig. 2. Dynamics of the blue king crab biomass indices in the West Bering Sea fishery zone on the data of fishery statistics. *LPUE* — landing per unit effort (ton per vessel-day)

Материалы учетных съемок показывают, что основная масса выпустивших личинок самок сосредоточена на участке, ограниченном координатами 173°30'–174°30' в.д. На этом основании мы принимаем допущение о том, что все рассмотренные выше скопления могут быть отнесены к одной группировке и при моделировании динамики численности группировка синего краба Западно-Беринговоморской зоны может быть рассмотрена как одна единица запаса.

На рис. 3–4 приведены оценки численности функциональных групп и промысловой биомассы синего краба Западно-Беринговоморской зоны.

Оценка запаса синего краба зоны Западно-Беринговоморской в 2021 г., полученная по результатам моделирования, находится в 95 %-ном доверительном интервале — 26,32–35,21 тыс. т (11,96–16,00 млн экз.), в среднем — 30,76 тыс. т (13,98 млн экз.). Ожидаемый в 2023 г. запас оценивается в доверительном интервале 17,69–37,25 тыс. т (8,04–16,93 млн экз.), в среднем — 27,47 тыс. т (12,49 млн экз.) (рис. 4).

Прогнозируемая численность пререкрутов не показывает сколько-нибудь значимых изменений. Таким образом, при сохраняющемся уровне промысловой нагрузки существенных изменений численности синего краба Западно-Беринговоморской зоны в ближайшие годы не ожидается.

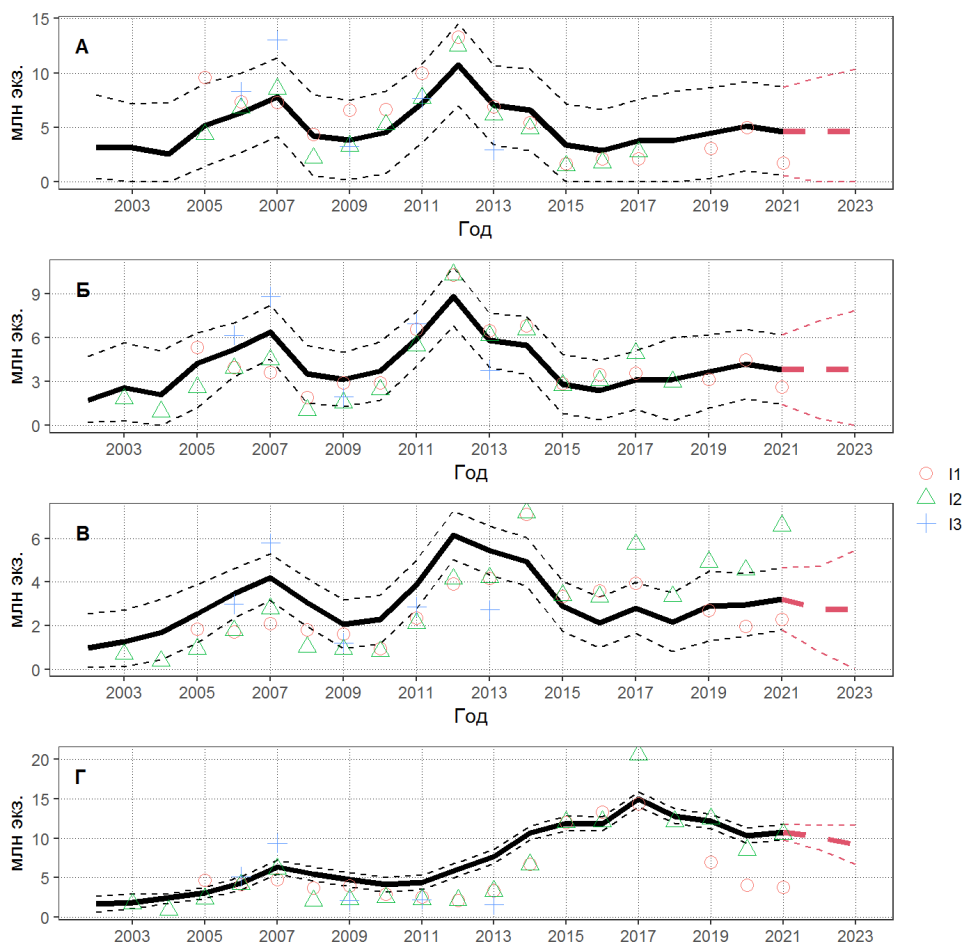


Рис. 3. Оценка численности размерно-функциональных групп синего краба Западно-Берингово-морской зоны в 2002–2021 гг. и прогноз на 2022–2023 гг.: А — пререкруты II; Б — пререкруты I; В — рекруты; Г — пострекруты. Индексы масштабированы на коэффициенты улавливаемости

Fig. 3. Estimations of the blue king crab number by size-functional groups for the West Bering Sea fishery zone in 2002–2021 and forecasts for 2022–2023: А — pre-recruits II; Б — pre-recruits I; В — recruits; Г — post-recruits (coefficients of catchability are accounted)

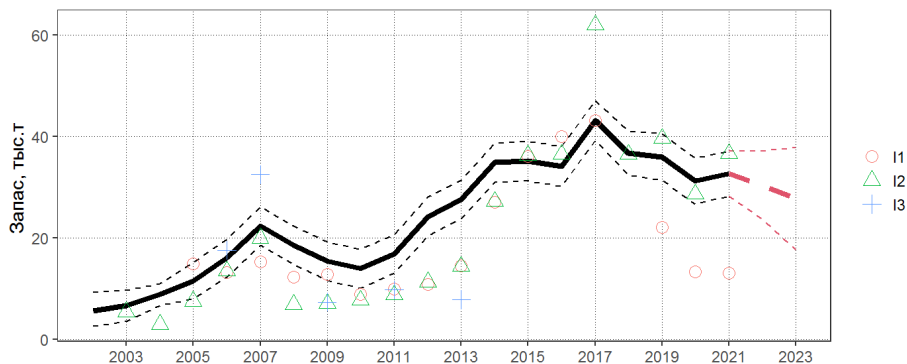


Рис. 4. Динамика промысловой биомассы синего краба в Западно-Берингово-морской зоне: I1 — оценка запаса, выполненная методом площадей; I2 — средние уловы на судно-сутки по данным ИС «Рыболовство»; I3 — данные наблюдений на промысле. Индексы масштабированы на коэффициенты улавливаемости

Fig. 4. Dynamics of the blue king crab commercial biomass in the West Bering Sea fishery zone estimated on different indices: I1 — stock assessed on the data of surveys; I2 — average landing per vessel-day; I3 — data on daily catches from aboard observers (coefficients of catchability are accounted for all indices)

Заключение

В 2005–2021 гг. абсолютное большинство промысловых самцов синего краба традиционно обитали в олюторско-наваринском районе, где они образовывали два скопления в корякском и наваринском подрайонах. Непромысловые самцы и самки обитали совместно с промысловыми самцами. Расположение промысловых скоплений в последние годы изменилось незначительно. Однако соотношение промыслового запаса между подрайонами по сравнению с прошлыми годами изменилось. В районе корякского шельфа численность промысловых самцов возросла до 13,171 млн экз. (72 % от общего промыслового запаса). С 2014 г. численность промысловых самцов стала достаточно высокой и превышала таковую в период с 2005 по 2013 г., численность самок была тоже значительной. В 2017 г. численность промысловых самцов была оценена в 18,133 млн экз. По результатам моделирования оценка численности промысловых самцов синего краба в 2018 г. находилась в 95 %-ном доверительном интервале — 12,97–19,82 млн экз., в среднем — 16,40 млн экз.

Подытоживая вышесказанное, считаем, что, несмотря на некоторое снижение запаса в последние годы, состояние группировки синего краба Западно-Берингово-морской зоны достаточно стабильно. Некоторое ожидаемое сокращение промысловой численности связано как с естественными причинами, так и с воздействием промысла, но оно не окажет существенного влияния на состояние и продуктивность синего краба в этом районе в ближайшие годы.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность сотрудникам сектора промысловых ракообразных лаборатории промысловых беспозвоночных и водорослей Тихоокеанского филиала ВНИРО, принимавшим участие в научно-исследовательских работах.

Authors are grateful to the colleagues of Commercial Invertebrates and Algae Laboratory of TINRO, who took part in the surveys.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study had no any sponsorship.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

Авторы заявляют, что данный обзор литературы не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные в обзоре данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом.

All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed. The data of other authors are used following to the national state standards.

Список литературы

Андронов П.Ю., Мясников В.Г. Динамика пространственной структуры олюторско-наваринской популяции синего краба (*Paralithodes platypus*) // Изв. ТИНРО. — 1999а. — Т. 126. — С. 106–112.

Андронов П.Ю., Мясников В.Г. Распределение и биология синего краба (*Paralithodes platypus*) в наваринском районе в летне-осенний период // Изв. ТИНРО. — 1999б. — Т. 126. — С. 96–105.

Бизиков В.А., Гончаров С.М., Поляков А.В. Географическая информационная система «Картмастер» // Рыб. хоз-во. — 2007. — № 1. — С. 96–99.

Букин С.Д., Мясоедов В.И., Низяев С.А. и др. Динамика пространственного распределения и некоторые особенности биологии синего краба северной части Тихого океана // Морские промысловые беспозвоночные. — М. : ВНИРО, 1988. — С. 4–16.

Ильин О.И., Иванов П.Ю. Об одном модельном подходе к оценке состояния запасов камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* западнокамчатского шельфа // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 182. — С. 38–47. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-182-38-47.

Макрофауна бентали северо-западной части Тихого океана: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2008 / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 554 с.

Михеев А.А. Применение фильтра Калмана в когортной модели для корректировки оценок запаса при наличии неучтенного вылова // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 1. — С. 20–41.

Мясников В.Г., Андронов П.Ю. О популяционной организации синего краба (*Paralithodes platypus*) в Беринговом море // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 82–88.

Низяев С.А., Букин С.Д., Клитин А.К. и др. Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2006. — 114 с.

Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей / сост. В.Е. Родин, А.Г. Слизкин, В.И. Мясоедов и др. — Владивосток : ТИНРО, 1979. — 59 с.

Селин Н.И., Федотов П.А. Вертикальное распределение и некоторые особенности биологии синего краба (*Paralithodes platypus*) в северо-западной части Берингова моря // Биол. моря. — 1996. — Т. 22, № 6. — С. 386–390.

Слизкин А.Г. Ареалы некоторых видов крабов в Беринговом море // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана : тез. докл. — Л. : Наука, 1974. — С. 61–62.

Слизкин А.Г., Сафронов С.Г. Промысловые крабы прикамчатских вод : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Северная Пацифика, 2000. — 180 с.

Федотов П.А. Летнее распределение синего краба в российском секторе Берингова моря в 2017 г. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : мат-лы 19-й междунар. науч. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения члена-корреспондента РАН И.А. Черешнева. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2018а. — С. 259–262.

Федотов П.А. Размерный состав синего краба в 2005–2017 гг. в российском секторе Берингова моря // Прибрежно-морская зона Дальнего Востока России: от освоения к устойчивому развитию : мат-лы Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 20-летию Международной кафедры ЮНЕСКО «Морская экология» ДВФУ. — Владивосток : ДВФУ, 2018б. — С. 117–119.

Федотов П.А. Межгодовая динамика размерного состава синего краба *Paralithodes platypus* в северо-западной части Берингова моря // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. XIV междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения известного дальневосточного ученого, д.б.н., профессора В.Я. Леванидова. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2013. — С. 299–306.

Федотов П.А. Распределение и некоторые особенности биологии синего краба в территориальных водах северо-западной части Берингова моря // Промысловые беспозвоночные : мат-лы 8-й Всерос. науч. конф. — Калининград : КГТУ, 2015. — С. 106–108.

Федотов П.А., Черниенко И.С. Размерный состав и темпы роста самцов синего краба (*Paralithodes platypus* Brandt, 1850) в российском секторе Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 81–89. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-81-89.

Newman K.B., Buckland S.T., Morgan B.J.T. et al. Modelling population dynamics: model formulation, fitting and assessment using state-space methods. — N.Y. : Springer, 2014. — 215 p.

Tusell F. Kalman filtering in R // J. Statistical Software. — 2011. — Vol. 39, Iss. 2. — P. 1–27. DOI: 10.18637/jss.v039.i02.

References

Andronov, P.Yu. and Myasnikov, V.G., Dynamics of the spatial structure of the olyutorsko-navarininskaya population of blue king crab (*Paralithodes platypus*), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 106–112.

Andronov, P.Yu. and Myasnikov, V.G., Distribution and biology of blue king crab (*Paralithodes platypus*) in Navarin Cape area from summer to autumn, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 96–105.

Bizikov, V.A., Goncharov, S.M., and Polyakov, A.V., The geographical informational system CardMaster, *Rybn. Khoz.*, 2007, no. 1, pp. 96–99.

Bukin, S.V., Myasoedov, V.I., Nizyaev, S.A., Slizkin, A.G., Terekhov, S.P., Galimzyanov, K.G., and Kochnev, Y.R., The dynamics of spatial distribution and some peculiarities of biology of blue king crab in the Northern Pacific Ocean, in *Marine commercial invertebrates*, Moscow: VNIRO, 1988, pp. 4–16.

Ilyin, O.I. and Ivanov, P.Yu., On one model approach to stock assessment for red king crab *Paralithodes camtschaticus* on the shelf of West Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 182, pp. 38–47. doi 10.26428/1606-9919-2015-182-38-47

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2008* (Benthic Macrofauna of the Northwestern Pacific: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2008), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Mikheev, A.A., Kalman filter application in cohort model for adjusting stock assessments in the case of unreported catch, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 1, pp. 20–41.

Myasnikov, V.G. and Andronov, P.Yu., On population structure of blue king crab (*Paralithodes platypus*) in Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1999, vol. 126, pp. 82–88.

Nizyaev, S.A., Bukin, S.D., Klitin, A.K., Perveeva, E.R., Abramova, E.V., and Krutchenko, A.A., *Posobiye po izucheniyu promyslovykh rakoobraznykh dal'nevostochnykh morei Rossii* (Hand-book for the Study of Commercial Crustaceans in the Far Eastern Seas of Russia), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2006.

Rodin, V.E., Slizkin, A.G., Myasoedov, V.I., Barsukov, V.N., Miroshnikov, V.V., Zgurovskii, K.A., Kanarskii, O.A., and Fedoseev, V.Ya., *Rukovodstvo po izucheniyu desyatinogikh rakoobraznykh Decapoda dal'nevostochnykh morei* (Guide to the Study of Decapods Crustaceans, Decapoda, in Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO, 1979.

Selin, N.I. and Fedotov, P.A., Vertical distribution and some features of biology of the blue king crab *Paralithodes platypus* in the northwestern Bering Sea, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1996, vol. 22, no. 6, pp. 386–390.

Slizkin, A.G., Ranges of some types of crabs in the Bering Sea, in *Gidrobiologiya i biogeografiya shel'fov kholodnykh i umerennykh vod Mirovogo okeana: tez. dokl.* (Hydrobiology and biogeography of the shelves of cold and temperate waters of the oceans), Leningrad: Nauka, 1974, pp. 61–62.

Slizkin, A.G. and Safronov, S.G., *Promyslovye kraby prikamchatskikh vod* (Commercial Crabs of Kamchatkan Coastal Waters), Petropavlovsk-Kamchatsky: Severnaya Patsifika, 2000.

Fedotov, P.A., Summer distribution of the blue crab in the Russian sector of the Bering Sea in 2017 year, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*, Materials of XIX Int. Sci. Conf., Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2018, pp. 259–262.

Fedotov, P.A., The size composition of the blue crab in 2005–2017 years in the Russian sector of the Bering Sea, in *Coastal and marine zone of the Russian Far east: from exploration to the sustainable development*: Proceedings of The Russian scientific conference with international participation, dedicated to the 20th anniversary of the UNESCO “Marine Ecology” International Chair of FEFU, Vladivostok: Far Eastern Federal University, 2018, pp. 117–119.

Fedotov, P.A., Interannual dynamics of the size composition of blue crab *Paralithodes platypus* in the north-western part of the Bering Sea, in *Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters*, Abstracts of the XIV international scientific conference, dedicated to the 100th anniversary of V.Ya. Levanidov's birthday, Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2013, pp. 299–306.

Fedotov, P.A., Distribution and some features of the biology of the blue crab in the territorial waters of the northwestern part of the Bering Sea, in *Mater. 8-y Vseros. nauch. konf. “Promyslovyye bespozvonochnyye”* (Proc. 8th All-Russ. Sci. Conf. “Commercial invertebrates”), Kaliningrad: KGTU, 2015, pp. 106–108.

Fedotov, P.A. and Chernienko, I.S., Size composition and growth rates of blue king crab *Paralithodes platypus* Brandt, 1850 in the Russian sector of the Bering Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 81–89. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-81-89

Newman, K.B., Buckland, S.T., Morgan, B.J.T., King, R., Borchers, D.L., Cole, D.J., Besbeas, P., Gimenez, O., and Thomas, L., *Modelling population dynamics: model formulation, fitting and assessment using state-space methods*, New York: Springer, 2014.

Tusell, F., Kalman filtering in R, *J. of Statistical Software*, 2011, vol. 39, no. 2, pp. 1–27. doi 10.18637/jss.v039.i02

R Core Team, R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021.

Поступила в редакцию 22.04.2022 г.

После доработки 11.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 22.04.2022; approved after reviewing 11.05.2022; accepted for publication 20.05.2022

Научная статья

УДК 597.552.511–135.1

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-343-350

EDN: DPEDLS



НЕРКА ОСТРОВА ИТУРУП: ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОИЗВОДИТЕЛЕЙ ИЗ ПРОМЫСЛОВЫХ УЛОВОВ В 2021 ГОДУ

А.Н. Ельников¹, О.В. Зеленников^{2*}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
105187, г. Москва, Окружной проезд, 19;

² Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, 7/9

Аннотация. Исследовали производителей нерки, выловленных в июле-августе 2021 г. в северной части о. Итуруп, а также в заливах Простор и Курильский. Практически все особи имели возраст 1.2+ и 1.3+ при значительном доминировании первого из них, как у самок (88,9 %), так и у самцов (80,0 %), и при символическом представительстве производителей других возрастных групп. Особи обоих полов более старшего возраста были достоверно крупнее. Проводя в море только два года, самки и самцы нерки у о. Итуруп имели массу меньше, чем производители других промысловых стад Дальнего Востока России. Полагаем, что более короткий период полового созревания повышает шансы нерки о. Итуруп на формирование стада относительно высокой численности при ее искусственном воспроизводстве.

Ключевые слова: нерка, *Oncorhynchus nerka*, Итуруп, характеристика производителей

Для цитирования: Ельников А.Н., Зеленников О.В. Нерка острова Итуруп: характеристика производителей из промысловых уловов в 2021 году // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 343–350. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-343-350. EDN: DPEDLS.

Original article

Sockeye salmon of Iturup Island: characteristics of spawners from commercial catches in 2021

Andrey N. Elnikov*, Oleg V. Zelennikov**

* Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
19, Okružhnoy passage, Moscow, 105187, Russia;

** St. Petersburg State University, 7/9, University Embankment, Sankt-Petersburg, 199034, Russia

* Ph.D., senior researcher, elnikov@rambler.ru

** D.Biol., assistant professor, oleg_zelennikov@rambler.ru

* Ельников Андрей Николаевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, elnikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-5511-2382; Зеленников Олег Владимирович, доктор биологических наук, доцент, oleg_zelennikov@rambler.ru, ORCID 0000-0001-8779-7419.

© Ельников А.Н., Зеленников О.В., 2022

Abstract. Spawners of sockeye salmon caught in northern Iturup and in the Prostor Bay and Kurilsky Bay in July-August, 2021 are investigated. Almost all of them had the age 1.2+ or 1.3+, with prominent prevalence of the former both for females (88.9 %) and males (80.0 %); other age groups had symbolic representation. Older individuals of both sexes were significantly larger. The sockeye of Iturup Island spend only 2 years in the sea, so both females and males are smaller by weight than the producers of other sockeye herds in the Russian Far East. The short puberty is supposedly favorable for formation of relatively abundant stock of artificial reproduction by the sockeye of Iturup Island.

Keywords: sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, Iturup Island, spawner

For citation: Elnikov A.N., Zelennikov O.V. Sockeye salmon of Iturup Island: characteristics of spawners from commercial catches in 2021, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 343–350. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-343-350. EDN: DPEDLS.

Введение

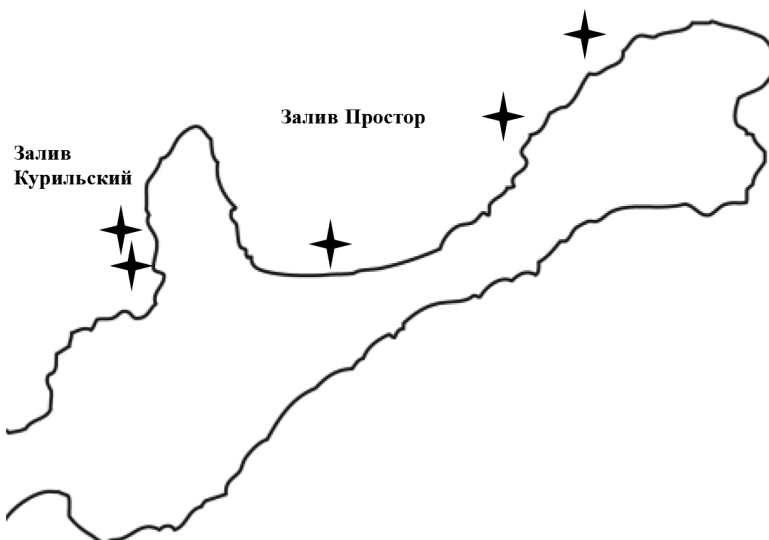
Тихоокеанский лосось нерка *Oncorhynchus nerka* Walbaum является третьим по численности видом лососевых рыб, освоенных промыслом на о. Итуруп. Вместе с тем нерка имеет более высокую, чем горбуша или кета, потребительскую и, соответственно, коммерческую стоимость, побуждая рыбопромышленников задуматься над увеличением численности этого вида. И поскольку нерестовые площади для естественного воспроизводства нерки являются ограниченными, то и резервы для увеличения ее численности видятся в заводском воспроизводстве молоди. Особенно если учесть, что за последние 25 лет число рыбодных заводов на о. Итуруп с двух увеличилось до двадцати при наличии дальнейших планов их строительства. Следует отметить, что в настоящее время на о. Итуруп есть заводы с максимальным для Сахалинской области разнообразием условий воспроизводства, в том числе и высокотемпературные предприятия [Зеленников и др., 2021], на которых при желании можно добиться ускоренного роста и развития молоди.

Вместе с тем до настоящего времени нерка популяций о. Итуруп не является изученной. Нам известны только основные водоемы, в которых осуществляется ее нерест, характеристика молоди и производителей популяции оз. Красивого [Жульков и др., 2012], а также данные о жилой форме нерки из оз. Сопочного [Иванков, 1984]. Имеющихся сведений явно недостаточно для принятия решения о заводском разведении молоди нерки, особенно если учесть, что оз. Красивое имеет соединение с морем на океанской стороне о. Итуруп, тогда как все остальные популяции нерки приурочены к водоемам и водотокам со стороны Охотского моря, где к тому же осуществляется практически весь промысел горбуши и кеты и функционируют все рыбодные заводы. В первую очередь необходимо получить представление о размерно-возрастной характеристике производителей нерки, размножающихся в разных водоемах и водотоках.

С учетом дефицита имеющихся данных целью работы в ходе путины 2021 г. было впервые определить размерно-возрастную структуру промыслового стада нерки охотоморского побережья о. Итуруп.

Материалы и методы

В июле-августе 2021 г. в период промысла горбуши и кеты в прибрежье о. Итуруп вылавливали и исследовали идущих на нерест производителей нерки. Все экземпляры нерки были выловлены ставными неводами непосредственно в морской воде. Участок, на котором осуществляли лов, простирался от северной оконечности острова и далее на юг по охотоморской стороне с охватом заливов Простор и Курильский (см. рисунок). Всего было обследовано 150 производителей нерки. Большая часть этой группы — 126 экз. — была выловлена в северной части острова, 8 экз. — в зал. Простор, 15 экз. — в зал. Курильском. Рыб измеряли, взвешивали, по чешуе определяли возраст, а по навеске икры — величину абсолютной плодовитости. Данные оценивали



Места отлова нерки у побережья северной части о. Итуруп
Locations of sockeye salmon catches at the coast of northern Iturup Island

статистически. Достоверность различий средних значений устанавливали при помощи t-критерия Стьюдента ($p < 0,05$).

Результаты и их обсуждение

В ходе исследования были выявлены производители шести возрастных групп при сочетании пресноводного и морского периодов жизни. Практически все рыбы, как самки, так и самцы, имели пресноводный возраст 1+. Только одна особь из 150 вышла в морскую среду в возрасте 0+ и только 4 — в возрасте 2+. При анализе продолжительности жизни в море мы можем видеть, что абсолютное большинство рыб, выйдя в морскую среду в возрасте 1+, прожили там только 2 года; среди самок таких рыб оказалось 88,9 %, среди самцов — 80,0 %. Рыб, проживших в море 3 года, оказалось значительно меньше (см. таблицу). Таким образом, возрастная структура стада нерки, выловленной у охотоморского побережья, оказалась крайне однородной. Практически все исследованные производители принадлежали к двум возрастным группам — 1.2+ и 1.3+ — при значительном доминировании первой из них. Представительство остальных четырех возрастных групп было символическим.

Длина, масса и величина абсолютной плодовитости у самок самой массовой группы в возрасте 1.2+ в среднем составили 53,3 см, 1,66 кг и 2728,4 шт. (см таблицу). У рыб, проживших на год дольше либо в пресной воде, либо в море, эти показатели были достоверно ($p < 0,05$) больше. Длина, масса и величина абсолютной плодовитости у самок в целом практически совпадали с показателями самой многочисленной группы в связи с ее значительным численным доминированием. Длина и масса самцов в возрасте 1.2+ составили в среднем 56,2 см и 2,05 кг (см. таблицу). У рыб, проживших в море на год дольше, эти показатели также достоверно увеличились ($p < 0,05$).

В завершение отметим, что в течение миграционного сезона на одних и тех же участках облавливаемой акватории в хронологически более поздних уловах попадались особи со все более выраженными нерестовыми изменениями. Так, величины гонадосоматического индекса у самок, пойманных 30 июля, 4, 6, 11 и 24 августа, составили соответственно 3,41; 3,96; 4,17; 5,05 и 6,44 %.

Перед тем как обсудить полученные данные, отметим, что нерка для исследователей представляет не меньший интерес, чем более многочисленные кета и горбуша, чему способствуют и наиболее сложная внутривидовая организация этого вида лосо-

Характеристика производителей нерки, выловленных в прибрежье о. Итуруп в период с 30 июля по 24 августа 2021 г.
 Characteristics of the sockeye salmon spawners caught at the coast of Iturup Island in the period from July 30 to August 24, 2021

Возраст	Число рыб	Длина рыб AC, см	Длина рыб AD, см	Масса рыб, кг	Масса порки рыб, кг	Масса гонад, мг	Плодовитость, шт.
<i>Самки</i>							
0.3+	1	55	52	1,86	1,68	108	2642
1.1+	1	49	46	1,11	1,02	26	–
1.2+	80	$53,3 \pm 0,2$ 48–57	$50,3 \pm 0,2$ 45–55	$1,66 \pm 0,02$ 1,28–2,10	$1,51 \pm 0,02$ 1,13–1,94	$71,8 \pm 2,7$ 22–166	$2728,4 \pm 49,3$ 1650–3388
1.3+	5	$56,4 \pm 1,2$ 52–59	$53,2 \pm 1,1$ 49–55	$1,89 \pm 0,09$ 1,61–2,12	$1,73 \pm 0,08$ 1,47–1,92	$85,2 \pm 14,8$ 44–132	$3029,8 \pm 74,0$ 2842–3156
2.2+	3	$56,0 \pm 1,0$ 55–58	$53,0 \pm 1,0$ 52–55	$1,98 \pm 0,15$ 1,89–2,28	$1,82 \pm 0,15$ 1,74–2,10	$77,3 \pm 5,9$ 66–80	$3034,2 \pm 100,4$ 2911–3157
Среднее	90	$53,5 \pm 0,2$ 48–59	$50,6 \pm 0,2$ 45–59	$1,68 \pm 0,02$ 1,11–2,28	$1,53 \pm 0,02$ 1,02–2,10	$72,6 \pm 2,5$ 22–166	$2758,2 \pm 43,8$ 1650–3388
<i>Самцы</i>							
1.2+	48	$56,2 \pm 0,4$ 50–60	$53,1 \pm 0,4$ 47–57	$2,05 \pm 0,04$ 1,44–2,56	$1,92 \pm 0,04$ 1,35–2,41	$37,0 \pm 1,3$ 12–60	–
1.3+	11	$60,4 \pm 1,3$ 53–65	$56,9 \pm 1,2$ 50–61	$2,43 \pm 0,14$ 1,84–2,94	$2,26 \pm 0,13$ 1,69–2,71	$35,3 \pm 3,4$ 8–46	–
2.1+	1	55	51	1,69	1,61	35	–
Среднее	60	$56,9 \pm 0,4$ 50–65	$53,8 \pm 0,4$ 47–61	$2,11 \pm 0,04$ 1,44–2,94	$1,97 \pm 0,04$ 1,35–2,71	$36,6 \pm 1,2$ 8–60	–

Примечание. Над чертой — среднее значение показателя и его ошибка, под чертой — предел варьирования показателя.

сей [Бугаев и др., 2002; Winans et al., 2003; Godbout et al., 2011; Голубь, 2014; и др.], и уникальные особенности ее биологии [Маркевич и др., 2011; Зеленников, 2019], и ее заметная роль в функционировании морских и пресноводных сообществ [Burgner, 1991; Бугаев и др., 2015; Ruggerone, Connors, 2015; и др.]. Тем удивительнее представляется практически полное отсутствие даже общих данных о производителях нерки промысловых стад охотоморского побережья. Например, в обобщающей работе «Рыбы Курильских островов» [Жульков и др., 2012] есть сведения только о производителях нерки оз. Красивого и лишь указывается на наличие популяций, приуроченных к другим рекам и озерам острова.

Известно, что производители тихоокеанских лососей перемещаются к рекам северной части охотоморского побережья Итурупа с севера на юг, преимущественно заходя в Охотское море через прол. Фриза [Углова, 2020]. С большой долей уверенности можно полагать, что производители нерки, пойманные на столь протяженной акватории, принадлежали к разным нерестовым группам. Представляется вероятным, что если не все, то большая часть рыб, пойманных в северной части острова, могла перемещаться на нерест в р. Славную (оз. Славное) и оз. Сопочное. Поскольку это два из трех водоемов, где присутствуют самые крупные нерестовые группировки нерки на о. Итуруп [Никифоров, Шитова, 2012], не удивительно, что именно в северной части острова нерка в приловах к горбуше была самой многочисленной. Вместе с тем производители, пойманные южнее — в заливах Простор и Курильский, могли двигаться на нерест в направлении рек Курилка и Куйбышевка (Куйбышевского озера), в которых также отмечали нерест нерки.

В ходе обследования производителей было выявлено крайне низкое разнообразие возрастных групп, которое к тому же было по большей части представительским, а не

функциональным, поскольку практически все особи принадлежали к двум возрастным группам при резком доминировании одной из них.

Хорошо известно, что молодь наиболее крупных стад нерки на азиатском побережье, например популяции оз. Курильского, мигрирует в море преимущественно в возрасте 2+ и проводит там в основном 2 или 3 года [Бугаев, 2011]. В популяциях, вносящих меньший вклад в промысловое стадо, например многочисленных рек западного и восточного побережий Камчатки, а также и других регионов, молодь нерки в массе мигрирует в море в возрасте 1+, но и в море проводит преимущественно 3 года [Бугаев и др., 2002; Кловач, Ельников, 2013; Голубь, 2014; и др.]. Такая молодая группа рыб, как в нашем случае, до сих пор еще не исследовалась специалистами. Так, в обобщенной монографии «Азиатская нерка» [Бугаев, 2011] приводятся сведения о размерно-возрастном составе стад из 63 озер и рек при наблюдении от 1 до 15 лет. Самая большая доля производителей нерки в возрасте 1.2+ была выявлена в 2003 г. в р. Карага на северо-востоке Камчатки — 35,4 % и в 1995 г. в р. Беттобу на о. Шумшу — 35,5 %. Во всех остальных случаях доля рыб этого возраста была, как правило, значительно меньше, а основу промысловых стад составляли особи в возрасте 1.3+, 2.2+ и 2.3+.

Как следствие того, что обследованные нами производители нерки были младше рыб, сведения по которым приводятся в литературе, они имели меньшие длину и массу. Удалось выявить только одно исключение, противоречащее этому факту. Так, в 2002 г. в р. Паратунка при выборке в 113 экз. масса самок и самцов составила в среднем 1,57 и 1,74 кг. Величина абсолютной плодовитости исследованных нами рыб в среднем также оказалась меньше, чем у рыб всех других азиатских стад [Бугаев, 2011].

Таким образом, обследованные нами производители нерки в среднем имели значительно меньшие размеры, чем производители крупнейших промысловых стад, но и были существенно младше в сумме речного и морского возраста, что, несомненно, имеет решающее значение при оценке перспективы заводского воспроизводства молоди этого вида. Представляется очевидным, что при дефиците акватории для нагула молоди перспективным является сравнительно непродолжительный период ее пребывания в пресной воде. В свою очередь сравнительно непродолжительный период морского нагула также будет способствовать увеличению численности промыслового стада. Необходимо учесть, что к настоящему времени накоплен практический опыт выращивания нерки в условиях, которые позволяют добиться смолтификации молоди в возрасте 0+, например, на расположенном на Камчатке Малкинском ЛРЗ [Манухов, 2010]. Температурный режим на некоторых предприятиях, на ЛРЗ «Янкито», позволяет применить этот опыт и в рыбоводной практике на о. Итуруп.

Заключение

Полученные данные позволяют сформулировать заключение в следующем виде. Производители нерки при промысле горбуши облавливаются ставными неводами вдоль всего охотоморского побережья северной части о. Итуруп. Выловленные в разных местах как самки, так и самцы принадлежат к двум возрастным группам 1.2+ и 1.3+ при значительном доминировании первой из них и при символическом представительстве производителей других возрастных групп. Таким образом, календарный возраст стада нерки на о. Итуруп в 2021 г. был практически таким же, как календарный возраст стада кеты. За единичным исключением промысловые стада обоих видов составляют четырех- и пятилетние особи. Проводя в море только два года, самки и самцы нерки у о. Итуруп имеют массу меньше, чем производители других промысловых стад Дальнего Востока России. Однако более короткий период полового созревания повышает шансы нерки о. Итуруп на формирование стада относительно высокой численности при ее искусственном воспроизводстве даже в условиях значительного лимита природных нерестовых и выростных площадей и, соответственно, повышает ее привлекательность в качестве объекта заводского выращивания.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность мастерам рыбообработки перерабатывающего комплекса «Рейдово» за возможность исследовать производителей нерки.

The authors thank the masters of fish processing plant in Reidovo who allowed analyses of the sockeye salmon producers.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study has no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Для биологических анализов использовали рыбу только из промысловых уловов.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Fish from commercial catches only were subjected to biological analyses.

The authors state that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

А.Н. Ельников организовал и возглавил проведение всех работ, лично провел биологический анализ производителей и определил их возраст. Оба автора совместно анализировали данные. О.В. Зеленников инициировал написание статьи и подготовку ее к печати.

A.N. Elnikov organized and managed the study and personally conducted biological analysis of the sockeye producers and determined their age. Both authors analyzed the data jointly. The text was written and prepared for publication by O.V. Zelennikov.

Список литературы

Бугаев А.В., Растягаева Н.А., Ромаденкова Н.Н. и др. Результаты многолетнего биологического мониторинга тихоокеанских лососей рыбодных заводов Камчатского края // Изв. ТИНРО. — 2015. — Т. 180. — С. 273–309. DOI: 10.26428/1606-9919-2015-180-273-309.

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка–2 (биологическая структура и динамика численности локальных стад в конце XX — начале XXI вв.) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2011. — 380 с.

Бугаев В.Ф., Дубынин В.А., Бугаев А.В. и др. К вопросу о биологии некоторых стад нерки *Oncorhynchus nerka* Walbaum (Salmonidae) рек Западной Камчатки // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 182–191.

Голубь Е.В. Возрастной состав чукотской нерки *Oncorhynchus nerka* // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 179. — С. 10–31. DOI: 10.26428/1606-9919-2014-179-10-31.

Жульков А.И., Шубин А.О., Чупахин В.М. и др. Нерка о. Итуруп // Рыбы Курильских островов / под ред. О.Ф. Гриценко. — М. : ВНИРО, 2012. — С. 153–165.

Зеленников О.В. Гаметогенез тихоокеанских лососей. 3. Сравнительный анализ состояния гонад у молоди тихоокеанских лососей в связи с формированием плодовитости // Тр. ЗИН РАН. — 2019. — Т. 323, № 4. — С. 429–441. DOI: 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429.

Зеленников О.В., Плискунов И.В., Вараксин И.А. Особенности выращивания молоди кеты *Oncorhynchus keta* на тепловодном заводе прудового типа // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 12-й Нац. (Всерос.) науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2021. — С. 100–104.

Иванков В.Н. Проходная и жилая формы нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) о. Итуруп (Курильские острова) // Биология проходных рыб Дальнего Востока. — Владивосток : ДВГУ, 1984. — С. 65–73.

Кловач Н.В., Ельников А.Н. Структура нерестового стада нерки (*Oncorhynchus nerka*) р. Апука (северо-восточная Камчатка) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2013. — Вып. 30. — С. 39–43.

Манухов А.И. Оценка качества молоди нерки (*Oncorhynchus nerka*), выращиваемой на заводах Камчатки с тепловодным и холодноводным типами разведения // 8-я Международная

конференция по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных : тез. докл. — Калининград : АтлантНИРО, 2010. — С. 63–65.

Маркевич Г.Н., Ивашкин Е.Г., Павлов Е.Д. Явление посленерестового выживания у озерной нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Изв. РАН. Сер. Биол. — 2011. — № 5. — С. 619–624.

Никифоров А.И., Шитова М.В. Изучение популяций нерки (*Oncorhynchus nerka*) острова Итуруп // Экология, эволюция и систематика животных : сб. мат-лов Междунар. науч.-практ. конф. — Рязань : НП «Голос губернии», 2012. — С. 330–331.

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

Burgner R.L. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver, Canada : UBC Press, 1991. — P. 3–117.

Godbout L., Wood C.C., Wither R.E. et al. Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) return after an absence of nearly 90 years: A case of reversion to anadromy // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2011. — Vol. 68, № 9. — P. 1590–1602.

Ruggerone G.T., Connors B.M. Productivity and life history of sockeye salmon in relation to competition with pink and sockeye salmon in the North Pacific Ocean // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2015. — Vol. 72, № 6. — P. 818–833. DOI: 10.1139/cjfas-2014-0134.

Winans G.A., Pollard S., Kuligowski D.R. Two reproductive life history types of kokanee *Oncorhynchus nerka*, exhibit multivariate morphometric and protein genetic differentiation // Environ. Biol. Fish. — 2003. — Vol. 67, № 1. — P. 87–100. DOI: 10.1023/A:1024401102141.

References

Bugaev, A.V., Rastyagaeva, N.A., Romadenkova, N.N., Kudzina, M.A., Davidyuk, D.A., Gavruseva, T.V., Ustimenko, E.A., Bochkova, E.V., and Pogodaev, E.G., Results of long-term biological monitoring of pacific salmon in the hatcheries of Kamchatsky Krai, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2015, vol. 180, pp. 273–309. doi 10.26428/1606-9919-2015-180-273-309

Bugaev, V.F., Aziatskaya nerka–2 (biologicheskaya struktura i dinamika chislennosti lokal'nykh stad v kontse XX — nachale XXI vv.) (Asian Sockeye Salmon–2 (Biological Structure and Abundance Dynamics of Local Stocks in the Late 20th and the Early 21st Century)), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2011.

Bugaev, V.F., Dubynin, V.A., Bugaev, A.V., Ostroumov, A.G., and Maslov, A.V., On biology of some sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* stocks in the rivers of West Kamchatka, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2002, no. 6, pp. 182–191.

Golub', E.V., Age composition of Chukchi sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 179, pp. 10–31. doi 10.26428/1606-9919-2014-179-10-31

Zhulkov, A.I., Shubin, A.O., Chupakhin, V.M., Kovalenko, S.A., Borzov, S.I., Sidorov, L.K., and Pichugin, M.Yu., Nerka Iturup island, in *Ryby Kuril'skikh ostrovov* (Fishes of the Kuril Islands), Gritsenko, O.F., ed., Moscow: VNIRO, 2012, pp. 153–165.

Zelennikov, O.V., Gametogenesis of the pacific salmon. 3. Comparative analysis of the state of gonads in juvenile pacific salmon due to fertility formation, *Trudy ZIN RAN*, 2019, vol. 323, no. 4, pp. 429–441. doi 10.31610/trudyzin/2019.323.4.429

Zelennikov, O.V., Pliskunov, I.V., and Varaksin, I.A., Features of chum salmon *Oncorhynchus keta* juvenile growing at the warm water fish farm of pond type, in *Mater. 12-y Nats. (Vseross.) nauchno-pract. konf. "Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie"* (Proc. 12th Nat. (All-Russ.) Sci.-Pract. Conf. "Natural Resources, Their Current State, Conservation, and Commercial and Technical Use"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2021, pp. 100–104.

Ivankov, V.N., Anadromous and residential forms of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) Iturup Island (Kuril Islands), in *Biologiya prokhodnykh ryb Dal'negu Vostoka* (Biology of Anadromous Fishes in the Far East), Vladivostok: Dal'nevost. Gos. Univ., 1984, pp. 65–73.

Klovach, N.V. and Elnikov, A.N., Structure of mature sockeye salmon stock (*Oncorhynchus nerka*) in Apuka River (Northeastern Kamchatka), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2013, no. 30, pp. 39–43.

Manukhov, A.I., Evaluation of the quality of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) reared at the hatcheries of Kamchatka with warm-water and cold-water breeding types, in *8th Inter-*

national Conference on the Early Ontogenesis of Fishes and Commercial Invertebrates: Abstracts, Kaliningrad: Issued by AtlantNIRO, 2010, pp. 63–65.

Markevich, G.N., Ivashkin, E.G., and Pavlov, E.D., Postspawning Survival in Lacustrine Sock-Eyed Salmon *Oncorhynchus nerka* Walb., *Biol. Bull.*, 2011, vol. 38, no. 5, pp. 533–537.

Nikiforov, A.I. and Shitova, M.V., Study of populations of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Iturup Island, in *Mater. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. «Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh»* (Intern. Sci.-Pract. Conf. «Ecology, evolution and taxonomy of animals»), Ryazan: NP “Golos gubernii”, 2012, pp. 330–331.

Uglova, T.Yu., Biology, structure of spawning approaches and fisheries for pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) Iturup (South Kuril Islands), *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Moscow, 2020.

Burgner, R.L., Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 3–117.

Godbout, L., Wood, C.C., Wither, R.E., Lathma, S., Nelson, R.J., Wetzel, L., Barnett-Johnson, R., Grove, M.J., Schmitt, A.K., and McKeegan, K.D., Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) return after an absence of nearly 90 years: A case of reversion to anadromy, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2011, vol. 68, no. 9, pp. 1590–1602.

Ruggerone, G.T. and Connors, B.M., Productivity and life history of sockeye salmon in relation to competition with pink and sockeye salmon in the North Pacific Ocean, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2015, vol. 72, no. 6, pp. 818–833. doi 10.1139/cjfas-2014-0134

Winans, G.A., Pollard, S., and Kuligowski, D.R., Two Reproductive Life History Types of Kokanee, *Onchorynchus nerka*, Exhibit Multivariate Morphometric and Protein Genetic Differentiation, *Environ. Biol. Fishes*, 2003, vol. 67, no. 1, pp. 87–100. doi 10.1023/A:1024401102141

Поступила в редакцию 5.05.2022 г.

После доработки 18.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

*The article was submitted 5.05.2022; approved after reviewing 18.05.2022;
accepted for publication 20.05.2022*

Научная статья

УДК 597.552.511–135.1

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368

EDN: FCHNIW

**ПРОИЗВОДИТЕЛИ НЕРКИ В БАССЕЙНЕ НАЧИКИНСКОГО ОЗЕРА
(ЮГО-ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА): БИОЛОГИЯ И ЧИСЛЕННОСТЬ****О.М. Запорожец, Г.В. Запорожец***

Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),

683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Аннотация. Охарактеризовано состояние нерестовой части популяции начикинской нерки в 2002–2021 гг. Установлено, что производители ранней расы, заходя весной и в начале лета с моря в озеро, созревают на глубине и нерестятся с июля до конца августа в трех разных локусах — ручьевых, ключевых и озерных, образуя соответствующие экотипы, а поздней расы заходят в июле-августе, созревают и нерестятся до декабря в таких же локусах. Производители обеих рас различаются также возрастной структурой, размерами тела и плодовитостью, в популяции преобладают самцы, среди которых растет доля мелких особей. По материалам авиаучетов количество рыбы на нерестилищах постепенно уменьшалось вплоть до 2016 г. В результате съемок с квадрокоптера представлены данные о численности нерки ранней и поздней рас на разных нерестилищах в 2018–2021 гг. Количество производителей ранней расы колебалось в пределах ~100–400 тыс. экз., поздней — ~300–500 тыс. экз.; изменения численности производителей по расам несинхронны. Выявленные значительные нерестовые запасы требуют не только надежной охраны, но и ежегодного изучения с целью прогнозирования дальнейших подходов.

Ключевые слова: нерка, расы, биологические характеристики, нерест, динамика, учет численности

Для цитирования: Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Производители нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка): биология и численность // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 351–368. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Original article

**Sockeye salmon spawners in the basin of Nachikinskoye Lake
(south-western Kamchatka): biology and abundance****Oleg M. Zaporozhets*, Galina V. Zaporozhets****

*, ** Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO),

18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

* D.Biol., leading researcher, kamzaporozh@gmail.com

** Ph.D., leading researcher, zaporozhets.g.v@kamniro.ru.

* Запорожец Олег Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, kamzaporozh@gmail.com, ORCID 0000-0001-7448-7817; Запорожец Галина Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, zaporozhets.g.v@kamniro.ru, ORCID 0000-0003-0364-9772.

Abstract. State of the spawning part of the sockeye salmon population in Lake Nachikinskoye is characterized. Adults of the early race enter the lake from the sea in spring and early summer, mature at a depth and spawn from July to late August in three different loci — creeks, springs and lake, forming the corresponding ecotypes. The late race representatives enter the lake in July-August, mature, and spawn until December in the same loci. The races differ in age structure, size and fecundity. Males dominate in both races, with a growing proportion of small-sized individuals. According to the materials of aero surveys, the number of fish on the spawning grounds decreased gradually until 2016. Recent data are presented for the number of sockeye salmon belonged to early and late races on certain spawning grounds in the lake basin, based on results of quadrocopter surveys in 2018–2021. The number of the early race spawners was $\sim 100\text{--}400 \times 10^3$ ind., late race $\sim 300\text{--}500 \times 10^3$ ind.; the fluctuations were not synchronous between the races. These great spawning stocks require reliable protection and detailed annual monitoring to predict further changes.

Keywords: sockeye salmon, race, biological characteristics, spawning, dynamics, fish stock accounting

For citation: Zaporozhets O.M., Zaporozhets G.V. Sockeye salmon spawners in the basin of Nachikinskoye Lake (south-western Kamchatka): biology and abundance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Oceanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 351–368. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-351-368. EDN: FCHNIW.

Введение

Первые данные о биологических характеристиках производителей нерки ранней и поздней рас, нерестующей в бассейне Начикинского озера, были получены в начале 1930-х гг. научным сотрудником Камчатского отделения ТИРХ Р.С. Семко [1935]; следующий рукописный отчет, содержащий биологические характеристики производителей ранней расы нерки, появился в начале 1980-х гг. [Варнавская, 1981]. Первыми публикациями были две наши работы, в которые вошли материалы о производителях начикинской нерки обеих рас за период 1986–2012 гг. [Запорожец, Запорожец, 2013; Запорожец и др., 2013]. С тех пор получены новые данные, в том числе по срокам и местам нереста, по характеристикам производителей ранней нерки, нерестящейся в озерной литорали, а поздней — в ключах и притоках, требующие анализа и осмысления, принимаая во внимание важность этого объекта в регионе.

Учет численности производителей нерки в бассейне Начикинского озера (как и по всей р. Большой) с 1957 г. осуществляли авианаблюдатели с самолетов и вертолетов [Крогиус, 1955; Остроумов, 1964, 1970]. Позже его стали дополнять наземные обследования [Запорожец, Запорожец, 2015, 2017]. С 2017 г. мы начали внедрять в этом районе количественную оценку нерестующей нерки с помощью фотосъемок с quadrocoptera с последующей обработкой снимков [Запорожец, Запорожец, 2017, 2018], при этом обнаружались значительные отличия наших данных от авиаучетных [Запорожец и др., 2020а, б]. Расширение и углубление наших исследований привело к увеличению не только объема обрабатываемых материалов, но и суммарного ежегодно учитываемого количества нерестовавших рыб, что вызвало необходимость корректировки данных по динамике численности начикинской нерки за последние четыре года. Поэтому было решено обработать по единой методике и представить материалы съемок с беспилотных летательных аппаратов (БПЛА), реконструировав по возможности недостающие данные.

Цель настоящей работы — охарактеризовать состояние нерестовой части популяции начикинской нерки в современный период. Для этого надо было, во-первых, провести статистический анализ различий основных биологических показателей производителей нерки из разных эколого-темпоральных группировок и оценить динамику трендов; во-вторых, представить данные по численности ранней и поздней рас начикинской нерки, полученные авианаблюдателями в 1957–2021 гг., затем — с помощью БПЛА в период 2018–2021 гг., и сравнить данные за последние четыре года.

Материалы и методы

Озеро Начикинское, в бассейне которого нерестится множество производителей нерки, расположено на юге Камчатского полуострова. Здесь берет исток р. Плотникова, которая, сливаясь с р. Быстрой, образует р. Большую — крупнейшую водную артерию юго-западной Камчатки. Площадь озера составляет 7,14 км², длина — 5,4 км, ширина — 2,5 км, максимальная глубина — 36,5 м [Николаев, Николаева, 1991], периметр ~17 км. Площадь озерного бассейна — около 200 км², расстояние по реке до моря — около 200 км. В озеро впадает ряд водотоков и у его береговой линии имеются многочисленные выходы грунтовых вод — лимно- и реокрены.

В работе использованы материалы биологического анализа производителей начикинской нерки, собранные сотрудниками КамчатНИРО в 2002–2021 гг. — 2374 экз., из них 1173 особи ранней расы и 1201 поздней; для сравнительного анализа использована также выборка ранней нерки (633 экз.) Р.С. Семко за 1934 г. Общий объем проб составил 3007 экз. Конкретное место вылова, позволяющее определить экотип нерестилищ, зафиксировано только у 1937 особей ранней и поздней рас.

Рыбу на нерестилищах отлавливали сетью преимущественно незрелую, измеряли, брали чешую, определяли пол и аккуратно выпускали в воду. Поэтому данных по массе и плодовитости особей относительно немного.

Возраст большинства рыб (2261 экз.) определен по чешуе О.М. Запорожцем и частично — Е.Г. Погодаевым. Для обозначения возраста применяли систему классификации [Кoo, 1962], при которой пресноводный возраст отделяется точкой от морского, а общий возраст возврата получается суммированием пресноводного и морского.

Методы сбора данных по численности (съёмки нерестящихся производителей с БПЛА) в 2018 и 2019 гг. подробно описаны ранее [Запорожец и др., 2020а, б]. Маршруты съёмок в 2020 и 2021 гг. были сходны с таковыми в 2019 г., но длина их в притоках увеличилась до 50 км за день, число полетов — до 140 за сезон, промежутки уменьшились с 9 до 7 дней (для большей детализации динамики нереста), а интервалы между кадрами при съёмках — до 5 с (для улучшения качества ортотрансформации). За счет оптимизации точек начала и конца каждой съёмки, заблаговременного планирования полетных миссий в программе DJI Pilot [<https://www.dji.com/ru/downloads/djiapp/dji-pilot>] и автоматизации самих полетов в 2021 г. удавалось за один рабочий день совместить облеты периметра озера, маневрируя галсами (~20 км), со съёмками его притоков (~30 км), что ранее занимало как минимум 2 дня. Это позволило получить в 2021 г. наиболее полные данные, несмотря на неблагоприятную погоду для полетов. Подсчет поздней нерки производили по снимкам тотально по всему периметру озера, используя по возможности мозаики ортотрансформированных снимков.

Нами пересмотрены все данные по учету численности производителей, собранные с помощью квадрокоптера Phantom 4 Pro в 2018–2021 гг., по большей части заново обработаны их массивы по одним и тем же схемам. Основанием для реконструкции неполных данных по численности ранней нерки в 2018 и 2019 гг. послужила сходная динамика изменения количества производителей от начала их хода в притоки озера до окончания нереста в 2020 и 2021 гг., характеризующаяся довольно резким ростом до пиковых значений и более медленным и протяженным спадом. Реконструкция данных хода и нереста, направленная на более адекватное отражение реальной межгодовой динамики численности, стала возможна в тех водотоках, где были данные по пиковым значениям количества производителей и сведения о времени начала и конца нереста в притоках.

Оценка общей численности во всех случаях выполнена методом «трапециевидного приближения» — численного интегрирования функции одной переменной, которое заключается в замене на каждом элементарном отрезке подынтегральной функции на линейную [Демидович, Марон, 1966]. Площадь под

графиком аппроксимировали прямоугольными трапециями, используя формулу [Millar, Jordan, 2013]

$$AUC = \sum_{i=2}^m (t_i - t_{i-1}) \frac{(c_i + c_{i-1})}{2}, \quad N = \frac{AUC}{S},$$

где AUC — площадь под кривой (Area Under the Curve), соединяющей концы ординат, соответствующих данным съемок; t_i — день года, а c_i — количество производителей нерки, наблюдаемое для i -того обследования (число которых m), экз.; N — количество нерестившихся рыб, экз.; S — среднее время жизни рыб на гнездах, дни.

Этот способ расчета численности пропуска лососей используется давно [English et al., 1992; Hill, 1997; Quinn, Gates, 1997; Bue et al., 1998; Murdoch et al., 2018; и др.] и считается наиболее точным по сравнению с другими, за исключением случаев, когда данные обследований сильно разрежены либо первый и последний отсчеты ненулевые; но, в отличие от других, трапециевидный метод не требует допущений о статистическом распределении данных [Cousens et al., 1982; Hilborn et al., 1999; Parken et al., 2003; Millar, Jordan, 2013]. Поэтому предпосылками репрезентативности наших итоговых данных было наличие нулевых значений численности производителей на нерестилищах в начале и в конце анализируемых кривых и близость периода съемок к среднему времени жизни производителей [Запорожец, Запорожец, 2021].

Для оценки многолетней численности подходов использовали информацию по заполнению нерестилищ, полученную в ходе авиаучетных работ КамчатНИРО, и материалы промысловой статистики Северо-Восточного территориального управления Федерального агентства по рыболовству.

Результаты исследований обработаны с помощью программ STATISTICA и Excel. В ходе дисперсионного анализа биологических данных сравнивали основные характеристики (длину тела АС, массу, плодовитость, возраст) рыб разных экологических форм, рас и экотипов. При рассмотрении возрастной структуры субпопуляций использовали частотный анализ, для оценки влияния возраста пресноводного и морского нагула на размеры производителей — анализ корреляций.

Результаты и их обсуждение

Нерка в бассейне оз. Начикинского представлена двумя расами — ранней, идущей на нерест весной и в начале лета, и поздней, подходящей в июле и нерестящейся в августе [Бараненкова, Семко, 1934; Семко, 1935; Крохин, Крогиус, 1937]. Нашими исследованиями установлено, что ранняя нерка идет вверх по р. Плотникова с начала мая до конца июля, созревает в озерной котловине и нерестится с июля до конца августа в основном в притоках озера (ручьевого экотип), немного в ключах (ключевой экотип) и совсем мало — на озерной литорали (озерный экотип). Производители поздней расы заходят с моря в июле-августе, созревают в озере (преимущественно на глубине) и нерестятся с августа по декабрь, по большей части в озерной литорали (озерный экотип), а также в ключах (ключевой экотип) и притоках (ручьевого экотип), т.е. сроки нереста и его места частично перекрываются.

Условия инкубации икры на литорали озера, в ключах и в притоках существенно различаются, нагул молоди трех экотипов обеих рас происходит в озере, но разный период времени. Различаются период морского нагула и возраст возврата (табл. 1), которые в том числе определяют размеры, массу и плодовитость взрослых рыб.

Известно, что продолжительность пресноводного и морского нагула по-разному влияет на такие важные биологические характеристики возвращающихся производителей, как длина тела, масса и плодовитость, причем неоднозначно в разных экологических группировках [Burgner, 1991; Запорожец и др., 2013; Запорожец, Запорожец, 2020; и др.].

Таблица 1

Статистические значения пресноводного, морского и общего возраста (среднее \pm ст.ош.) ранней и поздней начикинской нерки в период 2002–2021 гг.

Table 1

Dynamics of the freshwater, marine and total age for sockeye salmon in Nachikinskoye Lake belonged to early and late races in 2002–2021 (average \pm standard error)

Возраст, годы	Паса			
	Ранняя		Поздняя	
	Самки (445 экз.)	Самцы (669 экз.)	Самки (517 экз.)	Самцы (630 экз.)
Пресноводный	1,35 \pm 0,02	1,49 \pm 0,02	1,41 \pm 0,02	1,42 \pm 0,02
Морской	3,02 \pm 0,01	2,33 \pm 0,02	2,96 \pm 0,01	2,57 \pm 0,03
Общий	4,37 \pm 0,03	3,82 \pm 0,02	4,37 \pm 0,02	3,99 \pm 0,03

В целом средний возраст возврата на нерест поздней нерки (4,16 \pm 0,02; n = 1147) достоверно больше (p < 0,0001), чем ранней (4,04 \pm 0,02; n = 1114). В то же время при сравнении длительности пресноводного нагула у самок ранней и поздней рас (без разделения на экотипы), а также у самцов достоверность различий не достигает первого уровня значимости (p < 0,05). Однако самцы нерки ранней расы нагуливаются в пресной воде дольше, чем самки; период морского нагула первых, наоборот, меньше, чем вторых. Кроме того, самцы поздней расы проводят в море больше времени, чем ранней, и общий возраст (возраст возврата) поздних самцов больше, чем возраст ранних. Суммарный возраст самок ранней расы больше, чем возраст самцов.

Также изучены соответствующие характеристики нерки из трех экотипов обеих рас (табл. 2). У самок ранней нерки все различия по пресноводному возрасту недостоверны (возможно, из-за малого объема озерных и ключевых выборок), а у самцов явно прослеживается тенденция к его увеличению в ряду «озерные — ручьевые — ключевые», и этот показатель у «ключевых» самцов достоверно максимален. Морской возраст поздних самцов явно больше, чем ранних, но внутри расовых групп этот показатель по экотипам не различается. Распределение показателей общего возраста близко к пресноводному: у самок все различия недостоверны, а у «ключевых» самцов этот показатель достоверно максимален.

Данные о возрастной структуре в группах производителей разных рас нерки представлены на рис. 1, где хорошо видно, что ее разнообразие максимально у самцов поздней расы (11 возрастных классов с доминантами 1.3 (36 %) и 2.3 (26 %)), а минимально у самок той же расы (6 возрастных классов с доминантами 1.3 (59 %) и 2.3 (34 %)).

Отметим, что Р.С. Семко [1935] по данным, собранным в 1934 г., не выявил различий по возрастной структуре между ранней и поздней расами начикинской нерки. Н.В. Варнавская [1981] у рыб ранней расы выделила четыре возрастных класса — 1.1, 1.2, 1.3 и 1.4. Те же классы мы насчитали у самцов и у самок ранней нерки в выборке Р.С. Семко за 1934 г. (633 экз.). Увеличение числа возрастных классов в последние десятилетия за счет удлинения сроков пресноводного нагула с 1 до 3 лет, особенно у самцов поздней расы, по-видимому, явилось последствием значительного браконьерского изъятия нерки, в первую очередь крупных особей, в 1990–2000-е гг. [Запорожец, Запорожец, 2007]. Подтверждением могут служить данные о том, что интенсивный промысел способствует не только уменьшению численности, но и смещению сроков нереста на более позднее время, измельчанию рыб и омоложению стад, при этом мелкие самцы имеют максимальный уровень гетерозиготности [Алтухов, Варнавская, 1983].

Корреляционный анализ данных начикинской нерки за 2002–2021 гг. показал достоверно отрицательное влияние длительности пресноводного периода и положительное — морского, особенно у самцов обеих рас (R = 0,78), на конечные размеры рыб. По нашим данным, длина самок и их плодовитость у ранней расы самые большие у особей, скатившихся годовиками и двухгодовиками и проживших в море 4 года, у

Таблица 2

Статистические значения пресноводного, морского и общего возраста (среднее ± ст.ош.) разных рас и экотипов начикинской нерки в период 2002–2021 гг.

Table 2

Dynamics of the freshwater, marine and total age for sockeye salmon in Nachikinskoye Lake belonged to certain races and ecotypes in 2002–2021 (average ± standard error; n — number of specimens)

Раса, пол, экотип	п, экз.	Пресноводный возраст	Морской возраст	Общий возраст
Ранняя, самки				
Озерный	5	1,80 ± 0,20	3,00 ± 0,00	4,80 ± 0,20
Ручьевой	386	1,34 ± 0,03	3,02 ± 0,01	4,36 ± 0,03
Ключевой	1	2,00 ± 0,00	3,00 ± 0,00	5,00 ± 0,00
Поздняя, самки				
Озерный	244	1,33 ± 0,03	2,96 ± 0,01	4,30 ± 0,03
Ручьевой	76	1,38 ± 0,06	2,89 ± 0,04	4,28 ± 0,05
Ключевой	35	1,57 ± 0,08	3,00 ± 0,00	4,57 ± 0,08
Ранняя, самцы				
Озерный	10	1,10 ± 0,10	2,10 ± 0,10	3,20 ± 0,20
Ручьевой	622	1,51 ± 0,02	2,31 ± 0,02	3,82 ± 0,03
Ключевой	2	2,00 ± 0,00	2,00 ± 0,00	4,00 ± 0,00
Поздняя, самцы				
Озерный	332	1,30 ± 0,03	2,47 ± 0,04	3,77 ± 0,04
Ручьевой	84	1,51 ± 0,05	2,87 ± 0,05	4,38 ± 0,08
Ключевой	46	1,96 ± 0,04	2,80 ± 0,06	4,76 ± 0,07

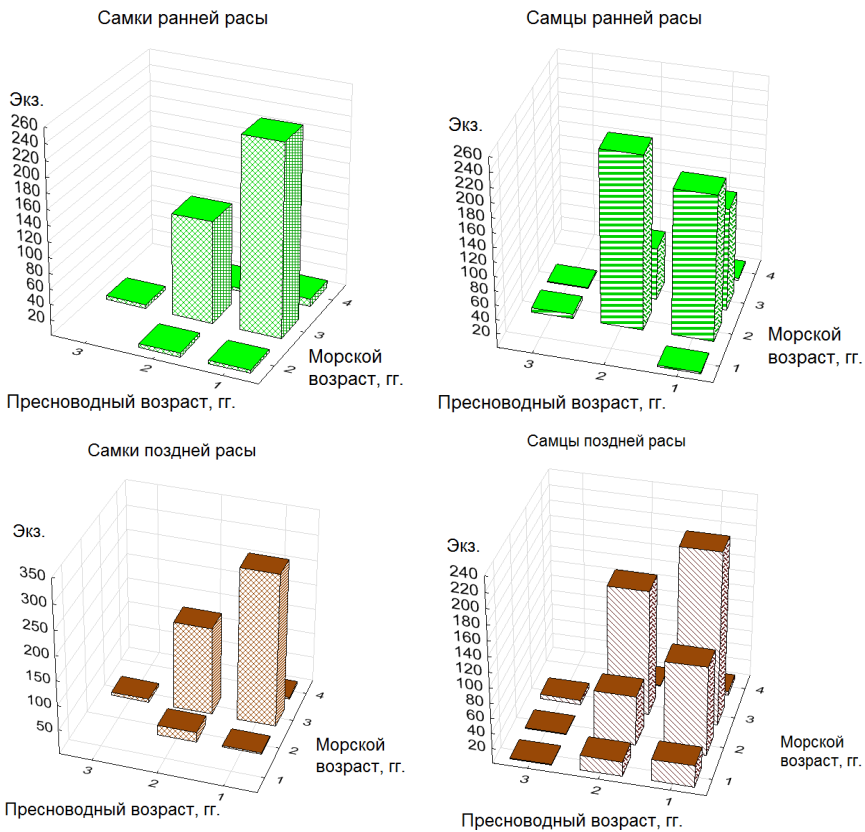


Рис. 1. Трехмерные гистограммы возрастной структуры начикинской нерки разных рас в 2002–2021 гг.

Fig. 1. Three-dimensional histograms of age structure for sockeye salmon of certain races in Nachikinskoye Lake in 2002–2021

самцов ранней и поздней рас — проведших в озере 1–2 года и 3–4 года в море, а у самок поздней расы размеры (и плодовитость) максимальны у проживших в море 3 года (рис. 2).

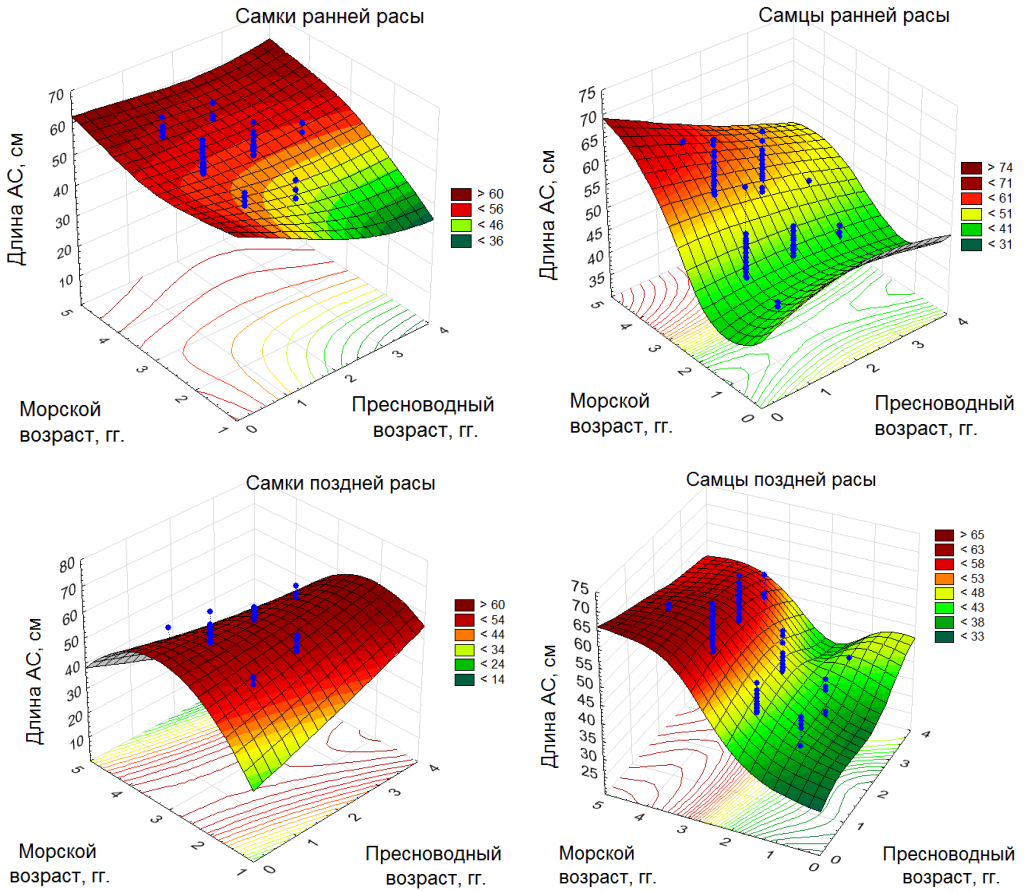


Рис. 2. Связь длины тела АС производителей начикинской нерки разных рас с длительностью пресноводного и морского нагула

Fig. 2. AC length dependence on duration of freshwater and marine feeding for adults of sockeye salmon in Nachikinskoye Lake belonged to the early and late races

Плодовитость ранней нерки в 1,4 раза ниже ($p < 0,00001$), чем поздней, в обеих расах преобладают самцы — соответственно 61 и 56 % (табл. 3).

Таблица 3

Статистические значения длины тела АС, массы и плодовитости (среднее ± ст.ош.; n, экз.) ранней и поздней начикинской нерки в период 2002–2021 гг.

Table 3

Dynamics of length AC, weight and fecundity for sockeye salmon spawners in Nachikinskoye Lake in 2002–2021, by races (average ± standard error; n — number of specimens)

Показатель	Раса			
	Ранняя		Поздняя	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Длина тела АС, см	53,3 ± 0,1; 455	48,0 ± 0,3; 718	56,8 ± 0,1; 529	53,6 ± 0,3; 672
Масса, г	1812 ± 18; 304	1326 ± 28; 537	2323 ± 38; 156	2145 ± 70; 229
Плодовитость, экз.	2753 ± 35; 182		3916 ± 151; 18	

Длина тела АС у самцов и самок ранней расы начикинской нерки меньше, чем у поздней (табл. 3). Достоверность половых различий по размерам тела также велика для каждой из рас и между самцами и самками поздней расы ($p < 0,0001$).

Изучены также значения длины тела АС, массы и плодовитости нерки из трех экотипов обеих рас (табл. 4). Ранние ручьевые самки вполне предсказуемо оказались достоверно мельче по длине и массе поздних ключевых и озерных, но крупнее ранних ручьевых самцов. Последние, в свою очередь, уступали по размерам и массе поздним озерным и ручьевым самцам. Плодовитость ранних ручьевых самок была достоверно меньше плодовитости поздних.

Таблица 4

Статистические значения длины тела АС, массы и плодовитости (среднее \pm ст.ош.; n, экз.) производителей разных рас и экотипов начикинской нерки в период 2002–2021 гг.

Table 4

Dynamics of length AC, weight and fecundity for sockeye salmon spawners in Nachikinskoye Lake belonged to certain races and ecotypes in 2002–2021 (average \pm standard error; n — number of specimens)

Раса, пол, экотип	Длина тела АС, см	Масса, г	Плодовитость, экз.
Ранняя, самки			
Озерный	55,8 \pm 1,9; 5		
Ручьевой	53,2 \pm 3,2; 396	1813 \pm 309; 284	2755 \pm 470; 181
Ключевой	51,0 \pm 0,0; 1		
Поздняя, самки			
Озерный	56,9 \pm 2,6; 246	2468 \pm 454; 38	
Ручьевой	56,5 \pm 2,2; 76	2377 \pm 319; 14	4023 \pm 408; 13
Ключевой	55,4 \pm 3,7; 36	2216 \pm 742; 4	3695 \pm 1207; 4
Ранняя, самцы			
Озерный	46,9 \pm 6,9; 10		
Ручьевой	47,6 \pm 6,6; 670	1319 \pm 646; 526	
Ключевой	44,5 \pm 0,7; 2		
Поздняя, самцы			
Озерный	53,0 \pm 9,5; 352	2390 \pm 1065; 66	
Ручьевой	55,6 \pm 5,9; 88	2807 \pm 520; 3	
Ключевой	50,7 \pm 4,7; 55	1738 \pm 420; 11	

Здесь уместно отметить два факта. Во-первых, продолжительность пресноводного нагула особей озерного экотипа обеих рас (за исключением ранних самок) находилась на минимальном уровне, а ключевого экотипа — на максимальном; размеры производителей, наоборот: озерных — вблизи верхних границ диапазонов групп, а ключевых — на нижних позициях (см. табл. 2 и 4). Достоверно отрицательные корреляции между двумя этими характеристиками отмечены у ручьевых самцов и самок ранней нерки и у ключевых самок поздней.

Во-вторых, впервые в начале августа 2020 г. мы наблюдали на озерной литорали (вблизи ключа Медвежьего) нерест ранней нерки, среди которой находились совершенно незрелые серебристые самки, вероятно, поздней расы, зашедшие в озеро в конце июля. В тот же день нами была взята выборка такой же «смеси», идущей в устье р. Гришкиной. При этом других стай или нерестящихся рыб в озерной литорали мы не обнаружили. Факт подобного совместного пребывания особей разных рас в одних локусах в одно и то же время интересен и требует пристального внимания в дальнейшем.

Отметим также, что в последние 20 лет заметно уменьшаются размерные показатели самцов и самок у нерки ранней расы в отличие от поздней (рис. 3).

Рассмотрим далее размерную структуру групп ранней начикинской нерки и ее динамику. Так, средние размеры (см) рыб, взятых Р.С. Семко в 1934 г., были: самцы — 58,9 \pm 0,2 (n = 328) и самки — 54,2 \pm 0,2 (n = 305); Н.В. Варнавской [1981]



Рис. 3. Тренды длины тела АС начикинской нерки разных рас

Fig. 3. Trends of AC body length for sockeye salmon in Nachikinskoye Lake, by races

в 1980 г.: соответственно $57,4 \pm 0,6$ ($n = 213$) и $57,7 \pm 0,2$ ($n = 254$), и те и другие достоверно больше современных (2002–2021 гг.): $48,0 \pm 0,3$ ($n = 718$) и $53,3 \pm 0,1$ ($n = 455$).

Существенно изменились и частотные распределения по длине тела АС, особенно у самцов: в 1934 г. они были практически унимодальны — особи с длиной АС менее 50 см (мелкие) составляли всего 2 %. У самцов же в 1980 г. двухвершинное распределение длины АС было почти симметрично (модальные значения — 47 и 67 см, ординаты их близки), мелких самцов — 35 %; в 2002–2010 гг. мелких самцов 52 %, модальные значения 44 и 58 см; а в 2011–2021 гг. мелких самцов уже 78 %, модальные значения длины АС — 43 и 58 см. Самки тоже стали мельче: есть явное изменение размерной (и возрастной) структуры ранней начикинской нерки. Доля самцов заметно выросла (рис. 4).

Как отмечено выше, число производителей, зашедших на нерест, регистрировали с 1950-х гг. посредством авиаучетов. Пики численности пришлись на 1960 г., а затем на 1990 г. Первое серьезное уменьшение численности наблюдалось в конце 1960-х — начале 1970-х гг. и было связано с японским дрейфтерным промыслом [Куклина, 2017]. Следующее снижение заходов на нерест в 1990-е гг. обусловлено разгулом браконьерского промысла, в том числе на р. Большой [Запорожец, Запорожец, 2007].

По данным КамчатНИРО до 1990 г. доля начикинской нерки на нерестилищах бассейна р. Большой составляла ~78 %, в 1998–2015 гг. — 34 %, в 2016–2021 гг. — 45 % (в среднем 60 %). С начала 2010-х гг. авиаучеты из-за финансовых трудностей осуществлялись все реже. Поэтому начиная с 2015 г. (когда полетов с авианаблюдателями не было) мы приступили к наземным обследованиям (с моторных лодок в озере и пешком в притоках), обнаруживая значительное количество ранней и поздней нерки (рис. 5).

Характерно, что численность ранней нерки на нерестилищах до 2013 г. была намного выше, чем поздней. Это вполне объяснимо тем, что она меньше попадала в промысел: уже несколько десятилетий начало легального промысла тихоокеанских лососей на р. Большой приходится на середину июля, когда ход ранней красной уже заканчивается, поэтому эта раса попадает только под браконьерское изъятие. Тем не менее с начала 2000-х гг. количество поздней нерки на нерестилищах стало увеличиваться, особенно заметно в последние четыре года.

Перейдя с 2018 г. на подсчет нерестующей нерки с помощью БПЛА, мы столкнулись с несовпадением получаемых нами суммарных данных (за сезон) с материалами

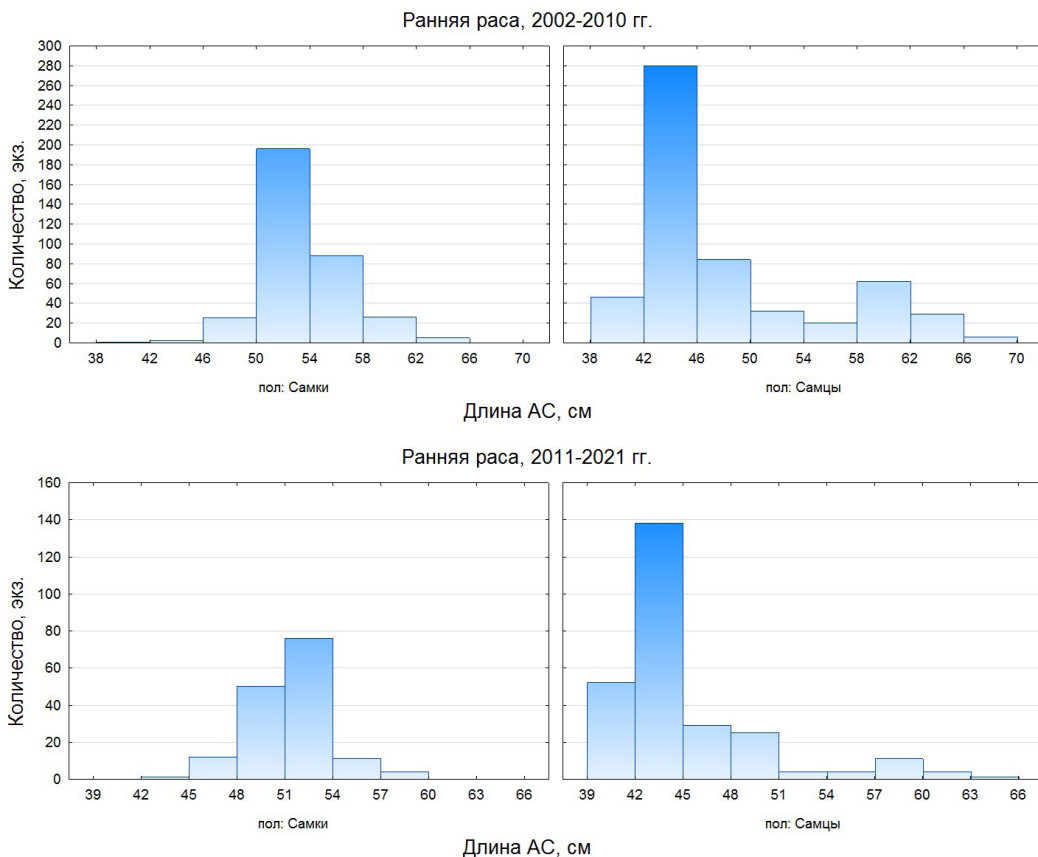


Рис. 4. Гистограммы распределения длины тела АС производителей ранней нерки в 2002–2010 гг. (вверху) и в 2011–2021 гг. (внизу)

Fig. 4. Histograms of size structure (AC body length) for early sockeye salmon spawners in 2002–2010 (top panel) and 2011–2021 (bottom panel)



Рис. 5. Численность производителей ранней и поздней нерки в бассейне оз. Начикинского в 1957–2021 гг. по данным авиаучетов (в 2015 г. — наземные обследования, в 2016–2017 гг. — авиа и наземные)

Fig. 5. Dynamics of the early and late sockeye salmon adults abundance in Nachikinskoye Lake in 1957–2021, according to aerial (annually, except 2015) and ground (2015–2017) surveys

наблюдений с вертолетов [Запорожец и др., 2020а, б]. Причин для объяснения этого может быть несколько. Во-первых, авиаучеты нерки в бассейне Начикинского озера за весь период ее нереста (с июня по декабрь) осуществляют не более шести раз (1–2 — по ранней расе и 2–4 — по поздней), а фотосъемки камерой квадрокоптера — до 24 раз (6–8 — по ранней и 9–16 — по поздней). Во-вторых, авианаблюдатели подсчитывают как мигрирующие стаи, так и стоящих на гнездах рыб (с высоты около 100 м на скорости 100–150 км/час), затем подводят итоги исходя из разных экспертных предположений. Мы же по фотографиям (сделанным с высоты 30–50 м на скорости 3–18 км/час) рассчитываем суммарную численность непосредственно нерестующих рыб для каждой отдельной расы и группы (локуса), учитывая временную динамику процесса с помощью стандартных математических процедур (см. раздел «Материалы и методы»).

В подтверждение вышесказанного выполнен нами анализ динамики уловов нерки в низовьях р. Большой и заходов на нерестилища этого водного бассейна, включая оз. Начикинское (рис. 6), обнаружил явное несоответствие между ними начиная с середины 2000-х гг.: заходы на нерест сокращались и оставались на низком уровне, а уловы быстро росли. Средняя кратность воспроизводства нерки р. Большой в период с 1957 по 2000 г. составила 2,4, а в 2001–2014 гг. — 54, т.е. в 22 раза больше. Объяснением этому явлению может быть недоучет заходящих на нерест производителей в последний период, причины которого упомянуты выше — недофинансирование авиаучетных работ и методические недостатки при их наличии.

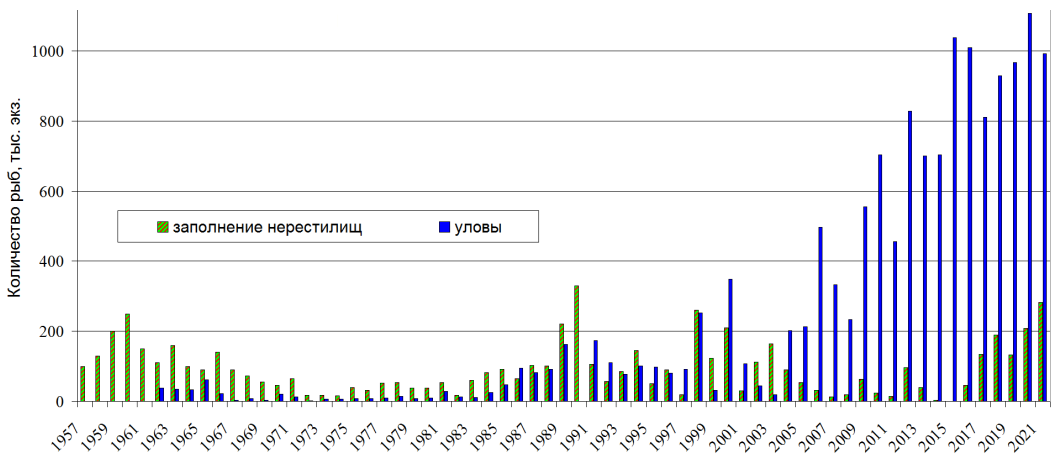


Рис. 6. Уловы нерки и ее заходы на нерест в бассейн р. Большой (по данным авиаучетов) в период 1957–2021 гг.

Fig. 6. Dynamics of annual catches of sockeye salmon in the Bolshaya River basin and the spawning runs abundance to the Bolshaya River by air observations in 1957–2021

Для сравнения можно привести показатель кратности воспроизводства нерки оз. Курильского — 4,4. На этом озере в течение многих лет подсчитывают заходящих производителей на рыбоучетном заграждении и на нерестилищах с помощью авианаблюдателей [Остроумов, 1970; Дегтев и др., 2012], а затем регулируют промысел, зная оптимальное количество рыб для пропуска по материалам многолетних наблюдений [Дубынин и др., 2007].

Отдельно рассмотрим наши данные по численности производителей на разных нерестилищах за последние четыре года, обработанные по единой методике. На основе материалов фотосъемок в притоках Начикинского озера были подготовлены диаграммы распределения производителей ранней расы (рис. 7), на которых хорошо видно, что большая их часть сосредоточивалась в южной части водосбора — в р. Табуретка и ее правом притоке — р. Верхней. Заметную долю по численности занимали нерестилища и других притоков р. Табуретка — р. Густая и ручей Медвежий, а в 2020 и 2021 гг. — р. Прямая, впадающая в озеро с западного берега.

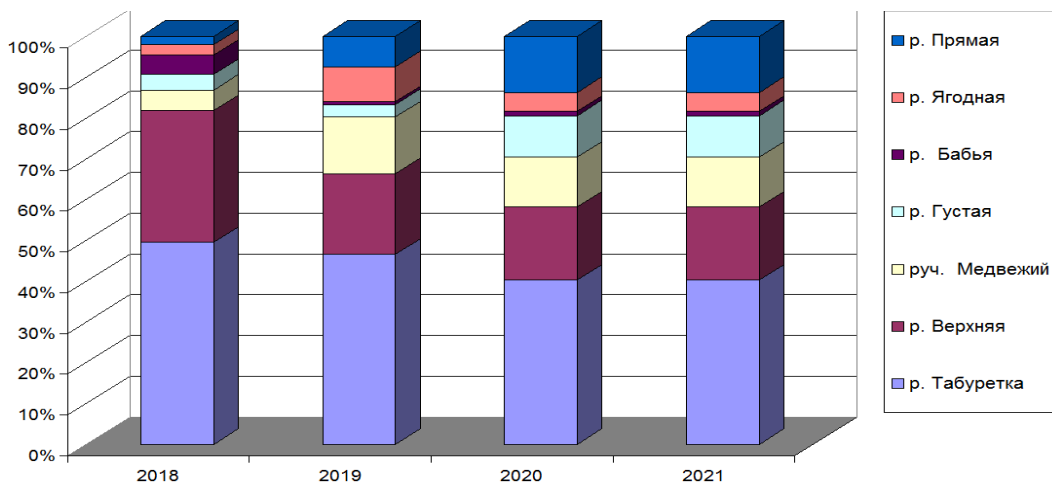


Рис. 7. Соотношение численности производителей нерки ранней расы, нерестившихся в притоках Начикинского озера в 2018–2021 гг.

Fig. 7. Portion of the early sockeye salmon spawners spawned in the tributaries of Lake Nachikinskoye in 2018–2021

Динамика численности поздней нерки в 2018–2021 гг. на литоральных нерестилищах в озере (с разделением на восточный и западный берега) и нерест в притоках представлены на рис. 8, на котором видно, что доля первого локуса максимальна, а

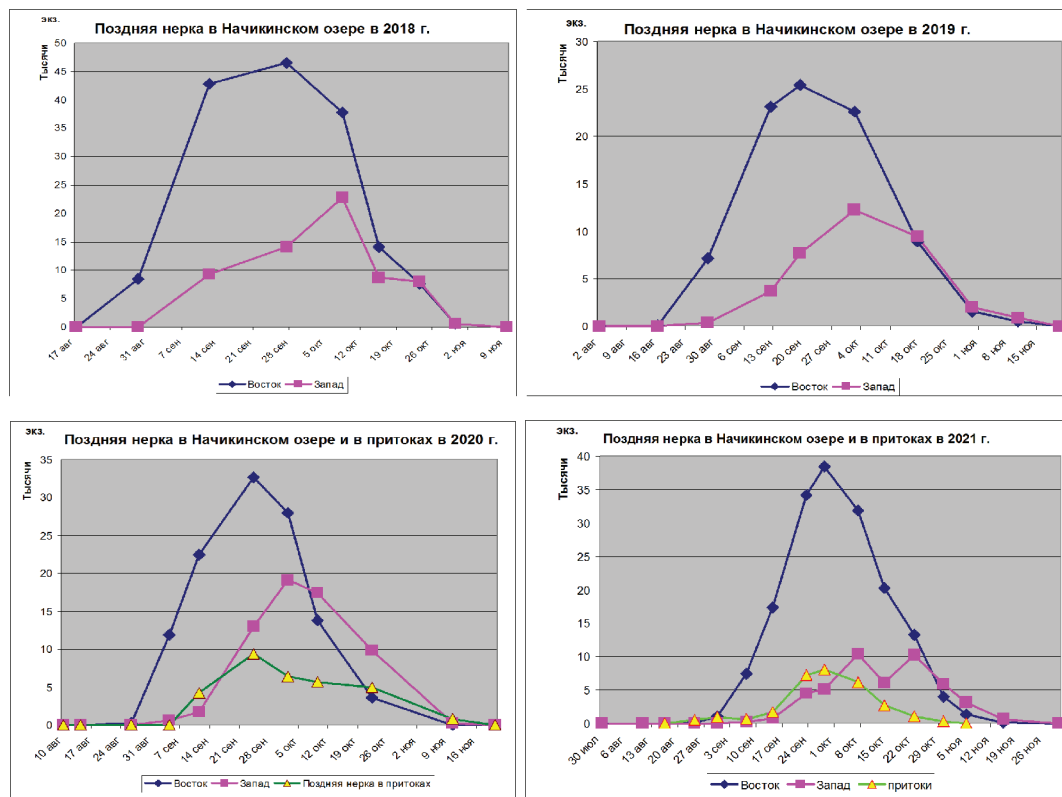


Рис. 8. Сезонная динамика численности поздней нерки в Начикинском озере и его притоках в 2018–2021 гг.

Fig. 8. Seasonal dynamics of the late sockeye salmon number in Nachikinskoye Lake and its tributaries in 2018–2021

третьего — минимальна. Пик нереста на западной стороне озера запаздывает относительно восточной на 10–13 дней.

Следует отметить, что в 2020 и 2021 гг. достаточно большое количество поздней нерки отнерестилось в притоках Начикинского озера (соответственно 66 и 52 тыс. экз.). Причем, судя по кривой численности поздней нерки в притоках озера в 2021 г., можно предположить, что в конце августа — начале сентября там могли нереститься остатки ранней нерки, до этого созревавшей в озере, либо особи поздней расы подходили несколькими разделенными по времени когортами. Для исследования этого в будущем стоит провести более детальную генетическую идентификацию расового происхождения особей в переходный период.

Основные результаты нашего исследования численности производителей представлены в табл. 5. Полученные данные свидетельствуют о весьма значительных нерестовых запасах начикинской нерки: численность на нерестилищах особей ранней расы в 2018–2021 гг. колебалась в пределах 100–400 (в среднем ~240) тыс. экз., поздней расы ~300–500 (в среднем ~370) тыс. экз. Причем колебания численности производителей разных рас несинхронны. В среднем количество ранней начикинской нерки в этот период было ниже, чем поздней, но у первой оно в целом росло, а у второй — уменьшалось.

Таблица 5

Численность производителей ранней и поздней нерки оз. Начикинского в период 2018–2021 гг., нерестившихся на литорали озера и в его притоках, экз.

Table 5

Number of the early and late sockeye salmon spawners spawned on the littoral of Nachikinskoye Lake and in its tributaries in 2018–2021, ind.

Раса	Участок акватории	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.
Ранняя	Озерная литораль			49	
	Р. Табуретка	48 642	91 121	152 415	101 180
	Р. Верхняя	31 680	32 574	67 440	53 481
	Ручей Медвежий	4 886	26 138	46 223	23 441
	Р. Густая	3 754	7 059	38 422	22 292
	Р. Бабья	4 635	1 166	4 219	24 170
	Р. Ягодная	2 480	11 470	17 305	14 487
	Р. Прямая	2 064	10 282	52 041	44 816
	Р. Гришкина	Н.д	Н.д	183	Н.д
	Сумма	98 141	179 810	378 250	283 866
Поздняя	Озерная литораль	488 138	299 729	330 244	243 132
	Р. Табуретка	Н.д	Н.д	37 742	22 606
	Р. Верхняя	Н.д	Н.д	9 072	14 088
	Ручей Медвежий	Н.д	Н.д	78	15
	Р. Густая	Н.д	Н.д	2 260	Н.д
	Р. Ягодная	Н.д	Н.д	9	Н.д
	Р. Прямая	Н.д	Н.д	Н.д	Н.д
	Р. Гришкина	7 003	2 195	1 916	14 843
	Сумма	495 141	301 924	381 321	294 684
Общая сумма		593 282	481 734	759 571	578 550

Заключение

Наши исследования показали, что ранняя нерка поднимается вверх по р. Плотникова с начала мая до конца июля, созревает в озерной котловине и нерестится с июля до конца августа в основном в притоках озера (ручьевого экотип), немного в ключах (ключевого экотип) и совсем мало — на озерной литорали (озерный экотип). Производители поздней расы заходят с моря в июле-августе, созревают в озере и нерестятся с

августа по декабрь в основном в озерной литорали (озерный экотип), а также в ключах (ключевой экотип) и притоках (ручьевого экотип). Таким образом, уточнены сроки и места нереста, которые частично перекрываются.

Средний возраст возврата на нерест поздней нерки достоверно больше, чем ранней. Разнообразие возрастной структуры у производителей нерки максимально у самцов поздней расы, а минимально у самок той же расы. Показано отрицательное влияние длительности пресноводного периода и положительное — морского (особенно у самцов обеих рас) на конечные размеры рыб. Размеры производителей начикинской нерки ранней расы самые большие у особей, скатившихся годовиками и двухгодовиками и проживших в море 3 и 4 года, у самок поздней расы — проживших в море 3 года, а у самцов — 4 года. В последние 20 лет заметно уменьшились размерные показатели самцов и самок у нерки ранней расы в отличие от поздней. Плодовитость ранней нерки в 1,4 раза ниже, чем поздней. В обеих расах преобладают самцы, причем в 1934–2021 гг. не только заметно выросли их доля и вклад мелких самцов, но изменилась размерная и возрастная структура.

По материалам авиаучетов пики численности зашедших на нерест производителей пришлось на 1960 и 1990 гг. К концу 2000-х гг. количество учтенных рыб резко пошло на убыль, вплоть до 2016 г. Доля начикинской нерки (преимущественно ранней расы) составляла на нерестилищах бассейна р. Большой в среднем 60 %.

На разных нерестилищах в бассейне оз. Начикинского за последние четыре года по данным съемок с квадрокоптера, обработанным по единой методике, большая часть ранней нерки нерестовала в р. Табуретка и ее притоках. Численность поздней нерки на литоральных нерестилищах в озере в 2018–2021 гг. максимальна на восточном берегу.

Данные, полученные с помощью БПЛА, свидетельствуют о весьма значительных нерестовых запасах начикинской нерки. Количество производителей ранней расы в 2018–2021 гг. колебалось в пределах 100–400 тыс. экз., поздней — 300–500 тыс. экз., изменения численности были несинхронны. Количество ранней начикинской нерки в этот период в целом росло, поздней — сокращалось. Различия между итоговыми данными авиаучетов в последние годы и съемок с БПЛА обусловлены как недоучетом производителей, так и разными методическими подходами.

Принимая во внимание, что ранняя раса большещерецкой нерки нерестится почти исключительно в бассейне Начикинского озера, а поздняя начикинская составляет значительную часть подходов данного вида к устью р. Большой, эти запасы требуют не только надежной охраны, но и ежегодного изучения с целью дальнейшего прогнозирования.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Приносим искреннюю благодарность за помощь при проведении полевых и экспериментальных работ общественному инспектору по рыболовству Ассоциации Рыбопромышленников Камчатского края «Река Большая» А.Н. Калинову.

Authors are sincerely thankful to A.N. Kalinov, the public fisheries inspector of the Association of Fish Producers of Kamchatka «Bolshaya River», for his assistance in conducting of field and experimental work.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.
The work had budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы использования животных (рыб) были соблюдены.

All applicable international, national and institutional principles for the use of animals (fish) have been observed.

Список литературы

- Алтухов Ю.П., Варнавская И.В.** Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутривидовой дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося — нерки, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) // Генетика. — 1983. — Т. 19, № 5. — С. 796–807.
- Бараненкова А.С., Семко Р.С.** Отчет о работе на Начикинском озере весной 1934 г. / Камчатское отделение ТИНРО. ГАКО № 480 3 68. — Петропавловск-Камчатский, 1934. — 26 с.
- Варнавская И.В.** Анализ генетической структуры популяции нерки Начикинского и Ближнего озер / Камчатское отделение ТИНРО. № ГР 02.82.6005275; Инв. № 0282.00726131981. — Петропавловск-Камчатский, 1981. — 49 с.
- Дегтев А.И., Шевляков Е.А., Малых К.М., Дубынин В.А.** Опыт оценки численности молоди и производителей тихоокеанских лососей гидроакустическим методом на путях миграции в пресноводных водоемах // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 113–135.
- Демидович Б.П., Марон И.А.** Основы вычислительной математики : учеб. пособие. — М. : Наука, 1966. — 664 с.
- Дубынин В.А., Шевляков Е.А., Ильин О.И.** К методике прогнозирования численности поколений нерки *Oncorhynchus nerka* стада р. Озерной // Изв. ТИНРО. — 2007. — Т. 149. — С. 219–225.
- Запорожец Г.В., Запорожец О.М.** Состояние запасов тихоокеанских лососей в бассейнах рек Авачинской Губы (юго-восточная Камчатка) в 1985–2019 гг. // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 2. — С. 334–363. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-334-363.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Браконьерский промысел лососей в водоемах Камчатки: учет и экологические последствия. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2007. — 60 с.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Использование фото- и видеofиксации для оценки количества производителей лососей на нерестилищах и путях их миграций: некоторые методические подходы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 47. — С. 77–90.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Оценка запасов кеты, нерки и кижуча в бассейне реки Большой (западная Камчатка) в 2015 г. // Бюл. № 10 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2015. — С. 62–66.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Результаты инструментального учета численности ранней нерки в притоках Начикинского озера (бассейн реки Большой, западная Камчатка) в 2018 г. // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2018. — С. 149–152.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Структура запасов нерки бассейна р. Большой (Западная Камчатка) в период 1986–2012 гг. // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : докл. 12 и 13-й междунар. науч. конф. — Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2013. — С. 107–116.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В.** Экспериментальное определение продолжительности жизни производителей нерки на нерестилище в литорали оз. Начикинского (Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2021. — Т. 201, вып. 2. — С. 313–323. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-313-323.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Зорбиди Ж.Х.** Динамика численности и биологические характеристики тихоокеанских лососей реки Большой (западная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 38–67.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г.** Исследования нереста нерки в бассейне Начикинского озера (юго-западная Камчатка) с помощью квадрокоптера в 2018 г. // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2020а. — Вып. 56. — С. 33–62.
- Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г.** Оценка численности производителей нерки и их распределение по нерестовым станциям в бассейне Начикинского озера (Камчатка) в 2019 г. // Изв. ТИНРО. — 2020б. — Т. 200, вып. 3. — С. 618–634. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-618-634.
- Крогиус Ф.В.** Опыт применения самолета для обследования состояния и оценки заполнения нерестилищ камчатских лососей // Рыб. хоз-во. — 1955. — № 11. — С. 32–34.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В.** Очерк бассейна р. Большой и нерестилищ лососевых, расположенных в нем (из работ Камчатского отделения ТИНРО) : Изв. ТИНРО. — 1937. — Т. 9. — 156 с.
- Куклина А.С.** Японский дрейфтерный промысел на Дальнем Востоке и российско-японские отношения в сфере рыболовства // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Серия: История. — 2017. — Т. 19. — С. 101–113.

Николаев А.С., Николаева Е.Т. Некоторые аспекты лимнологической классификации нерковых озер Камчатки // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 1991. — Вып. 1, ч. 1. — С. 3–17.

Остроумов А.Г. Опыт применения аэрометодов для оценки заполнения нерестилищ лососями // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М. : Наука, 1964. — С. 90–99.

Остроумов А.Г. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне озера Курильского // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 78. — С. 17–32.

Семко Р.С. Расовый состав красной Начикинского озера (бассейн р. Большой) : отчет о НИР / КоТИРХ. ГАКО № 480 3 89. — Петропавловск-Камчатский, 1935. — 100 с.

Bue B.G., Fried S.M., Sharr S. et al. Estimating salmon escapement using area-under-the-curve, aerial observer efficiency, and stream-life estimates: the Prince William Sound pink salmon example // North Pac. Anadr. Fish. Comm. — 1998. — Bull. 1. — P. 240–250.

Burgner R.L. Life history of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) // Pacific Salmon Life Histories / ed. C. Groot and L. Margolis. — Vancouver, Canada : UBC Press, 1991. — P. 3–117.

Cousens N.B.F., Thomas G.A., Swann C.G., Healey M.C. A review of salmon escapement estimation techniques // Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — Vol. 1108. — P. 122.

English K.K., Booking R.C., Irvine J.R. A robust procedure for estimating salmon escapement based on the area-under-the-curve method // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1992. — Vol. 49. — P. 1982–1989.

Hilborn R., Bue B.G., Sharr S. Estimating spawning escapements from periodic counts: a comparison of methods // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1999. — Vol. 56. — P. 888–896.

Hill R.A. Optimizing aerial count frequency for the area-under-the-curve method of estimating escapement // N. Am. J. Fish. Manage. — 1997. — Vol. 17. — P. 461–466.

Koo T.S.Y. Age and growth studies of red salmon scales by graphical means // Studies of Alaska red salmon. — Seattle : Univ. of Washington Press, 1962. — P. 49–122.

Millar R.B., Jordan C.E. A simple variance estimator for the trapezoidal area-under-the-curve estimator of the spawner abundance of Pacific salmon // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2013. — Vol. 70, № 8. — P. 1231–1239. DOI: 10.1139/cjfas-2012-0499.

Murdoch A.R., Herring C.J., Frady C.H. et al. Estimating observer error and steelhead redd abundance using a modified Gaussian area-under-the-curve framework // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2018. — Vol. 75, № 12. — P. 2149–2158. DOI: 10.1139/cjfas-2017-0335.

Parken C., Bailey R., Irvine J. Incorporating Uncertainty into Area-under-the-Curve and Peak Count Salmon Escapement Estimation // N. Am. J. Fish. Manage. — 2003. — Vol. 23. — P. 78–90. DOI: 10.1577/1548-8675(2003)023<0078:IUIAUT>2.0.CO;2.

Quinn T.J., Gates R. Estimation of salmon escapement: models with entry, mortality, and stochasticity // Nat. Resour. Model. — 1997. — Vol. 10. — P. 217–250.

References

Altukhov, Yu.P. and Varnavskaya, I.V., Adaptive genetic structure and its relationship with intrapopulation differentiation by sex, age and growth rate in Pacific salmon — sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum), *Russ. J. Genet.*, 1983, vol. 19, no. 5, pp. 796–807.

Baranenkova, A.S. and Semko, R.S., *Otchet o rabote na Nachikinskom ozere vesnoy 1934 g.* (Report on work on Lake Nachikinskoye in the spring of 1934), Available from Kamchatka branch of TINRO, 1934, Petropavlovsk-Kamchatsky, State Archives of the Kamchatka Region, no. 480 3 68.

Varnavskaya, N.V., *Analiz geneticheskoy struktury populyatsii nerki Nachikinskogo i Blizhnego ozor* (Analysis of the genetic structure of the sockeye salmon population of the Nachikinsky and Near lakes), Available from Kamchatka branch of TINRO, 1981, Petropavlovsk-Kamchatsky, State Archives of the Kamchatka Region, no. GR 02.82.6005275, inv. no. 0282.00726131981.

Degtev, A.I., Shevlyakov, E.A., Malykh, K.M., and Dubynin, V.A., Results of quantitative assessment of juveniles and adults of Pacific salmon by hydroacoustic method on their migration routes in freshwater ponds, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 170, pp. 113–135.

Demidovich, B.P. and Maron, I.A., *Osnovy vychislitel'noy matematiki* (Fundamentals of Computational Mathematics), Moscow: Nauka, 1966.

Dubynin, V.A., Shevlyakov, E.A., and Ilyin, O.E., On the forecast method of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* generation abundance for the Ozernaya River stock, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2007, vol. 149, pp. 219–225.

Zaporozhets, G.V. and Zaporozhets, O.M., State of stocks of pacific salmon in the basin of Avacha Bay (southeastern Kamchatka) in 1985–2019, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 2, pp. 334–363. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-334-363

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., *Brakon 'yerskiy promysel lososey v vodoyemakh Kamchatki: uchet i ekologicheskkiye posledstviya* (Salmon Poaching in the Streams and Water Bodies of the Kamchatka Peninsula), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2007.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Using the photo- and video records for assessment of pacific salmon escapement on migration routes and spawning grounds: some of methodical approaches, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2017, no. 47, pp. 77–90.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Assessment of stocks of chum salmon, sockeye salmon and coho salmon in the Bolshoi River basin (western Kamchatka) in 2015, in *Byull. N 10 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal' nem Vostoke* (Bull. No. 10 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2015, pp. 62–66.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Results of instrumental census of the abundance of early sockeye salmon in tributaries of Lake Nachikinskoye (Bolshoi River basin, western Kamchatka) in 2018, in *Byull. N 13 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal' nem Vostoke* (Bull. No. 13 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2018, pp. 149–152.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Structure of sockeye salmon stocks in the basin of Bol'shaya River (Western Kamchatka) in 1986–2012, in *Mater. of 12 and 13 mezhdunar. nauchn. konf. "Sokhranenie bioraznobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morei"* (Proc. 12th and 13th Int. Sci. Conf. "Conservation of Biodiversity of Kamchatka and coastal waters"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatpress, 2013, pp. 107–116.

Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V., Experimental determination of residence time for sockeye salmon spawners on spawning grounds in the littoral zone of Lake Nachikinskoye (Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 2, pp. 313–323. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-313-323

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Zorbidi, Zh.Kh., Stock dynamics and biological parameters of pacific salmon in the Bolshaya River (West Kamchatka), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 38–67.

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Feldman, M.G., Research of spawning sockeye salmon in the Nachikinskoye Lake basin (southwestern Kamchatka) using a quadcopter in 2018, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2020, no. 56, pp. 33–62.

Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Feldman, M.G., Estimation of the number of sockeye salmon adults and their distribution by spawning stations in the basin of Lake Nachikinskoye (Kamchatka) in 2019, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, iss. 3, pp. 618–634. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-618-634

Krogius, F.V., Experience in using an aircraft to survey the state and assess the filling of spawning grounds for Kamchatka salmon, *Rybn. Khoz.*, 1955, no. 11, pp. 32–34.

Krokhin, E.M., and Krogius, F.V., *Ocherk basseyna r. Bol'shoy i nerestilishch lososevykh, raspolozhennykh v nem (iz rabot Kamchatskogo otdeleniya TINRO)* (Sketch of the river basin Large and salmon spawning grounds located in it (from the works of the Kamchatka branch of TINRO)), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1937, vol. 9.

Kuklina, A.S., Japanese drift-net fishing in the Russian Far East and Russia-Japan fisheries relations, *Izv. Irkutsk. Gos. Univ., Ser.: Istoriya*, 2017, vol. 19, pp. 101–113.

Nikolaev, A.S. and Nikolaeva, E.T., Some aspects of the limnological classification of sockeye salmon lakes in Kamchatka, in *Issledovaniye biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb zapadnokamchatskogo shel'fa* (Research on the biology and dynamics of the number of commercial fish in the West Kamchatka shelf), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 1991, no. 1, pp. 3–17.

Ostroumov, A.G., The experience of using aerial methods to assess the filling of spawning grounds with salmon, in *Lososevoye khozyaystvo Dal' nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 90–99.

Ostroumov, A.G., Results of aerial visual counting and aerial photographic surveying of *Oncorhynchus nerka* (Walb.) and its spawning grounds in the basin of Lake Kuril, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 78, pp. 17–32.

Semko, R.S., *Otchet o NIR «Rasovyy sostav krasnoy Nachikinskogo ozera (basseyn r. Bol'shoy)»* (Res. Rep. «The racial composition of Red Lake Nachikinskoye (Bolshoi River basin)»), Available

from Kamchatka branch of Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz., 1935, Petropavlovsk-Kamchatsky, State Archives of the Kamchatka Region no. 480 3 89.

Bue, B.G., Fried, S.M., Sharr, S., Sharp, D.G., Wilcock, J.A., and Geiger, H.J., Estimating salmon escapement using area-under-the-curve, aerial observer efficiency, and stream-life estimates: the Prince William Sound pink salmon example, *North Pac. Anadr. Fish. Comm.*, 1998, no. 1, pp. 240–250.

Burgner, R.L., Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 3–117.

Cousens, N.B.F., Thomas, G.A., Swann, C.G., and Healey, M.C., A review of salmon escapement estimation techniques, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1982, vol. 1108, pp. 122.

English, K.K., Booking, R.C., and Irvine, J.R., A robust procedure for estimating salmon escapement based on the area-under-the-curve method, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1992, vol. 49, pp. 1982–1989.

Hilborn, R., Bue, B.G., and Sharr, S., Estimating spawning escapements from periodic counts: a comparison of methods, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1999, vol. 56, pp. 888–896.

Hill, R.A., Optimizing aerial count frequency for the area-under-the-curve method of estimating escapement, *N. Am. J. Fish. Manage.*, 1997, vol. 17, pp. 461–466.

Koo, T.S.Y., Age and growth studies of red salmon scales by graphical means, *Studies of Alaska red salmon*, Seattle: Univ. of Washington Press, 1962, pp. 49–122.

Millar, R.B. and Jordan, C.E., A simple variance estimator for the trapezoidal area-under-the-curve estimator of the spawner abundance of Pacific salmon, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2013, vol. 70, no. 8, pp. 1231–1239. doi 10.1139/cjfas-2012-0499

Murdoch, A.R., Herring, C.J., Frady, C.H., See, K., and Jordan, C.E., Estimating observer error and steelhead redd abundance using a modified Gaussian area-under-the-curve framework, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2018, vol. 75, no. 12, pp. 2149–2158. doi 10.1139/cjfas-2017-0335

Parken, C., Bailey, R., and Irvine, J., Incorporating Uncertainty into Area-under-the-Curve and Peak Count Salmon Escapement Estimation, *N. Am. J. Fish. Manage.*, 2003, vol. 23, pp. 78–90. doi 10.1577/1548-8675(2003)023<0078:IUIAUT>2.0.CO;2

Quinn, T.J. and Gates, R., Estimation of salmon escapement: models with entry, mortality, and stochasticity, *Nat. Resour. Model.*, 1997, vol. 10, pp. 217–250.

Поступила в редакцию 20.04.2022 г.

После доработки 20.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 20.04.2022; approved after reviewing 20.05.2022; accepted for publication 20.05.2022

Научная статья

УДК 597.552.511–152.6

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-369-389

EDN: FDOGZS



ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ГОРБУШИ ЗАПАДНОГО И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖИЙ КАМЧАТКИ

Е.А. Шевляков, Н.А. Дедерер*

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

Аннотация. Проведен анализ динамики численности и вылова горбуши на западном и северо-восточном побережьях Камчатки. Выявлена пространственная структурированность локально воспроизводящихся в реках запасов в рамках региональных макрокомплексов. Рассмотрен вклад группировок как структурных элементов второго порядка в общее воспроизводство и вылов горбуши на побережьях Камчатки в период 1957–2020 гг. Оценены перспективы воспроизводства и вылова горбуши с учетом выявленной структуры и современных тенденций изменений численности внутри макрокомплексов. Выявленная неоднородность трендов динамики численности в пространственно обособленных группировках макрокомплексов позволит повысить качество прогнозирования запасов и уловов камчатской горбуши.

Ключевые слова: горбуша, динамика численности, вылов, воспроизводство, северо-восточное побережье Камчатки, западное побережье Камчатки

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

Original article

Dynamics of abundance and intrapopulation structure of pink salmon at the western and northeastern coasts of Kamchatka

Evgeny A. Shevlyakov*, Nikita A. Dederer**

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

* Ph.D., head of laboratory, evgeniy.shevlyakov@tinro-center.ru** specialist, nikita.dederer@tinro-center.ru

Abstract. Interannual changes of the pink salmon abundance at the western and north-eastern coasts of Kamchatka are analyzed. Local stocks with certain patterns of the abundance dynamics are revealed. Contribution of these local groups to the overall reproduction of the

* Шевляков Евгений Александрович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, evgeniy.shevlyakov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-8556-6737; Дедерер Никита Александрович, специалист лаборатории, nikita.dederer@tinro-center.ru.

© Шевляков Е.А., Дедерер Н.А., 2022

regional macro-complexes and catch of pink salmon in the 1957–2020 is considered. Prospects of the reproduction and catch are evaluated. Taking into account the revealed heterogeneity of the population dynamics in spatially isolated groups within macro-complexes, quality of forecasting the pink salmon stocks and catches at Kamchatka could be improved.

Keywords: pink salmon, abundance dynamics, catch dynamics, reproduction, northeast-coast of Kamchatka, western coast of Kamchatka

For citation: Shevlyakov E.A., Dederer N.A. Dynamics of abundance and intrapopulation structure of pink salmon at the western and northeastern coasts of Kamchatka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 369–389. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-369-389. EDN: FDOGZS.

Введение

Несмотря на то что история лососевого промысла на Камчатке превышает 100 лет, в разные периоды этого исторического отрезка степень полноты и достоверности промысловой и биологической информации различается существенно. Информация по общим уловам лососей на полуострове существует начиная с 1910 г. [Казарновский, 1987; Уловы..., 1989*]. Немалую лепту в развитие промысла внес и японский опыт организации рыболовства с помощью морских ставных неводов на концессионных участках, полученных японскими промышленниками по итогам Русско-японской войны 1905 г. В 30–45-е гг. прошлого века японский дрейфтерный промысел в акваториях, прилегающих к побережьям, изымал транзитные мигрирующие потоки лососей преимущественно камчатского происхождения. В отсутствие контроля со стороны советских властей, соответственно, отсутствовала и достоверная промысловая отчетность о вылове в этих зонах [Лагунов, 2004; Гриценко, 2005; Справочные материалы..., 2010].

В начале 1950-х гг. на Камчатке были начаты первые работы по учету производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах с борта воздушных судов [Остроумов, 1964]. С 1957 г. существуют регулярные данные тотальных учетов горбуши в реках западного побережья, а с 1958 г. — и северо-восточного побережья Камчатки. С этого периода состояние запасов лососей для побережий можно было характеризовать величиной не только их вылова, но и численности поколений. При этом следует отметить, что с середины 90-х гг. прошлого века качество этой статистики перешло из статуса тотального охвата рек до реперного.

Статистика отчетности советских предприятий в целом достоверна и дает представление о вылове в его ретроспективной динамике, но исторически советская промышленность развивалась в виде крупных рыбодобывающих предприятий (колхозов, совхозов и артелей), не предполагающих дискретной отчетности по водоемам. Часто одно предприятие осуществляло промысел в разных муниципальных образованиях и даже на разных побережьях, дифференцировать эту информацию по районам промысла по давности лет невозможно. Статистика вылова по частным предприятиям с привязкой по конкретным водоемам стала накапливаться с 1990-х гг. вместе с переходом страны в новую политическую формацию.

Анализ всех имеющихся временных рядов информации разных параметров, качества, периодов и продолжительности позволяет сформировать следующие массивы данных:

— промысловые уловы в пределах крупных районов промысла начиная с 1910 г. до настоящего времени;

— пропуск производителей в реки на нерест с 1957 г., с середины 1990-х гг. учет только по реперным рекам;

— вылов по рекам начиная с первой половины 1990-х гг. до настоящего времени.

Все представленные материалы либо недостаточно дифференцированы локально, либо слишком дискретны по времени для того, чтобы провести анализ динамики численности или вылова на максимально протяженных рядах применительно к рекам, не-

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

посредственно в которых воспроизводятся особи конкретных районов происхождения. Между тем даже на обозримом ряду наблюдений заметны изменения интенсивности промысла в локальных районах и пространственное смещение центров промысла в рамках популяционных комплексов, или макрогруппировок горбуши. Учитывая высокий, относительно других видов тихоокеанских лососей, стрейнг [Коновалов, 1980; Heard, 1991], можно ожидать, что причиной подобной пространственной динамики подходов может являться переориентация миграционных потоков горбуши [Глубоковский, Животовский, 1986; Каев, Животовский, 2017]. Однако это перераспределение удельного вклада горбуши отдельных групп рек в воспроизводство в пространстве носит неслучайный характер и последовательно во времени на глубину нескольких поколений, что указывает скорее на динамику продукционных характеристик внутри самих локальных группировок [Омельченко, Вялова, 1990; Ефремов, 1991], а не на физические миграции производителей.

Цель данного исследования — проверка гипотезы локальных стад, выявление пространственной структуры в рамках макрогруппировок горбуши западного и северо-восточного побережий Камчатки, проведение сравнительного анализа динамики численности и оценка статуса выявленных локальных группировок на глубину ретроспективы исследования.

Материалы и методы

Для определения границ группировок второго порядка использовали стандартизированные временные ряды численности заходов производителей горбуши в реки на нерестилища (архив «КамчатНИРО»). При формировании базы данных из-за пропуска или нерегулярности данных по заполнению нерестилищ производителями из рассмотрения были исключены некоторые реки, а также годы с пропусками в наблюдениях. Исследование проведено с использованием кластерного анализа (метод полной связи, в качестве меры сходства использована корреляция Пирсона).

По результатам проведенного анализа были сформированы группы рек, характеризующиеся наибольшим сходством и сопряженностью динамики заполнения нерестилищ. Составлены ряды данных по численности пропуска производителей для каждой выделенной группы рек, выраженные в виде суммы абсолютных значений и долей вклада в общий пропуск горбуши региональных западнокамчатской и карагинской макрогруппировок в период с 1957 по 1993 г. С середины 1990-х гг. и по настоящее время качество и охват работ существенно снизились, ограничивая длину используемых рядов по численности производителей горбуши на нерестилищах этим периодом. Отсутствие достаточного для тотальных учетных работ финансирования к концу 2010-х гг. привело к систематизации наблюдений на реперных нерестовых водоемах [Шевляков, Маслов, 2011]. С целью восстановления рядов данных, позволяющих провести анализ динамики вклада группировок в общие подходы и воспроизводство вида на западном побережье Камчатки, привлекли данные по вылову горбуши в реках и на ставных неводах на прилегающих к ним морских акваториях, относимых к запасам, воспроизводимым в конкретных водотоках.

Ряды вылова горбуши формировались исходя из перечня рек, объединенных в группы по результатам кластерного анализа, в период с 1994 по 2020 г. (данные промысловой отчетности «Камчатрыбвода», Северо-восточного территориального управления Росрыболовства). К уловам по конкретным водотокам относили данные по вылову горбуши в реках и на ставных неводах на прилегающих к ним морских акваториях. В годы невысоких по численности поколений горбуши морские орудия лова не устанавливали, в северных широтах их не используют. Транзитные зоны, в которых может облавливаться запас других рек, как правило, ограничиваются морским пространством смежных рек и не могут существенно влиять на оценку вклада в подходы и уловы между выделенными структурными компонентами.

Комбинированный ряд, выраженный в относительных единицах (долях вклада), был создан из этих двух массивов данных, каждый из которых по сути отражает эффективность воспроизводства в локальных группировках. С целью реконструкции результатов промысла горбуши в пределах выявленных пространственных группировок полученные ряды относительных значений приводились к величине абсолютного суммарного вылова на побережьях в конкретные годы промысла, что позволило оценить динамику вылова горбуши, воспроизводящейся в группах рек, на протяжении более чем 60-летнего периода, с 1957 по 2020 г.

Результаты и их обсуждение

Динамика численности горбуши

Западное побережье Камчатки. Горбуша, за исключением нескольких локальных районов воспроизводства, практически повсеместно доминирует в структуре российского вылова. Сахалин, восточная и западная Камчатка обеспечивают до 80–90 % ее ежегодного изъятия. Исторический пик уловов на восточном Сахалине пришелся на 2009 г. — 220 тыс. т, но уже к 2015 г. уловы в доминирующей по численности линии воспроизводства снизились до 50 тыс. т, низкий уровень воспроизводства сохраняется до сих пор. Береговой вылов горбуши на западной Камчатке в период, предшествующий современному, в редких случаях превышал 100 тыс. т. Такие уловы отмечены в 20-, 40- и 50-е гг. прошлого века и начиная с конца 1990-х гг. и по настоящее время (рис. 1).



Рис. 1. Динамика вылова западнокамчатской горбуши в 1910–2021 гг.
Fig. 1. Dynamics of the West Kamchatka pink salmon catch in 1910–2021

В разные периоды в ретроспективе уловов доминировали разные генеративные линии горбуши. Нечетная линия воспроизводства западнокамчатской горбуши доминировала в 1940-е и вплоть до начала 1980-х гг., причем в 1960–1970-е гг. ее преобладание по численности имело весьма условный характер: обе линии находились в депрессивном по численности состоянии. Однако в 1983 г. подход горбуши к побережью был значителен, вылов ограничивался мощностями береговой переработки, в результате пропуск производителей в реки превысил 100 млн особей. Именно с переполнением нерестилищ связывают последующую депрессию запасов этой линии и выход горбуши линии четных лет на ведущие позиции по численности в начале 1990-х гг.

В 1998 г. впервые после 1950-х гг. вылов в четном году превысил отметку в 100 тыс. т. В 2012 г. после относительно стабильного периода уловов на уровне 50 тыс. т и более вылов достиг 150 тыс. т — рекордного уровня в те годы. Уже в следующем цикле уловы резко сократились, достигнув 6,5 тыс. т, пропуск при этом был на критически низком уровне — около 2 млн особей [Шевляков и др., 2014]. Возврат этого поколения тем не менее обеспечил в 2016 г. вылов 75 тыс. т и пропуск около 30 млн производителей, давших в 2018 г. экстраурожайный возврат 360 млн особей и рекордный улов 301 тыс. т [Шевляков и др., 2018]. Пропуск более 110 млн производителей в реки повлек снижение эффективности воспроизводства, но все же обеспечил

относительно значимый вылов 111 тыс. т в 2020 г. На этом фоне начиная с 2019 г. наблюдается рост смежной генеративной линии воспроизводства: 60 тыс. т в 2019 г. и уже 175 тыс. т в 2021 г., обнаруживая в современный период тенденцию как минимум к равновесному воспроизводству, как максимум к доминированию по численности в нечетной линии на неопределенную перспективу.

Северо-восточное побережье Камчатки. До конца 60-х гг. прошлого века численность горбуши северо-востока Камчатки (карагинской) была невысока, в соответствии с этим производственные мощности в районе не были развиты, приемку сырья обеспечивал перерабатывающий флот. При низком уровне численности горбуши знак доминирования в смежных линиях воспроизводства с начала 20-го века несколько раз менялся на противоположный, но примерно с начала 1970-х гг. установилось доминирование нечетной линии воспроизводства, которое укрепилось после 1985 г. Примечательно, что в 1983–1985 гг. численность горбуши в линиях была максимально близка (рис. 2), но, в отличие от того же периода, на западном побережье полуострова смены доминант в смежных линиях карагинской горбуши не произошло. С этого времени для западного и северо-восточного побережий Камчатки на четыре десятилетия установилось доминирование четной линии воспроизводства на западном и нечетной линии — на северо-восточном, немало способствующее эффективному планированию и распределению судовой приемки между побережьями в межгодовом отношении.



Рис. 2. Динамика вылова горбуши северо-восточной Камчатки в 1910–2021 гг.
 Fig. 2. Dynamics of the North-East Kamchatka pink salmon catch in 1910–2021

Рост запасов в урожайной нечетной линии карагинской горбуши продолжался вплоть до 2011 г., причем в последних двух нечетных годах этого периода — 2009 и 2011 — наблюдались рекордные на то время подходы и береговые уловы. Но уже в 2013 г. последовал резкий спад уловов на целый порядок — до 18,3 тыс. т, притом что поколение было обеспечено в 2011 г. достаточным и избыточным числом родителей — 53 млн особей. Этому периоду соответствует рост численности в четной линии воспроизводства — с вылова и подхода 31 тыс. т и 47,5 млн особей в 2014 г., 69 тыс. т и 96 млн экз. в 2016 г., 111 тыс. т и 135 млн особей в 2018 г. Период 2013–2014 гг. также можно охарактеризовать как потенциально «переломный» в доминировании смежных линий (рис. 2). Напомним, что этому же периоду с лагом в один год на западном побережье также соответствовало резкое снижение численности подходов горбуши в 2014 г. Высокая степень сопряженности процессов функционирования популяций, воспроизводящихся в условиях разного набора значений природных факторов на разных побережьях полуострова, омываемых разными водными массами, подразумевает наличие единых факторов глобального характера, вызывающих единый отклик, несмотря на временной сдвиг, провинциальные условия и колоссальные географические дистанции.

Возвращаясь к северо-восточному побережью Камчатки, следует отметить, что численность горбуши в нечетной линии уже к 2015 г. восстановилась до 162 млн особей, а вылов составил 89 тыс. т. Монотонно нарастая в нечетные годы, к 2019 г. вылов составил рекордные для побережья 227 тыс. т, а подход — 310 млн особей. В 2021 г.

высокий уровень уловов сохранился (рис. 2), пропуск около 90 млн особей горбуши потенциально вполне может обеспечить высокий уровень возвратов в 2023 г.

В четной линии воспроизводства рост запасов, начавшийся в первой половине 2010-х гг., продолжался до 2018 г. и выразился в подходе 135 млн рыб и вылове 111 тыс. т, т.е. превысив уровень максимально урожайных поколений в смежной линии за весь 20-й век. В 2020 г. тем не менее численность подхода резко снизилась до немногим менее 30 млн рыб, а вылов — до 19 тыс. т. Пропуск производителей на нерестилища в 2020 г. был примерно вдвое меньше оптимального для урожайных поколений, траловая съемка ТИНРО в период откочевки молоди карагинской горбуши в открытые воды Берингова моря подтвердила низкую численность поколения 2020 г., возвращающегося в 2022 г. Определенные опасения существуют в отношении численности западнокамчатского поколения того же года.

**Структура стад смежных линий воспроизводства горбуши
в рамках макрокомплексов западнокамчатского
и северо-восточного побережий**

Западное побережье Камчатки. Реки, в совокупности обеспечивающие воспроизводство горбуши на западном побережье Камчатки, неоднородны по своей значимости в воспроизводстве не только между собой, но и во временных периодах. Исходя из сходства межгодовой динамики пропуска горбуши, реки кластеризуются по принципу географической близости, подразумевающей, по-видимому, определенную общность фоновых условий в период нереста, инкубации, пресноводного и раннего морского периодов жизни молоди. Речные стада представляют собой некие субпопуляционные единицы, обладающие собственной динамикой численности, в рамках единого западнокамчатского популяционного комплекса (рис. 3, 4).

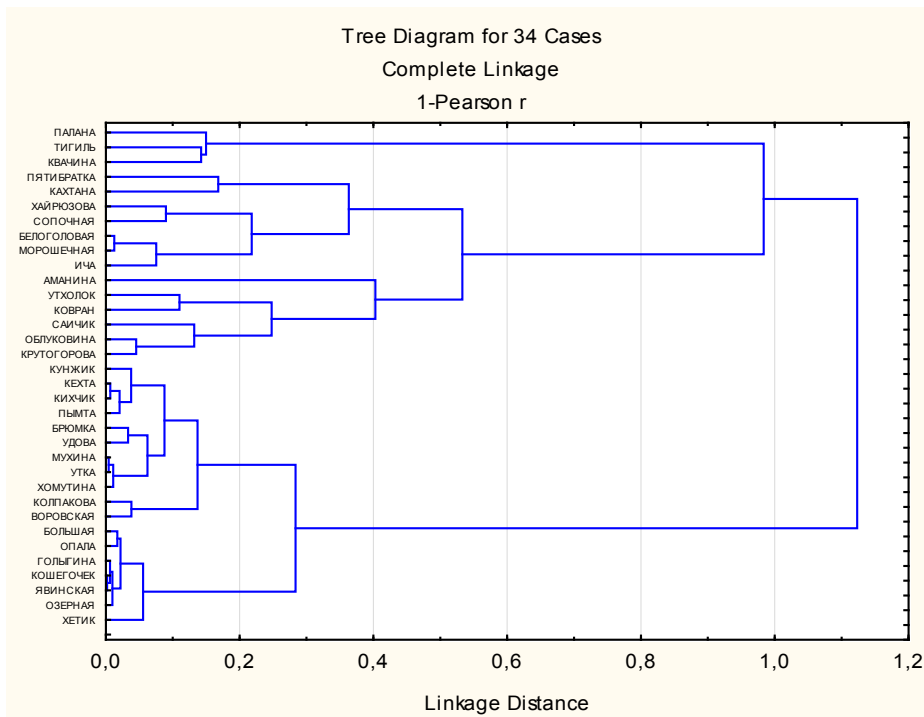


Рис. 3. Дендрограмма сходства динамики пропуска производителей западнокамчатской горбуши нечетной линии воспроизводства

Fig. 3. Dendrogram of similarity for dynamics of pink salmon spawners escapement to the rivers of West Kamchatka (odd years reproduction)

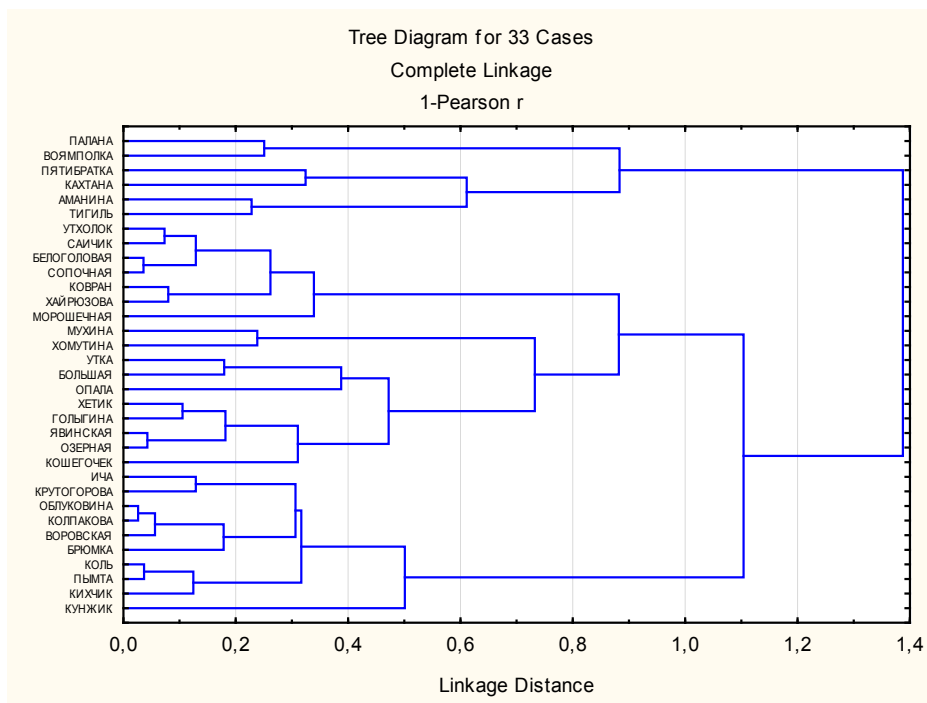


Рис. 4. Дендрограмма сходства динамики пропуска производителей западнокамчатской горбуши четной линии воспроизводства

Fig. 4. Dendrogram of similarity for dynamics of pink salmon spawners escapement to the rivers of West Kamchatka (even years reproduction)

Интересно, что наиболее высокий уровень сходства динамики пропуска производителей на нерест характерен именно для неурожайного поколения западнокамчатской горбуши (рис. 3, 4). В качестве причины этого можно предположить рост стрейнга производителей в соседние реки при высокой численности подходов и плотности скоплений, что характерно и для более «домашних» видов тихоокеанских лососей, таких как, например, нерка [McCart, 1970; Ильин и др., 1985; Семенченко, Островский, 2001]. В этом смысле низкочисленные во времени генерации даже более показательны, чем высокочисленные линии, обеспечивающие высокие уловы и устойчивую экономику берегового промысла. В случаях возникновения разночтений при отнесении смежных рек к той или иной группе в качестве основного критерия прибегали именно к этому аргументу.

В обеих генеративных линиях с разной степенью выраженности можно выделить одни и те же структуры разного иерархического уровня. На основании сходства динамики заполнения все реки с определенной степенью достоверности (допущения) можно разделить на южный и северный комплекс: от р. Озерной на юге до р. Ича на севере и от р. Саичик до р. Палана на севере. Каждая из выделенных групп высокого иерархического ранга включает подгруппы второго порядка. Так, южную группу рек можно разделить на реки, расположенные от южной оконечности полуострова до р. Большой, и на реки, образующие подгруппу от р. Утка до р. Ича на севере. По названиям наиболее значимых рек в кластере подгруппы обозначили как Большерецкая и Воровская. Северная группа включает в свою очередь Хайрюзовскую подгруппу (реки Саичик–Утхолок) и Тигильскую подгруппу (реки Тигиль–Палана) (рис. 5).

Доли вклада всех подгрупп в воспроизводство вида на побережье различаются значительно. Полагаем, что вклад северных рек (подгруппы рек Саичик–Утхолок и Тигиль–Палана) может соотноситься с вкладом подгрупп южного кластера в виде обобщенной северной группы — рек Саичик–Палана. Ограничение перечня р. Палана

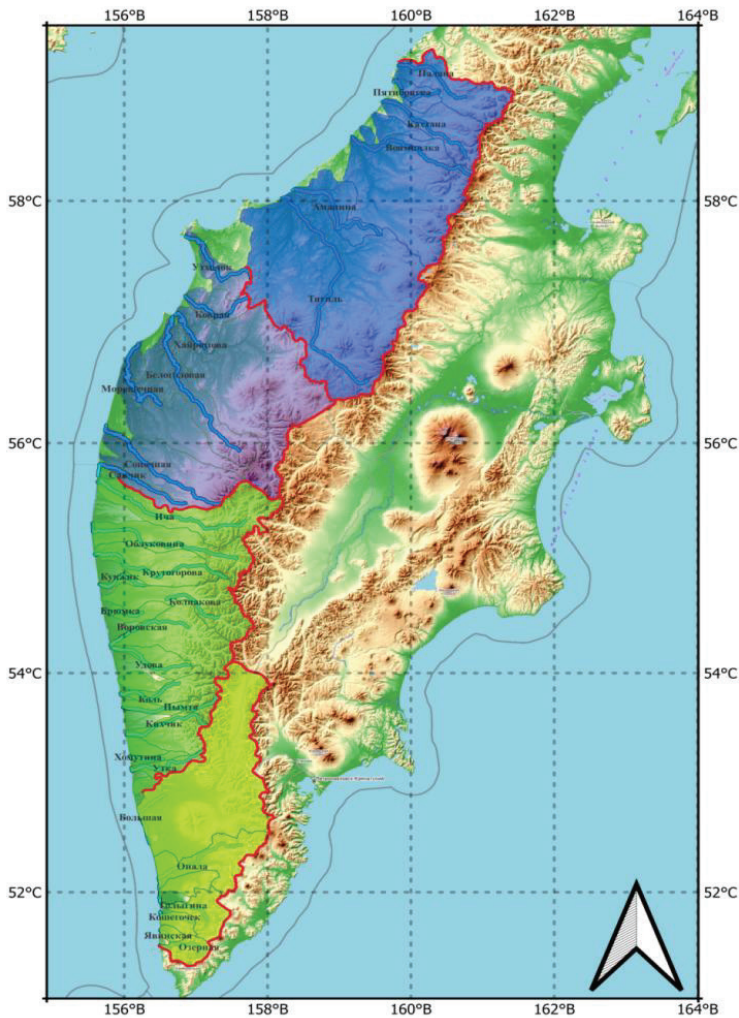


Рис. 5. Пространственное распределение локальных районов воспроизводства горбуши западного побережья Камчатки

Fig. 5. Spatial distribution of local areas of pink salmon reproduction on the western coast of Kamchatka

на севере достаточно условное, вызванное отсутствием рядов регулярных наблюдений в относительно более высоких широтах. Решение в пользу объединения Хайрюзовской подгруппы рек с реками, расположенными относительно севернее, объясняется следующими причинами. Эта группа рек (основные — Сопочная, Моршечная, Белооголовая, Хайрюзова) геоморфологически отлична от других, значительная часть бассейнов расположена в приморской низменности, по характеру русла извилисты и близки к равнинным, а нерестилища удалены от устьев на 20–45 км [Остроумов, 1991].

Для северных широт Охотского моря характерны высокоамплитудные морские приливы, соответственно, зона смешения морских и пресных вод в равнинных эстуариях чрезвычайно динамична, в период приливных суток охватывает до 15–30 км русел эстуариев, а скорость течения при этом достигает 1,0–1,5 м/с [Коваль и др., 2012]. Авторы исследования считают, что причиной относительно невысокой рыбопродуктивности этих рек предположительно может быть высокая смертность покатной молоди горбуши в процессе преодоления ею протяженных эстуарных участков с высокой динамикой вод. Поэтому реки Хайрюзовской подгруппы вряд ли следует рассматривать как потенциально рыбопродуктивный бассейн, способный обеспечить значительный рост

воспроизводства тихоокеанских лососей, а скорее как некую переходную подгруппу, в силу географического положения тяготеющую к рекам северной группы.

Северо-восточное побережье Камчатки. Анализ дендрограмм сходства или сопряженности динамики пропуска производителей на нерестилища рек северо-восточной Камчатки в линии четных и нечетных лет (рис. 6, 7) показал, что так же, как и в случае с западнокамчатскими стадами горбуши, наиболее показательны неурожайные годы, характеризующиеся наименьшим стрейнгом производителей (рис. 6).

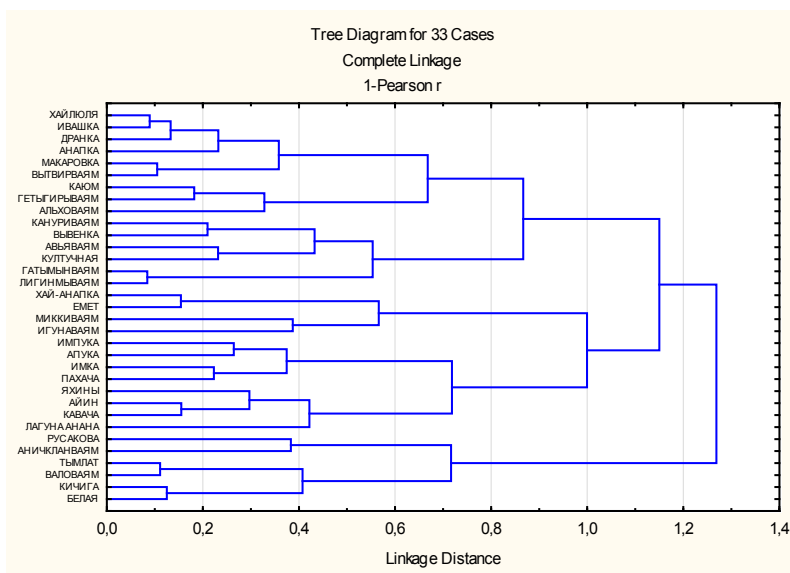


Рис. 6. Дендрограмма сходства динамики пропуска производителей восточнокамчатской горбуши четной линии воспроизводства

Fig. 6. Dendrogram of similarity for dynamics of pink salmon spawners escapement to the rivers of North-East Kamchatka (even years reproduction)

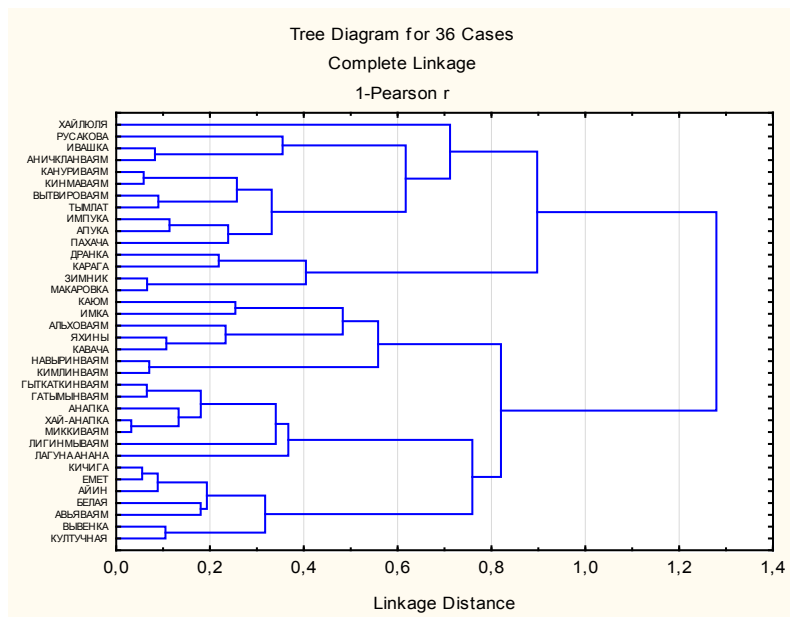


Рис. 7. Дендрограмма сходства динамики пропуска производителей восточнокамчатской горбуши нечетной линии воспроизводства

Fig. 7. Dendrogram of similarity for dynamics of pink salmon spawners escapement to the rivers of North-East Kamchatka (odd years reproduction)

Достаточно надежно можно выделить кластер рек южной части Карагинского залива в четной и нечетной линиях. Реки зал. Корфа в четной линии формируют единый кластер, в нечетной линии группируются основные реки — Вывенка, Авьяваям и Култучная (рис. 7). Также на дендрограмме обособлены реки Олюторского залива. Реки двух основных заливов центральной части Карагинского залива — Тымлат, Кичига и Белая — объединяются в общий кластер в четной линии воспроизводства.

Выявленная сопряженность динамики подходов на нерест позволяет выделить следующие группы рек: реки южной части Карагинского залива до р. Гыткаткинваям, граничащей с р. Карага на севере; реки северной части Карагинского залива от р. Карага на юге до рек, расположенных южнее мыса Ильпинского; реки зал. Корфа и Олюторского залива (рис. 8).

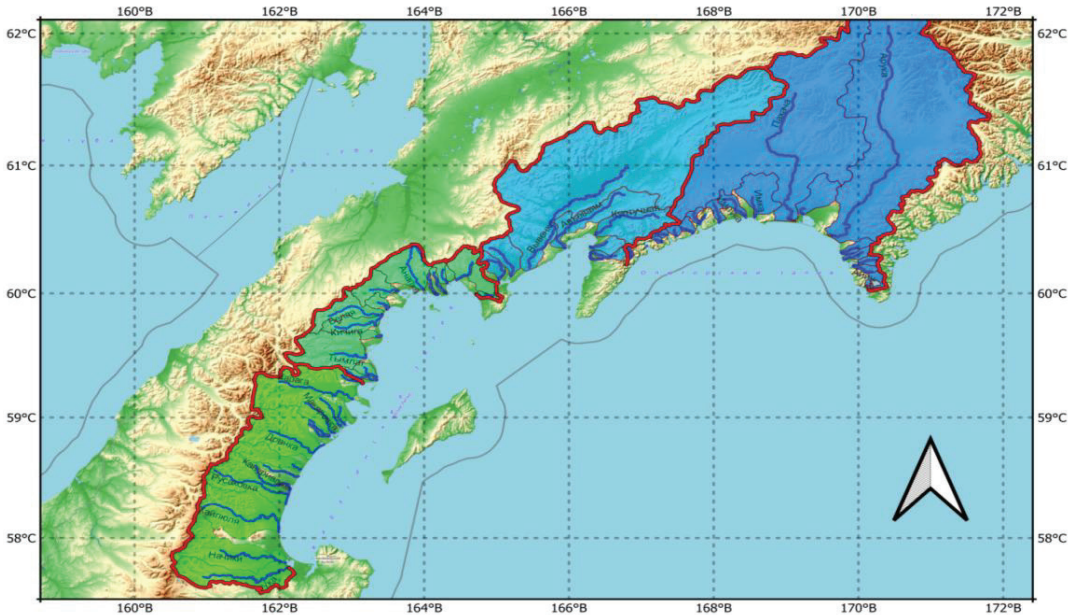


Рис. 8. Территориальное распределение локальных районов воспроизводства горбуши северо-востока Камчатки

Fig. 8. Spatial distribution of the pink salmon local reproduction areas on the northeastern coast of Kamchatka

Интересно, что участки побережий, в пределах которых протекают реки, выделенные в обособленные кластеры, геоморфологически различны — от прямых практически неизрезанных участков побережья на юге, внутренних лагун и локальных заливов в северной части Карагинского залива до глубокого внутреннего зал. Корфа и широкого открытого Олюторского залива, отрезанного от остальной части рассматриваемого района глубоко выдающимся в море п-овом Говена (рис. 8).

Поскольку побережье северо-восточной Камчатки вытянуто в меридиональном направлении, условно выделенные совокупности рек можно так же, как и в случае с западными реками, разделить на макрогруппы южных и северных районов.

Удельный вклад локальных группировок в общее воспроизводство горбуши

Западное побережье Камчатки. Комбинированный временной ряд из данных по пропуску производителей горбуши на нерестилища в 1957–1993 гг. и ее вылова на конкретных водотоках в 1994–2020 гг., объединенный в рамках выделенных групп и подгрупп и выраженный в долях вклада в воспроизводство и уловы вида на западном побережье, позволяет оценить динамику этих показателей на протяжении более чем 60-летнего периода, с 1957 по 2020 г. (рис. 9).

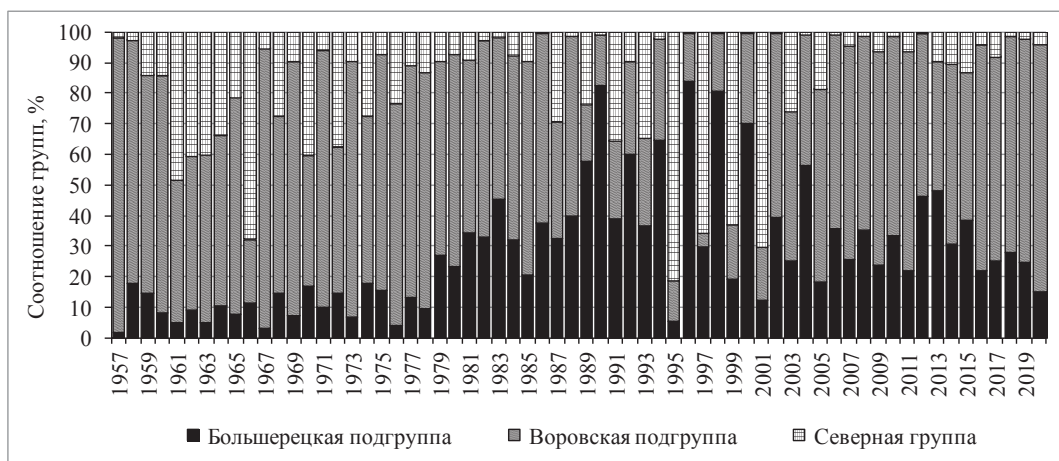


Рис. 9. Вклад локальных группировок западнокамчатской горбуши в воспроизводство и промысел

Fig. 9. Contribution of local groups of the West Kamchatka pink salmon to reproduction and fishery

Привлекает внимание то, что для наиболее южного района воспроизводства — Большерецкой подгруппы водоемов — характерна тенденция роста удельного вклада в воспроизводство на протяжении начала 1960-х — конца 1990-х гг. С начала 2000-х гг. и вплоть до настоящего времени доля горбуши Большерецкой подгруппы в уловах, напротив, снижалась. Доля северной группы была достаточно высока в период депрессии запасов до начала 1990-х гг. в смежных и в депрессивных линиях (последовательно в четной и нечетной) на всем протяжении. Особенно отмечается период 1990-х гг., когда доля производителей и вылова в северных реках значительно превышала запас в южных подгруппах — и в Большерецкой, и в Воровской. Воровская подгруппа рек, по-видимому, в результате своего пограничного положения обеспечивала стабильно высокий вклад на всем протяжении исследуемого периода. Только в 1990-е гг. значение этой подгруппы рек в воспроизводстве горбуши было минимальным, вплоть до потери значения в некоторые годы (рис. 9).

Северо-восточное побережье Камчатки. Анализ комбинированных рядов соотношения локальных групп в общем воспроизводстве горбуши на северо-восточном побережье показал высокие различия в их динамике для смежных линий (рис. 10, верхний). В нечетной линии, за исключением периодов 70-х гг. прошлого и середины второго десятилетия настоящего столетия, когда совокупная доля северных рек в возвратах могла достигать 30–40 %, абсолютно доминирующую роль играли реки Карагинского залива. Увеличение доли горбуши северных стад в 1970-е гг. сопровождалось пропорциональным снижением доли южных, причем преимущественно самой южной группировки рек Карагинского залива. В современный период, начиная с 2000-х гг., доля «северной» горбуши в урожайной линии в среднем составляет около 16,5 %, из которых 10,0 % обеспечивает горбуша Олюторского залива, а 6,5 % — зал. Корфа.

С начала роста численности и уловов в четной линии в 1980-е гг. доля горбуши северной части Карагинского залива составляла около 31 % (18–37 %) вплоть до начала 2000-х гг., обнаруживая тенденцию к увеличению доли вклада в последующий период — 38 % (26–51 %) и до 44–45 % в современный период.

Тенденции в варьировании соотношения группировок в неурожайной нечетной линии в целом сходны с тенденциями в смежной линии, например, в части периодов, благоприятных для увеличения вклада северных группировок. Но есть и отличия: с одной стороны, нет такого контрастного доминирования какой-либо из группировок, с другой — в долгопериодной динамике существенно снизилась роль горбуши

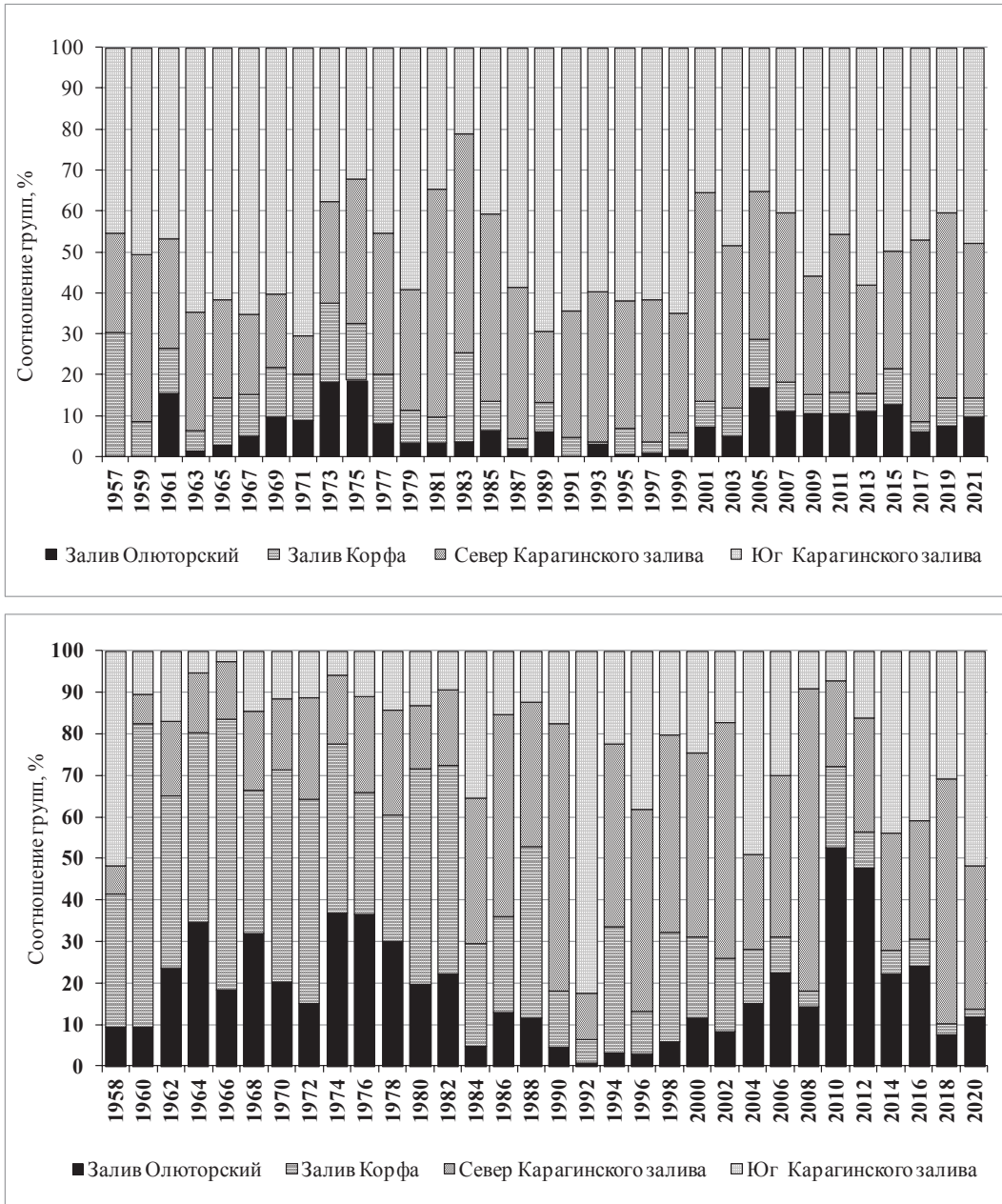


Рис. 10. Вклад локальных группировок северо-восточной горбуши нечетной (вверху) и четной (внизу) линии в воспроизводство и промысел

Fig. 10. Contribution of local groups of the North-East Kamchatka pink salmon to reproduction and fisheries for odd (top panel) and even (bottom panel) lines

зал. Корфа, составлявшей в 60–70-е гг. прошлого века значительную часть запаса в этой линии (в среднем 47%). В четной линии тренд на снижение роли северных группировок выражен очень четко в более чем 60-летней ретроспективе (рис. 10, нижний).

Реконструкция величины уловов горбуши в пределах выделенных структур

Западное побережье Камчатки. Формирование продолжительных (комбинированных) рядов удельного вклада отдельных локальных группировок в воспроизводство

вида на западной Камчатке позволяет на основе имеющегося общего ряда по уловам на побережье (см. рис. 1) провести реконструкцию вылова в рамках выделенных структур, выраженного в абсолютных значениях (рис. 11–13).

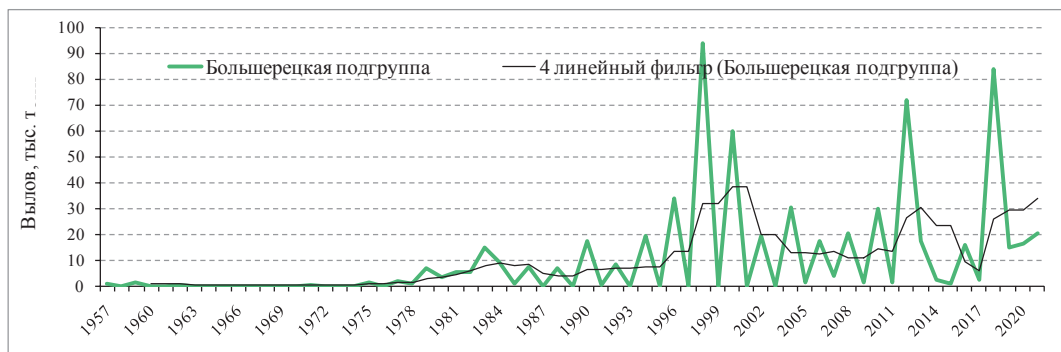


Рис. 11. Реконструированная динамика вылова горбуши в Большерецкой подгруппе рек в 1957–2021 гг.

Fig. 11. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the Bolshaya subgroup of rivers in 1957–2021

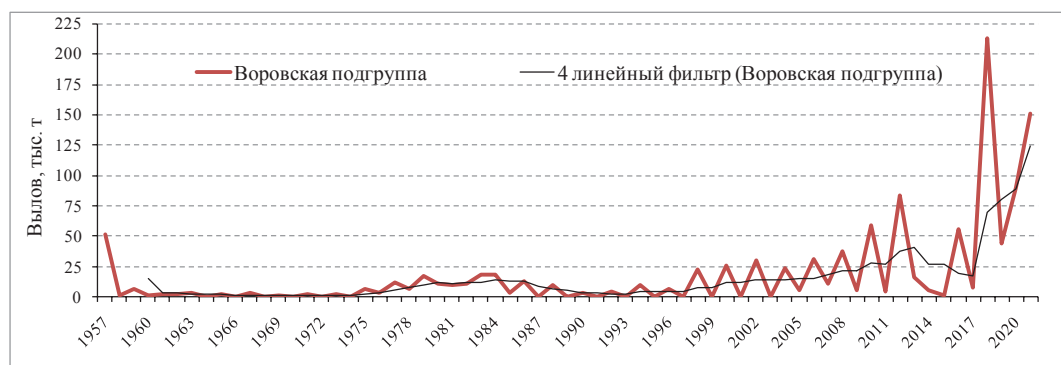


Рис. 12. Реконструированная динамика вылова горбуши в Воровской подгруппе рек в 1957–2021 гг.

Fig. 12. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the Vorovskaya subgroup of rivers in 1957–2021

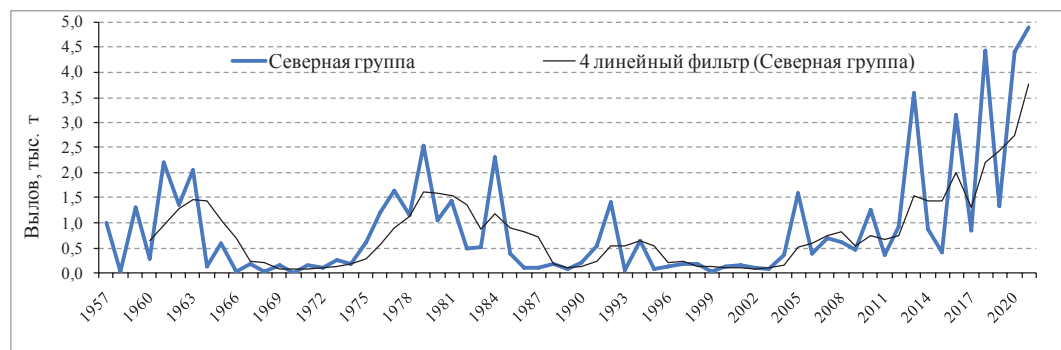


Рис. 13. Реконструированная динамика вылова горбуши в северной группе рек в 1957–2021 гг.

Fig. 13. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the northern group of rivers in 1957–2021

Общепринято считать, что динамика вылова с определенными допущениями соответствует динамике численности эксплуатируемых запасов. В рамках выделенных ранее групп и подгрупп рек следует прежде всего отметить, что в южных подгруппах

после восстановления запасов в начале-середине 1990-х гг. пик уловов в Большеерцкой подгруппе пришелся уже на конец 1990-х, после чего еще два пика меньшей интенсивности были зафиксированы в 2012 и 2018 гг. (рис. 11). В расположенной севернее Воровской подгруппе рек пик уловов смещен на более поздний период, значимые уловы относятся к началу-концу 2000-х гг. с абсолютным максимумом в 2018 г., который во многом формировался именно этой группой рек (рис. 12).

Для северной группы рек характерен относительно стабильный уровень запасов, но последовательное снижение вклада в воспроизводство (см. рис. 9) вовсе не означает, что запас сокращается. Запас горбуши северной группы рек также растет (см. рис. 13), однако менее значимо, чем в подгруппах, расположенных южнее.

Исходя из реконструированной динамики вылова горбуши по группам рек можно предположить, что потенциал самой южной Большеерцкой подгруппы рек за рассмотренный период, а учитывая имеющуюся статистику общего вылова, то и за последние более чем 100 лет (с 1910 г.), реализован полностью. Даже в пик экстремально высокого вылова западнокамчатской горбуши в 2018 г. вклад Большеерцкой подгруппы (84 тыс. т) не превысил собственный рекорд вылова (94 тыс. т) в 1998 г. (см. рис. 11). Средний вылов в подходах последних 5 поколений горбуши четных лет составил 38,0 тыс. т (2,0–84,0 тыс. т), 5 поколений нечетных лет — 11,3 тыс. т (1,2–20,4 тыс. т). Учитывая отсутствие трендов на увеличение улова в этой группе рек, полагаем средний уровень вылова в смежных линиях здесь сохранится на ближайшую перспективу.

Очевидно, что повторить вылов 2018 г. в Воровской подгруппе рек 213 тыс. т, или 71 % от общего по побережью, вряд ли в скором времени удастся, но за последние 10 лет уровень вылова, превышающий 80 тыс. т, был достигнут еще дважды — в 2012 и 2020 гг., соответственно 83 и 90 тыс. т (см. рис. 12). Есть ожидание, что в предстоящий период именно Воровская подгруппа рек будет формировать основу вылова горбуши. Средний вылов в последних 5 четных поколениях, за исключением экстремально урожайного 2018 г., в Воровской подгруппе рек составил 58 тыс. т (5,0–90,0 тыс. т), в 5 неурожайных поколениях — 44 тыс. т (1,5–150,0 тыс. т). Состояние запасов, с учетом того, что в 2021 г. в Воровской подгруппе было поймано 150 тыс. т горбуши, показывает тенденцию к росту в обеих линиях.

Запасы горбуши, воспроизводящейся в северной группе рек, более инерционны по отношению к южным динамичным подгруппам, однако интересно, что в период низкой численности западнокамчатской горбуши обеих линий она сохраняла потенциал воспроизводства, в отдельные неурожайные периоды даже составляла его основу (см. рис. 9, 11–13), причем информация подтверждается как данными визуальных наблюдений на нерестилищах, так и промысловой статистикой. В последние два десятилетия рост численности наблюдается в обеих смежных линиях, причем в явном виде рост начался уже в последнем десятилетии, начиная с 2010-х гг. (рис. 13). Средний вылов в пяти четных поколениях составляет немногим менее 3 тыс. т (1–4 тыс. т), в пяти нечетных — 2,2 тыс. т (0,4–4,9 тыс. т). Чередование поколений здесь не такое строгое, как в южных реках. По-видимому, большую часть времени обе смежные линии находятся в угнетенном состоянии в силу неблагоприятных для воспроизводства условий среды.

В последние годы на западном побережье наметился общий тренд сближения численности горбуши в смежных линиях, однако, поскольку до настоящего времени механизмы взаимовлияния между линиями неизвестны, назовем их внутривидовым фактором (хотя, учитывая репродуктивную изоляцию линий, вполне можно назвать и межвидовым), предсказать, как численность в смежных линиях будет соотноситься между собой, невозможно. Но принципиально климатический тренд в ближайшее десятилетие останется неизменным [Хен и др., 2021], и можно ожидать, что средний уровень уловов в доминирующих линиях сохранится, а в субдоминантных линиях по мере роста репродуктивного потенциала может достигнуть его половины. Пространственно на перспективу вылов будут обеспечивать локальные стада южной группы рек,

преимущественно реки Воровской подгруппы. Горбуша северных рек будет продолжать наращивать потенциал воспроизводства.

Северо-восточное побережье Камчатки. Как уже обсуждалось ранее (см. рис. 2), рост численности запасов карагинской горбуши по аналогии с западнокамчатским стадом пришелся на середину 80-х гг. прошлого века в линии нечетных лет и на начало второго десятилетия 2000-х гг. в смежной линии. В четной линии в последних двух циклах воспроизводства наметилась обратная тенденция к снижению численности. В связи с этим представляет интерес то, как изменялись численность и потенциал стад, воспроизводящихся в каждой из групп рек в исторической ретроспективе реконструированного периода.

До периода значительного роста уловов, в 1970-е гг., также можно отметить десятилетний подъем численности, который был наиболее выражен в северных подгруппах, причем в южных подгруппах подъем численности коснулся обеих линий воспроизводства, а не только доминирующей нечетной линии (рис. 14–17). Напротив, период подъема численности в 1980-е гг. отмечен исключительно в южных подгруппах Карагинского залива (рис. 14, 15). Причем после резкого снижения численности в нечетной линии воспроизводства в 2013 г., последовавшего после рекордного на то время улова в 2011 г., нечетная линия последовательно восстанавливалась до современного уровня в течение 3 поколений.

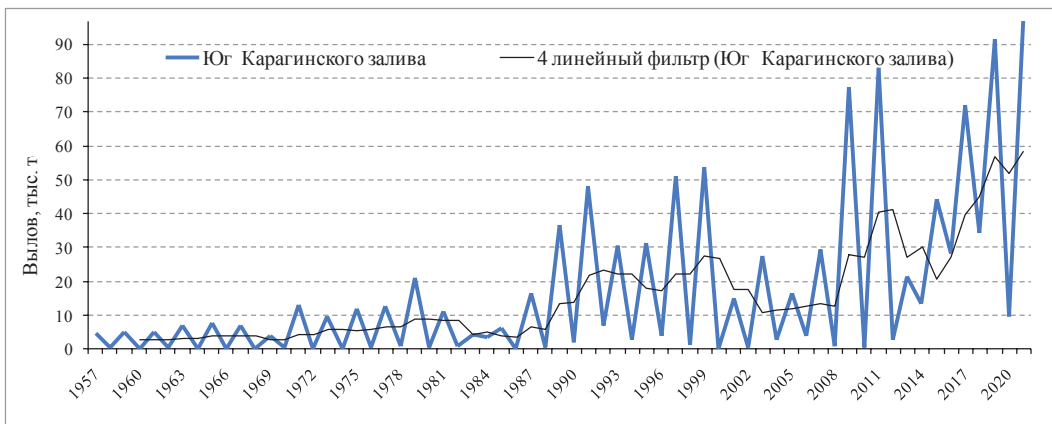


Рис. 14. Реконструированная динамика вылова горбуши в подгруппе рек южной части Карагинского залива в 1957–2021 гг.

Fig. 14. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the southern Karaginsky Bay subgroup of rivers in 1957–2021

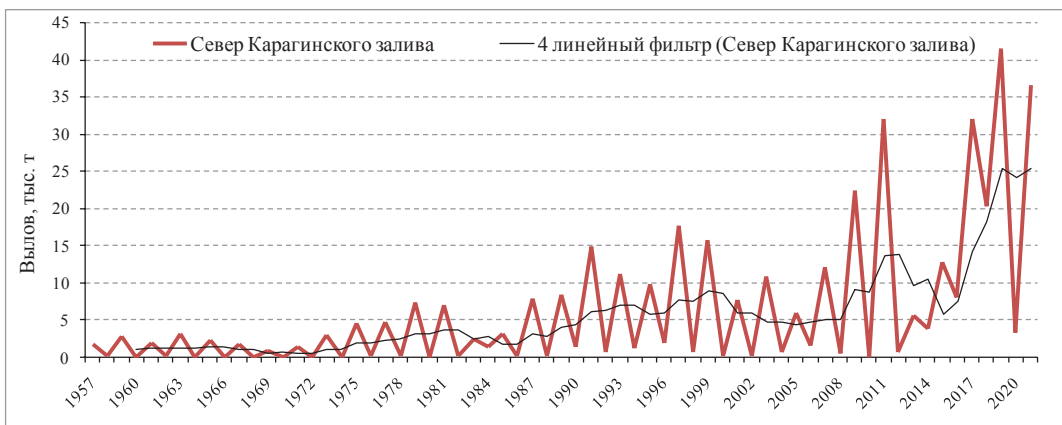


Рис. 15. Реконструированная динамика вылова горбуши в подгруппе рек северной части Карагинского залива в 1957–2021 гг.

Fig. 15. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the northern Karaginsky Bay subgroup of rivers in 1957–2021

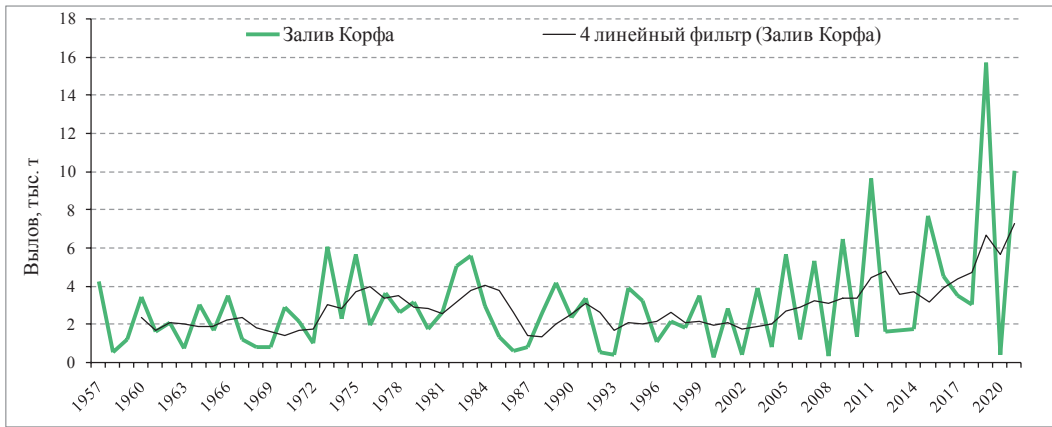


Рис. 16. Реконструированная динамика вылова горбуши в подгруппе рек зал. Корфа в 1957–2021 гг.

Fig. 16. Reconstructed dynamics of the pink salmon catch in the Korf Bay subgroup of rivers in 1957–2021

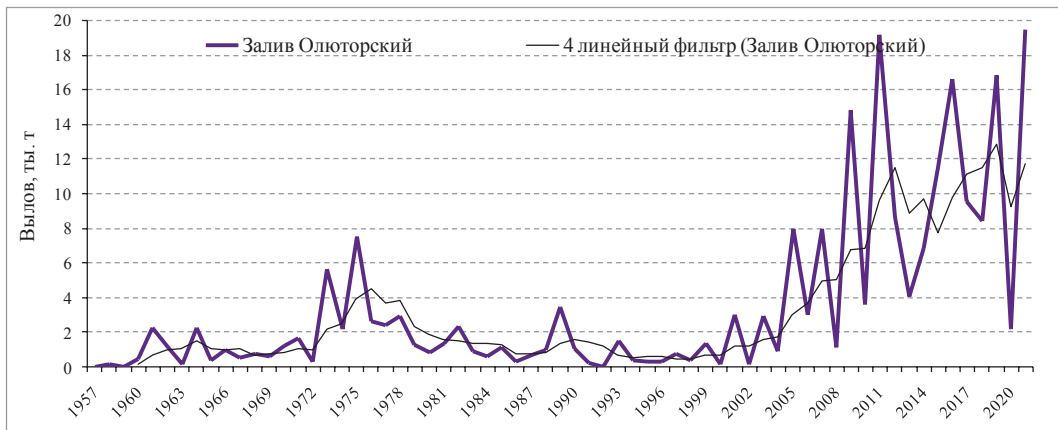


Рис. 17. Реконструированная динамика вылова горбуши в подгруппе рек Олюторского залива в 1957–2021 гг.

Fig. 17. Reconstructed dynamics of pink salmon catch in the Olutorsky Bay subgroup of rivers in 1957–2021

Подъем численности последнего периода, так же как и пики экстравысокочисленных уловов, формировался уже всеми подгруппами вне зависимости от широты расположения в пределах потенциальных возможностей. Если в южных подгруппах (с юга на север) вклад в такие уловы мог достигать соответственно 80–90 и 30–40 тыс. т, то вклад северных был значительно меньше — около 10 тыс. т в зал. Корфа и 25–30 тыс. т в Олюторском заливе (рис. 14–17).

Средний вылов в последних 5 четных поколениях в подгруппе южных рек Карагинского залива составил в среднем 18 тыс. т (3–34 тыс. т), в 5 нечетных поколениях — в среднем 65 тыс. т (21–97 тыс. т). Для северной подгруппы Карагинского залива эти показатели в 5 последних четных поколениях снизились до 7 тыс. т (2–20 тыс. т), 5 нечетных — 26 тыс. т (6–42 тыс. т). В заливах Корфа и Олюторском средний вылов за последние 5 четных поколений еще ниже — соответственно около 2 (0,5–5,0 тыс. т) и 9 тыс. т (2,0–17,0 тыс. т). В урожайной линии уловов в этих заливах за последние 5 лет составлял 8 (2–16 тыс. т) и 12 тыс. т (4–19 тыс. т).

Анализируя частоту и уровень пиков уловов в подгруппах рек в современный период и сопоставляя их значения с ретроспективным периодом, приходим к заключению, что в южных подгруппах рек, в большей степени в подгруппе южной части Карагинского

залива, потенциал роста вылова (и воспроизводства) либо уже исчерпан, либо близок к этому. И если величина вылова (как производная подхода) и может нарастать, то только за счет развития промысла на севере региона. Причем из анализа рис. 14–17 становится понятно, что кратность интенсификации вылова в современный период по отношению к предшествующему периоду (максимальный вылов до и после 2000-х гг.), опять же через воспроизводство горбуши, растет в широтном отношении — с юга на север — и соотносится приблизительно как 1,8 : 2,3 : 2,7 : 2,6, т.е. процессы, обеспечивающие рост воспроизводства, на севере развиваются быстрее, чем на юге района, а это значит, что положительная динамика относительных показателей есть и воспроизводство в северных районах на перспективу может сдерживаться лишь факторами, физически лимитирующими воспроизводство, например площадями пригодных нерестилищ и т.д.

Заключение

На западном и северо-восточном побережьях Камчатки выделены совокупности рек, имеющих между собой наибольшую степень сходства в динамике репродуктивного запаса. В результате анализа реки кластеризовали по принципу географической близости, подразумевающей, по-видимому, определенную общность фоновых условий в периоды нереста, инкубации, пресноводного и раннего морского периодов жизни молоди. Стада горбуши, воспроизводящиеся в выделенных группах рек, представляют собой субпопуляционные формации со свойственной им динамикой численности в рамках единого регионального популяционного комплекса. Наиболее высокая степень структурированности и величины сходства динамики пропуска производителей на нерест характерна именно для неурожайных поколений, что может быть связано с минимальным уровнем стресса производителей в такие годы.

Выделение в рамках макрокомплексов таких условно подчиненных структур, обладающих тем не менее собственной динамикой численности, позволяет рассматривать их как единицы запаса, в отличие от общепринятой концепции, согласно которой единицей прогнозирования может являться только популяция, и вполне согласуется с концепцией экогеографических единиц запаса лососевых рыб Дальнего Востока, сформулированной Л.А. Животовским [Животовский и др., 2022].

Для обеих берегов отмечена значимая роль северных группировок в период депрессии запасов либо для неурожайных линий. С ростом общей численности запасов их значимость как структурного компонента снижается, численность при этом остается неизменной или растет, но непропорционально медленнее. Кардинальное увеличение запасов второй половины 1980–1990-х гг. происходило почти исключительно за счет самых южных группировок на побережьях. Группировки более высоких широт либо никак не участвовали в формировании роста численности в рамках макрокомплекса региональных стад в этот период, либо их вклад был непропорционально мал. Второе увеличение запасов с начала 2000-х гг. также обеспечивалось южными группировками, при этом возрастал вклад относительно более северных группировок. При этом абсолютный вклад самых южных групп в общее воспроизводство и уловы на этом этапе не увеличился, что может означать достижение верхнего предела их репродуктивного потенциала. На современном этапе прирост вылова к предыдущему периоду осуществляется и возможен исключительно за счет увеличения воспроизводства в следующих по географической широте группах. Наиболее явно это проявляется на западном побережье в Воровской группе рек, в меньшей степени, но не менее поступательно, на восточном побережье в группах рек северной части Карагинского залива и Олюторском заливе. Не следует ожидать в ближайшей перспективе существенного роста запасов в наиболее северных районах, уровень воспроизводства которых растет, но общий потенциал не позволяет рассчитывать на значимую прибавку в вылове.

Последовательное вовлечение в расширенное и нарастающее воспроизводство группировок горбуши высоких широт, а также формирование поколений высокой и экс-

тремально высокой численности в относительно южных широтах, по нашему мнению, может осуществляться в контексте общего мирового тренда повышения температурного фона. Раннее развитие и интенсификация весенних процессов увеличения потока солнечной радиации и прогрева верхнего слоя водных масс обеспечивают практически гарантированное формирование стартовой кормовой базы к периоду массового ската молоди горбуши из рек и приводят в итоге к улучшению условий для ее выживания на ранних критических этапах жизненного цикла в морском прибрежье и более полной реализации репродуктивного потенциала поколений.

Поступательное и последовательное изменение вклада отдельных группировок в общее воспроизводство и уловы на примере двух региональных макрокомплексов горбуши, функционирующих на разных побережьях, омываемых разными морями, на наш взгляд, убедительно свидетельствует в пользу теории локальных стад в структуре вида. При этом в роли локального стада выступает горбуша, воспроизводящаяся не в одной, а в группе рек, объединенных общностью условий для ее воспроизводства. Стреинг в годы высокой численности — массовый, осуществляется в пределах этих групп рек, которые, по видимому, и формируют для горбуши определение «дома», или «хоминга».

Высокая степень сопряженности динамики популяций, воспроизводящихся в условиях разного набора природных факторов на разных побережьях полуострова, указывает на наличие единых для северо-восточного и западнокамчатского комплексов факторов глобального характера, вызывающих единые же последствия, несмотря на временной сдвиг, провинциальные условия и колоссальные географические дистанции.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Выражаем благодарность коллективу лаборатории лососевых рыб КамчатНИРО за ежегодные сбор и обработку огромных массивов данных по численности, биологической характеристике мигрирующих к рекам производителей, авианаблюдателям, специалистам и сотрудникам инженерно-технического состава за их труд в полевых и лабораторных условиях и, как следствие, за возможность работы с материалами высокого качества. Отдельную благодарность выражаем С.В. Шубкину за помощь в работе с картографическими материалами.

Authors are thankful to the staff of KamchatNIRO Salmonid Laboratory for their annual collection and processing of vast amounts of data on abundance and biological parameters of migrating pink salmon spawners, in particular to aerial observers and technicians for their hard work in field and laboratory conditions that provided us with scientific materials of high quality. We express our special gratitude to S.V. Shubkin for his help in our work with cartographic materials.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объекта.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.
This article does not contain any research using animals as a subject.
The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

Е.А. Шевляков — постановка задачи, анализ результатов и написание статьи; Н.А. Дедерер — обработка данных, иллюстрации, анализ результатов.

E.A. Shevlyakov — scope formulation, analysis of the results, text writing;
N.A. Dederer — data processing, analysis of the results, illustrations.

Список литературы

- Глубоковский М.К., Животовский Л.А.** Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. — 1986. — Т. 12, № 2. — С. 39–43.
- Гриценко О.Ф.** О дрейфтерном промысле лососей без гнева и пристрастия // Рыб. хоз-во. — 2005. — № 1. — С. 38–42.
- Ефремов В.В.** Хоминг и популяционная организация горбуши // Биол. моря. — 1991. — № 1. — С. 3–12.
- Животовский Л.А., Рубцова Г.А., Шитова М.В. и др.** Популяционная структура кеты Дальнего Востока России: биогеографическая классификация, генетическая дифференциация и экогеографические единицы вида // Генетика. — 2022. — Т. 58, № 4. — С. 438–449. DOI: 10.31857/S0016675822040154.
- Ильин В.Е., Коновалов С.М., Шевляков А.Г.** Пространственная структура изолята нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) // Морфология и систематика лососевидных рыб. — Л.: Наука, 1985. — С. 103–109.
- Каев А.М., Животовский Л.А.** О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад в Сахалино-Курильском регионе // Вопр. ихтиол. — 2017. — Т. 57, № 3. — С. 264–274. DOI: 10.7868/S0042875217030080.
- Казарновский М.Я.** Японский промысел лососей в северо-западной части Тихого океана. — М.: ВНИРО, 1987. — 50 с.
- Коваль М.В., Горин С.М., Козлов К.В. и др.** Ихтиологические исследования эстуариев рек Хайрюзова, Белоголовая и Ковран (западная Камчатка) в июле-августе 2012 г. // Бюл. № 7 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2012. — С. 91–106.
- Коновалов С.М.** Популяционная биология тихоокеанских лососей: моногр. — Л.: Наука, 1980. — 237 с.
- Лагунов И.И.** О рыболовстве японцев на северных Курильских островах // Вопросы истории рыбной промышленности Камчатки. — Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2004. — Вып. 7. — С. 124–136.
- Омельченко В.Т., Вялова Г.П.** Популяционная структура горбуши // Биол. моря. — 1990. — Т. 16, № 1. — С. 3–13.
- Остроумов А.Г.** Нерестовый фонд лососей рек западной Камчатки (от р. Удовы до р. Квачины): отчет о НИР / КамчатНИРО. № ГР 01880073029. — Петропавловск-Камчатский, 1991. — 72 с.
- Остроумов А.Г.** Опыт применения аэрометодов для оценки заполнения нерестилищ лососями // Лососевое хозяйство Дальнего Востока. — М.: Наука, 1964. — С. 90–99.
- Семенченко Н.Н., Островский В.И.** Эмиграция производителей нерки *Oncorhynchus nerka* из отдельных субизолятов озера Азабачье (Камчатка) в годы их высокой численности // Вопр. ихтиол. — 2001. — Т. 41, № 1. — С. 42–46.
- Справочные материалы по дрейфтерному лову тихоокеанских лососей** / под ред. О.Ф. Гриценко. — М.: ВНИРО, 2010. — 196 с.
- Хен Г.В., Сорокин Ю.Д., Хен Ю.Г.** Изменение температуры воздуха и вылова тихоокеанских лососей в дальневосточном бассейне России в 1948–2020 гг. и их прогноз до 2028 г. // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 2. — С. 5–19. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-2-5-19.
- Шевляков Е.А., Дубынин В.А., Ерохин В.Г. и др.** Характеристика прибрежного промысла лососей в Камчатском крае в 2014 г. // Бюл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2014. — С. 11–36.
- Шевляков Е.А., Маслов А.В.** Реки, определяющие воспроизводство тихоокеанских лососей на Камчатке, как реперы для оценки заполнения нерестового фонда // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 164. — С. 114–139.
- Шевляков Е.А., Фельдман М.Г., Ерохин В.Г., Шубкин С.В.** Итоги промысла западнокамчатской горбуши в 2018 г., перспективы дальнейшего состояния ее запаса и промысла // Бюл. № 13 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2018. — С. 41–51.

Heard W.R. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Pacific Salmon Life Histories / eds C. Groot and L. Margolis. — Vancouver : UBC press, 1991. — P. 119–230.

McCart P.J. Polymorphic population of *Oncorhynchus nerka* at Babine Lake, B.C. involving anadromous (sockeye) and non-anadromous (kokanee) forms : *Ph. D. Thesis.* — University of British Columbia, Vancouver, B.C., 1970.

References

Glubokovskii, M.K. and Zhivotovskii, L.A., Population structure of pink salmon: System of fluctuating stocks, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1986, vol. 12, no. 2, pp. 39–43.

Gritzenko, O.F., Unbiased thoughts about salmon drifting, *Rybn. Khoz.*, 2005, no. 1, pp. 38–42.

Efremov, V.V., Homing and population organization of pink salmon, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1991, vol. 17, no. 1, pp. 3–12.

Zhivotovsky, L.A., Rubtsova, G.A., Shitova, M.V., Malinina, T.V., Prokhorovskaya, V.D., Rakitskaya, T.A., and Afanasiev, K.I., Population structure of chum salmon of the Russian Far East: biogeographic classification, genetic differentiation, and ecogeographic units, *Russ. J. Genet.*, 2022, vol. 58, no. 4, pp. 438–449. doi 10.31857/S0016675822040154

Ilyin, V.E., Kononov, S.M., and Shevlyakov, A.G., Spatial structure of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* (Walb.) isolate, in *Morfologiya i sistematika lososevidnykh ryb* (Morphology and taxonomy of salmonids), Leningrad: Nauka, 1985, pp. 103–109.

Kaev, A.M. and Zhivotovskiy, L.A., On possible re-distribution of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* between the reproduction areas of different Stocks in the Sakhalin-Kuril region, *J. Ichthyol.*, 2017, vol. 57, no. 3, pp. 354–364. doi 10.1134/S0032945217030079

Kazarnovskiy, M.Ya., *Yaponskiy promysel lososey v severo-zapadnoy chasti Tikhogo okeana* (Japanese salmon fishery in the northwestern part of the Pacific Ocean), M.: VNIRO, 1987.

Koval, M.V., Gorin, S.M., Kozlov, K.V., Nikulin, D.A., and Shtremel, M.N., Ichthyological studies of the estuaries of the Khairuzova, 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.

Kononov, S.M., *Populyatsionnaya biologiya tikhookeanskikh lososei* (Population Biology of Pacific Salmon), Leningrad: Nauka, 1980.

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

Omelchenko, V.T. and Vyalova, G.P., Pink salmon population structure, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1990, vol. 16, no. 1, pp. 3–13.

Ostroumov, A.G., *Nerestovyy fond lososey rek zapadnoy Kamchatki (ot r. Udovy do r. Kvachiny)* (Spawning stock of salmon in the rivers of western Kamchatka (from the Udova river to the Kvachina river)), Available from KamchatNIRO, Petropavlovsk-Kamchatsky, 1991, GR no. 01880073029.

Ostroumov, A.G., The experience of using aerial methods to assess the filling of spawning grounds with salmon, in *Lososevoye khozyaystvo Dal'nego Vostoka* (Salmon farming in the Far East), Moscow: Nauka, 1964, pp. 90–99.

Semenchenko, N.N. and Ostrovsky, V.I., Emigration of the sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* spawners from some subisolates in the Lake Azabach'e (Kamchatka) during the years of their high abundance, *Vopr. Ikhtiol.*, 2001, vol. 41, no. 1, pp. 42–46.

Spravochnye materialy po driftnomu lovu tikhookeanskikh lososei (Reference Materials on Driftnet Fishing of Pacific salmon), Gritsenko, O.F., ed., Moscow: VNIRO, 2010.

Khen, G.V., Sorokin, Ju.D., and Khen, Ju.G., Changes in air temperature over the Far Eastern Basin and catching of pacific salmon in Russia in 1948–2020 and their forecast until 2028, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 2, pp. 5–19. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-2-5-19

Shevlyakov, E.A., Dubynin, V.A., Erokhin, V.G., Bugaev, V.F., Zorbidi, Zh.Kh., Zavarina, L.O., Shubkin, S.V., Zikunova, O.V., Popova, T.A., and Shpigalskaya, N.Yu., Characteristics of the coastal salmon fishery in the Kamchatka Territory in 2014, in *Byull. N 9 izucheniya tikhookeanskikh lososei na Dal'nem Vostoke* (Bull. No. 9 Study of Pacific Salmon in the Far East), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014, pp. 11–36.

Shevlyakov, E.A. and Maslov, A.V., The rivers determining reproduction of pacific salmon in Kamchatka as indicators of spawning grounds filling, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 164, pp. 114–139.

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.

Heard, W.R., Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*), *Pacific Salmon Life Histories*, Groot, C. and Margolis, L., eds., Vancouver: UBC Press, 1991, pp. 119–230.

McCart, P.J., Polymorphic population of *Oncorhynchus nerka* at Babine Lake, B.C. involving anadromous (sockeye) and non-anadromous (kokanee) forms, *Ph. D. Thesis*, University of BritGh Columbia, Vancouver, B.C., 1970.

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

Поступила в редакцию 10.05.2022 г.

После доработки 20.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

*The article was submitted 10.05.2022; approved after reviewing 20.05.2022;
accepted for publication 20.05.2022*

**УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ОБЪЕКТОВ
ENVIRONMENTS OF FISHERIES RESOURCES**

Научная статья

УДК 574.583:591.13

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408

EDN: BXOLJN

**АППЕНДИКУЛЯРИИ ОХОТСКОГО, БЕРИНГОВА, ЧУКОТСКОГО МОРЕЙ
И СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ПИТАНИИ
НЕКТОНА****А.Ф. Волков***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Значение аппендикулярий как составной части планктонного сообщества и кормовой базы нектона исследованных акваторий недооценено, что следует из отсутствия специальных публикаций по этой теме в отечественной научной литературе. По общей биомассе (запасу) в составе крупной фракции зоопланктона они занимают место сразу за доминирующими группами (копеподы, эвфаузииды, щетинкочелюстные, амфиподы, кишечнополостные), причем учтены только непосредственно животные без домиков, вместе с которыми их следовало бы присоединить к доминирующим группам. В исследованных морях аппендикулярии представлены тремя видами: *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. labradoriensis* и *Fritillaria borealis*, а в южной части СТО еще и *F. sp.* (возможно, *F. pacifica*). По численности и биомассе преобладают более крупные и многочисленные виды р. *Oikopleura*, встречающиеся во всех трех фракциях: мелкой, средней и крупной. Подавляющая часть *Fritillaria* оказывается в мелкой фракции и лишь незначительная доля в средней. Наиболее плотные скопления аппендикулярий характерны для верхней эпипелагиали, составляя там от 55 до 97 % от численности всей эпипелагиали, где они находят наиболее высокую концентрацию пищи. В эпипелагиали батиметрических зон Берингова и Охотского морей наиболее высокие биомасса и численность характерны для прибрежной зоны (0–50 м), затем следуют надшельфовая, сваловая и глубоководная, а в СТО большую часть занимает глубоководная зона, поэтому прочие заметного влияния на общий запас не оказывают, в Чукотском же море почти повсеместно преобладают прибрежная и надшельфовая зоны. В питании нектона аппендикулярии даже без учета домиков составляют существенную часть рационов у многих видов (41 из 151 вида в базе ТИНРО «Трофология»), в том числе основных промысловых (минтай, лососи, сельдь, сайка, скумбрии, сардина и некоторые другие). Стекловидный домик вместе с аппендикулярией, у которой для обеспечения движения и питания постоянно вибрирует хвост, является достаточно крупным объектом, чтобы быть привлекательным для многих планктонофагов, особенно если учесть способность аппендикулярий к свечению ночью. Ранжирование первых 20 проб у 6 размерных классов нектона по количеству в пище аппендикулярий показало, что высокие значения этого показателя присущи всем размерным классам, хотя осредненные данные по всем пробам у некоторых массовых рыб (горбуша, кета, минтай) показывают, что более молодые рыбы этих видов оказывают аппендикуляриям явное предпочтение.

* Волков Анатолий Федорович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, volkov413@yandex.ru, ORCID 0000-0003-0057-8382.

© Волков А.Ф., 2022

Ключевые слова: Охотское море, Берингово, Чукотское, СТО, аппендикулярия, зоопланктон, фракции, нектон, питание, *Oikopleura*, *Fritillaria*

Для цитирования: Волков А.Ф. Аппендикулярии Охотского, Берингова, Чукотского морей и северной части Тихого океана и их значение в питании nektona // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 390–408. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408. EDN: BXOLJN.

Original article

Appendicularia in the Bering, Okhotsk, Chukchi Seas and North Pacific and their significance for feeding of nekton

Anatoly F. Volkov

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

D.Biol., leading researcher, volkov413@yandex.ru

Abstract. Significance of larvaceans (class Appendicularia) for plankton community and feeding of nekton in the Far-Eastern Seas and North Pacific is underestimated, this group of species is poorly represented in scientific literature. The total biomass of larvaceans is below the stocks of dominant groups in the large-sized zooplankton, as copepods, euphausiids, arrowworms, amphipods, and coelenterates, but accounted together with their shells (called «houses») they form a comparable stock. In the studied area, the class Appendicularia is represented by four species: widely distributed *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. labradoriensis*, and *Fritillaria borealis* and *F. sp.* (perhaps *F. pacifica*) in the southern periphery of this area. Larger and more numerous oikopleurids dominate by both abundance and biomass and are presented in all size fractions of zooplankton, whereas fritillarids are presented mostly in the small-sized fraction. Larvaceans distribute mainly in the upper epipelagic layer (55–97 %), i.e. in the layer of their prey concentration; their density is the highest in the coastal zone with the depth < 50 m and decreases in deeper areas. They are a significant portion in the diet of many nekton species (41 out of 151 species in the Trofology database of TINRO), including basic commercial fishes, as pollock, salmon, herring, polar cod, mackerels, sardine and some others. Their mucus houses glowing at night, with the animal inside, whose tail vibrates constantly providing movement and nutrition, are attractive for many plankton-eaters. Appendicularia have a high occurrence in the food of all size-classes of nekton, though it decreases for larger-sized fish of such mass fish species, as walleye pollock and pink and chum salmon.

Keywords: Okhotsk Sea, Bering Sea, Chukchi Sea, North Pacific, appendicularia, zooplankton, size fraction, nekton, feeding, oikopleura, fritillaria

For citation: Volkov A.F. Appendicularia in the Bering, Okhotsk, Chukchi Seas and North Pacific and their significance for feeding of nekton, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 390–408. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-390-408. EDN: BXOLJN.

Введение

Аппендикулярии (Appendicularia) — класс пелагических оболочников, которые широко распространены в Мировом океане, в том числе и в северной части Тихого океана, включая Охотское, Берингово и Чукотское моря, где они представлены четырьмя массовыми видами: *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. labradoriensis*, *Fritillaria borealis* и *F. sp.* (рис. 1–3), из которых последний вид, по-видимому, обитает в южной части Берингова моря и СЗТО (возможно, это *F. pacifica*). Основу пищи этих видов составляют мелкий фито-, микро- и нанозоопланктон, а также частицы мелкого детрита. При массовой обработке планктонных и трофологических проб виды *Oikopleura* и *Fritillaria* трудно различимы, поэтому ниже они обозначены как *Oikopleura sp.* и *Fritillaria sp.*

Из двух видов ойкоплевр *O. labradoriensis* доминирует в более глубоководной зоне Берингова моря, а *O. vanhoeffeni* — в северной прибрежной и надшельфовой частях Берингова моря и в Чукотском море [Shiga, 1982; Maekakuchi et al., 2018; и др.]. Эти два внешне схожих вида различаются формой желудка: у *O. labradoriensis* доли желудка угловатые, а у *O. vanhoeffeni* — округлые (см. рис. 2), длина их тела до 2,4 мм, хвоста до 14,0 мм, у *Fritillaria* длина тела до 1,4 мм, хвоста — до 4,0 мм (рис. 3).

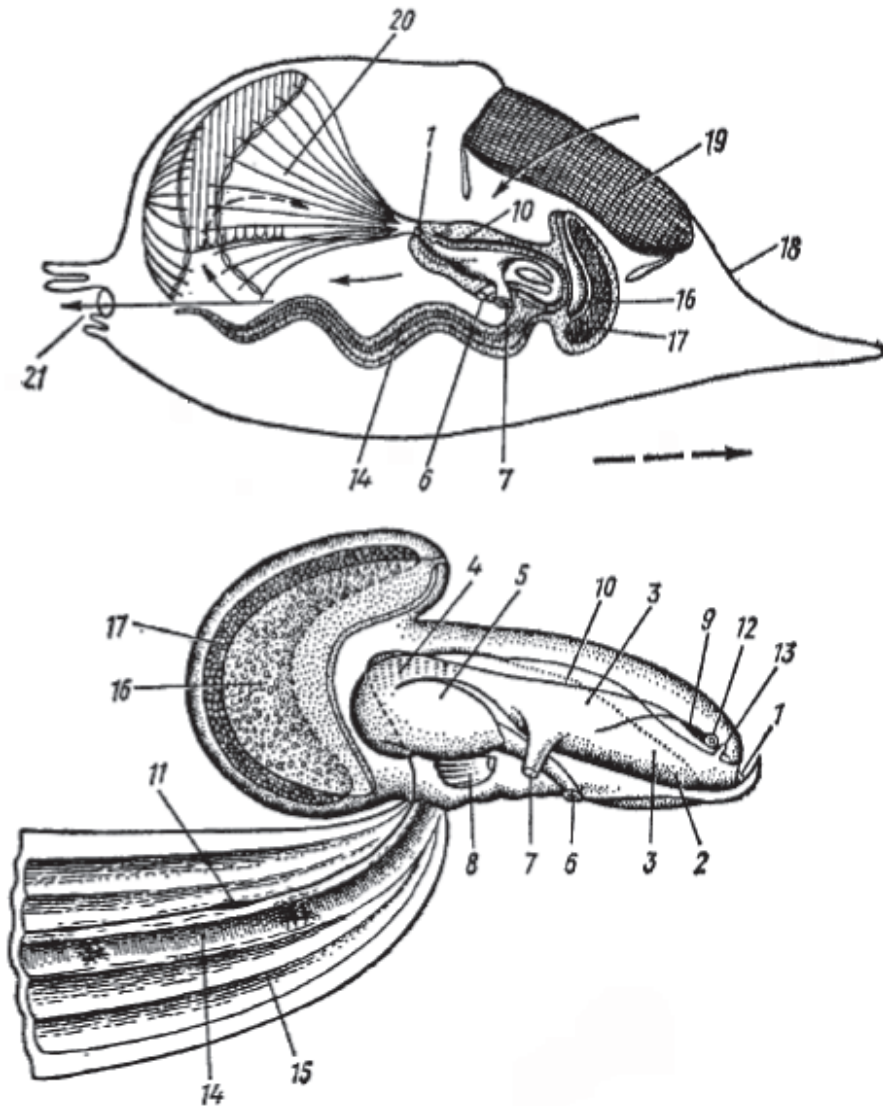
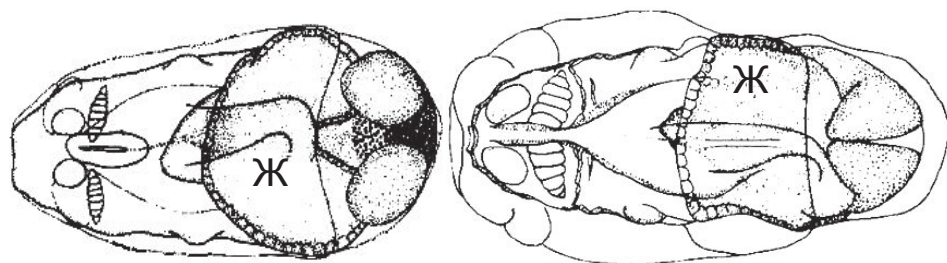


Рис. 1. Апендикулярия в домике [Наумов, Карташев, 1979]. Тонкие стрелки показывают направление токов воды; пунктирная стрелка — направление движения домика: 1 — рот; 2 — эндостиль; 3 — глотка; 4 — пищевод; 5 — желудок; 6 — анус; 7 — жаберное отверстие стигмы; 8 — сердце; 9 — нервный ганглий; 10 — нервный спинной ствол; 11 — его утолщение в хвостовом отделе; 12 — стаатоцист; 13 — обонятельная ямка; 14 — хорда; 15 — мускулатура хвоста; 16 — семенник; 17 — яичник; 18 — домик; 19 — решетка домика; 20 — ловчая сеть; 21 — отверстие домика

Fig. 1. Appendicularia in the house [Naumov, Kartashev, 1979]. Thin arrows show the water flows; dotted arrow shows direction of the house movement: 1 — mouth; 2 — endostyle; 3 — pharynx; 4 — esophagus; 5 — stomach; 6 — anus; 7 — branchial opening of stigma; 8 — heart; 9 — nerve ganglion; 10 — nerve spinal trunk; 11 — its thickening in the caudal section; 12 — statocyst; 13 — olfactory fossa; 14 — notochord; 15 — tail musculature; 16 — testis; 17 — ovary; 18 — house; 19 — lattice; 20 — trapping net; 21 — opening of the house

Для добычи пищи апендикулярия строит слизистый домик с ловчей сетью, который по массе и объему многократно превосходит самого «строителя» (см. рис. 1).

В домике размещается конусовидная «ловчая сеть» из тонких слизистых нитей, к вершине которой обращен рот животного. В задней части домика есть выходное отверстие. Постоянная энергичная работа широкого уплощенного хвоста животного



O. vanhoffeni

O. labradoriensis

Рис. 2. Форма желудков (Ж): у *O. vanhoffeni* она округлая, а у *O. labradoriensis* угловатая, вид тела сверху [An Illustrated Guide..., 1997]

Fig. 2. Shapes of the stomach (Ж): rounded for *O. vanhoffeni* and angular for *O. labradoriensis* (view from above) [An Illustrated Guide..., 1997]

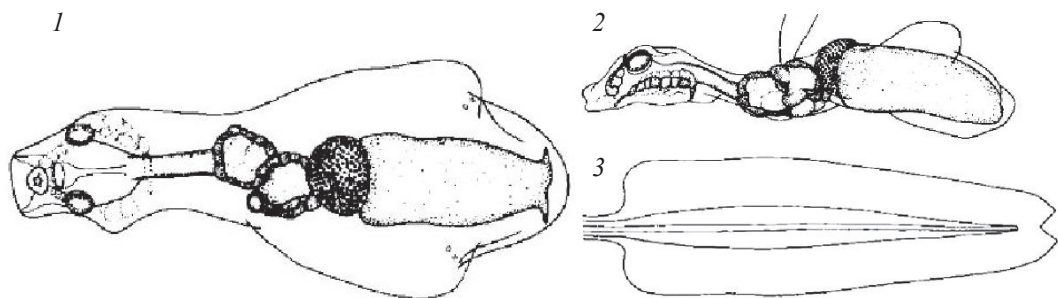


Рис. 3. *Fritillaria borealis*: 1 — вид тела сверху, 2 — сбоку, 3 — хвост [An Illustrated Guide..., 1997]

Fig. 3. *Fritillaria borealis*: 1 — top view, 2 — side view, 3 — tail [An Illustrated Guide..., 1997]

создает ток воды, которая всасывается через решетку и с силой выбрасывается из заднего отверстия домика; эта струя воды реактивно толкает домик вперед. Мелкие, преимущественно одноклеточные водоросли и животные, а также мелкие частицы органического вещества с током воды засасываются через решетку и, концентрируясь в вершине «ловчей сети», попадают в ротовое отверстие. Через 4–20 ч решетка домика засоряется, и ток воды прекращается. Тогда животное резкими ударами хвоста пробивает стенку домика, выплывает из него; эктодермальные клетки вновь начинают продуцировать слизь, из которой в течение 1,0–1,5 ч животное формирует новый домик [Наумов, Карташев, 1979]. Например, у побережья Ньюфаундленда в течение суток *O. vanhoffeni* может создавать до 6 домиков [Gorsky and Fenaux, 1998]. Брошенные домики могут служить пищей для копепод, эвфаузиид, полихет и других групп планктона, которые питаются пойманными в ловушку жгутиковыми, кокколитами, силикофлагеллятами и диатомовыми водорослями; отброшенные дома и фекальные гранулы также вносят существенный вклад и в вертикальную транспортировку материала [Alldredge, 1972, 1976].

Аппендикулярии распространены практически по всем морям и океанам, местами многочисленны и в холодных водах (до 50 особей в 1 м³ воды). Приурочены преимущественно к поверхностным слоям, но иногда встречаются и на глубинах до 3 км. При высокой численности, выедавая мелкий фитопланктон, могут быть пищевыми конкурентами мелких пелагических ракообразных. Служат кормом многим видам рыб [Наумов, Карташев, 1979, с. 58].

Как и другие оболочники (сальпы и пирозомы), аппендикулярии — светящиеся организмы благодаря наличию в теле симбиотических светящихся бактерий.

Материалы по биологии и экологии аппендикулярий СТО, Берингова и Чукотского морей приведены в публикациях преимущественно зарубежных исследователей

[Lohmann, 1896, 1901; Alldredge, 1972, 1976; Paffenhöfer, 1976; Shiga, 1976, 1985, 1993; Knoechel and Steel-Flynn, 1989; An Illustrated Guide..., 1997; Shiga et al., 1998; Choe and Deibel, 2011; Maekakuchi et al., 2018; и др.]. Аппендикулярии Охотского моря оказались лишены внимания, о них лишь мельком упоминается в табличных материалах по составу планктона или пищи рыб.

В настоящей статье аппендикулярии рассматриваются как существенная часть планктонного сообщества и кормовой базы nekтона, поэтому основное внимание уделяется количественным показателям: вертикальному и горизонтальному распределению биомассы и численности, определению запаса, т.е. суммарных значений для морей в целом, сезонной и многолетней динамике, значению в питании массовых видов nekтона.

Материалы и методы

В основу статьи положены материалы по биомассе и численности аппендикулярий и их содержанию в пище nekтона, взятые из локальных баз данных ТИНРО «Зоопланктон» и «Трофология», существующих в формате Excell. Всего в настоящей работе учтены данные по 21134 планктонным и 11557 трофологическим станциям.

Все планктонные и трофологические пробы собраны и обработаны по методике, принятой в ТИНРО [Волков, 2008]. Планктон облавливался сетями БСД (площадь входного отверстия 0,1 м², сито с ячейей 0,15 мм) тотальными ловами в слое 200–0 м, при меньших глубинах в слое дно–0 м. Пробы зоопланктона разделялись на 3 фракции посредством процеживания через 2 сита с ячейей 0,5 и 1,2 мм: мелкую (МФ) — 0,6–1,2 мм, среднюю (СФ) — 1,2–3,2 мм — и крупную (КФ) — > 3,2–3,5 мм. При переводе численности аппендикулярий в биомассу приняты следующие значения сырой массы 1 экз.: для *Fritillaria* sp. МФ — 0,014, СФ — 0,053; для *Oikopleura* sp. МФ — 0,042, СФ — 0,450, КФ — 3,200 мг. Пробы по питанию nekтона отобраны из уловов пелагическими тралями в эпипелагиали и обработаны в судовых лабораториях в свежем виде групповым методом, описанным ранее [Волков, 2008].

Сокращения в тексте и таблицах: МФ, СФ, КФ — соответственно мелкая, средняя и крупная фракции зоопланктона; ИНЖ, ‰ (продецимилле) — общий индекс наполнения желудка = масса пищи (г) / масса рыбы (г) × 10000; ЧИН, ‰ — частный индекс наполнения желудка — то же, что ИНЖ, но по отношению к отдельным видам и более крупным таксонам (группам); СТО — северная часть Тихого океана.

Результаты и их обсуждение

Аппендикулярии в планктоне. Постанционные материалы осреднялись по биостатистическим районам [Шунтов и др., 1993, с дополнениями по: Волков, 2019]. Схемы горизонтального распределения биологических показателей, построенные по центральным точкам биостатистических районов — интегральным станциям (рис. 4), — способствуют избавлению от мелких «шумов» и помогают выявлению генеральных особенностей квазистационарного уровня.

На рис. 5 показано распределение по акватории планктонных станций с аппендикуляриями численностью более 1 экз./м², а на рис. 6 — горизонтальное распределение численности в слое эпипелагиали по видам и фракциям, эти карты графически отображают частоту встречаемости и особенности за весь период исследований, понятно, что такие интегральные схемы показывают максимальные ареалы, но в каждый конкретный год и сезон общая схема будет иной.

Сложность учета численности и биомассы аппендикулярий состоит в том, что при облове сетями и в результате фиксации формалином слизистые домики разрушаются и остаются только собственно животные, большая часть которых оказывается в составе мелкой и средней фракций (зачастую и без хвостов), в то время как вместе с полностью сформированными домиками они входили бы в крупную фракцию. Сами домики, даже оставленные животными, также имеют определенную ценность как корм,

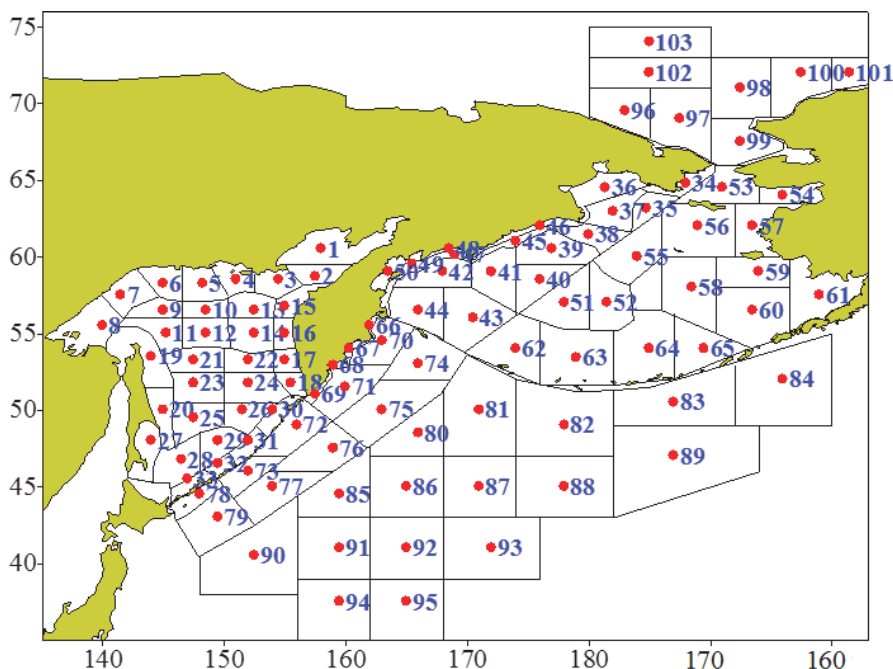


Рис. 4. Границы и номера биостатистических районов
 Fig. 4. Boundaries and numbers of biostatistical areas

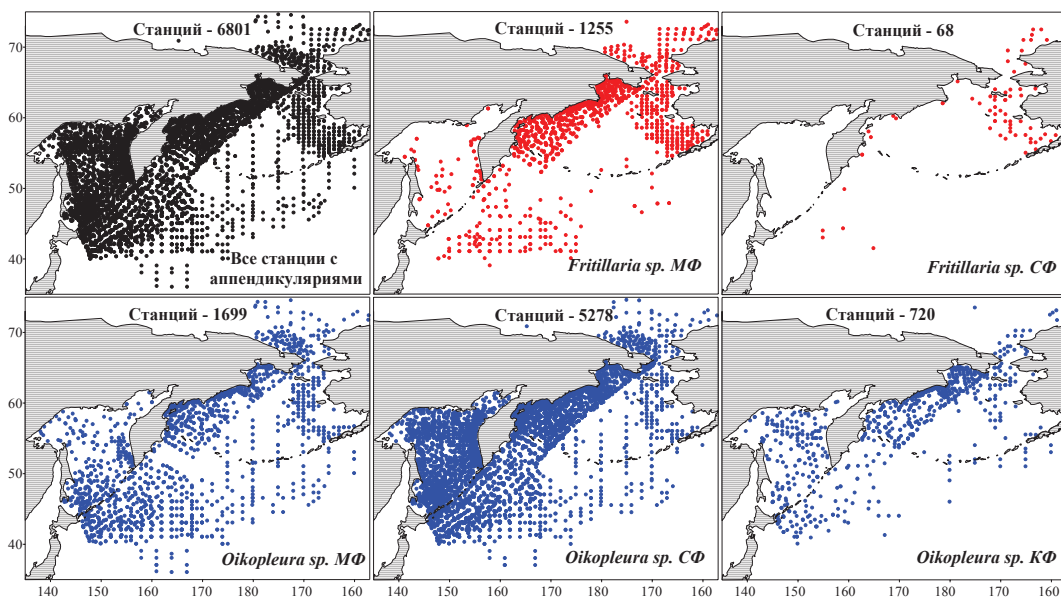


Рис. 5. Планктонные станции с аппендикуляриями (1984–2021 гг.)
 Fig. 5. Plankton stations with findings of Appendicularia (1984–2021)

поскольку содержат застрявшие в ловчей сети мелкие организмы, и, по-видимому, именно благодаря их размерам многие рыбы обращают внимание на аппендикулярий как на пищу. Поэтому следует помнить о значительной систематической недооценке доли аппендикулярий в составе планктонного сообщества и кормовой базы nekтона.

В числе недоминирующих групп КФ аппендикулярии и без домиков занимают ведущее место (табл. 1), а вместе с домиками они вполне могут оказаться в числе доминирующих. По мнению Шига [Shiga, 1982] в Беринговом море аппендикулярии более

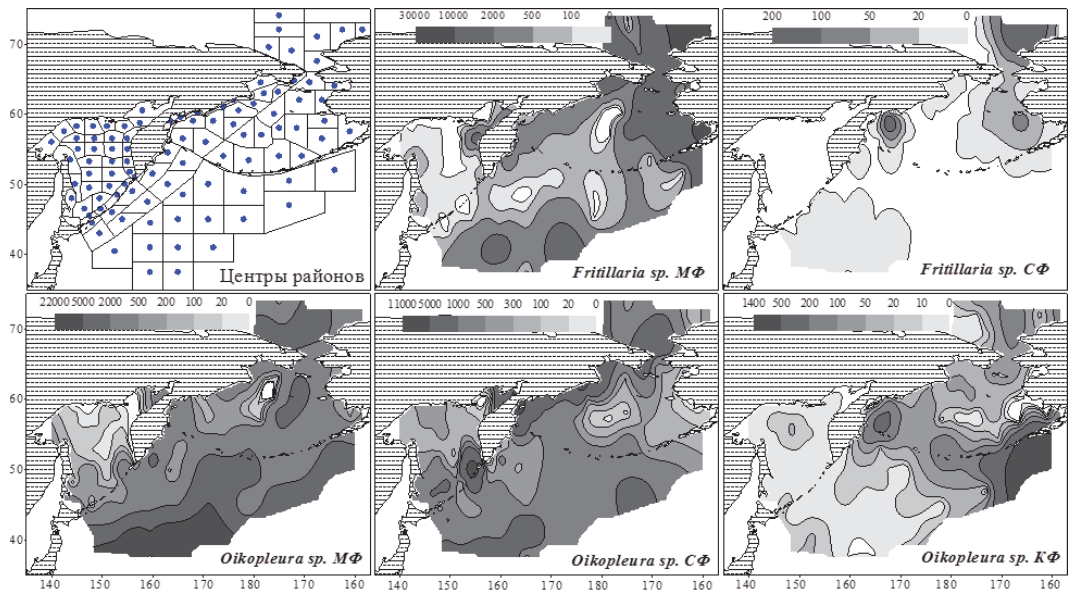


Рис. 6. Распределение численности аппендикулярий в эпипелагиали, экз./м²
 Fig. 6. Distribution of Appendicularia in the epipelagic layer, ind./m²

многочисленны, чем все другие виды мезозoopланктона, кроме мелких веслоногих, что может быть следствием наличия у них эффективной фильтрующей системы. По значениям тотальной биомассы (запасу) в ряду групп КФ аппендикулярии занимают 6-е место, уступая только группам Copepoda, Euphausiacea, Amphipoda, Chaetognatha и Coelenterata, порой превосходя прочие группы в разы. Если бы удалось подсчитать запас аппендикулярий вместе с домиками, которых, как указывалось выше, они создают до 6 в течение суток, то он оказался бы еще более значительным.

Среднегодовое значение запаса недоминирующих групп КФ зоопланктона и аппендикулярий, тыс. т

Таблица 1

Table 1

Mean stock of non-dominant groups in large-sized zooplankton including Appendicularia, 10³ t

Район	Mysidacea	Decapoda	Cumacea	Ostracoda	Pteropoda	Polychaeta	Виды, фракции				Все аппендикулярии
							Oikopleura МФ	Oikopleura СФ	Oikopleura КФ	Fritillaria М, СФ	
Берингово море	188	400	256	33	995	233	89	693	446	74	1651
Охотское море	515	42	3	40	630	12	9	458	29	3	594
СТО	104	157	398	353	1188	1106	1000	2024	1868	63	4711
Чукотское море	312	104	2	6	375	4	104	410	205	100	939
Все моря	1118	703	658	432	3188	1355	1202	3585	2548	240	7895

Oikopleura sp. встречается во всех трех фракциях, по мере взросления аппендикулярий их численность закономерно сокращается за счет естественной смертности и влияния хищников, но количество половозрелых сокращается еще и потому, что при нересте яйца выходят через разрыв тела в задней части туловища, после чего отнерестовавшие особи в течение дня погибают [Paffenhöfer, 1976], поэтому взрослые особи КФ встречаются в пробах только в течение короткого периода времени и их средняя численность невысока (табл. 2). Массовый нерест *O. vanhoeffeni* (и, по-видимому,

O. labradoriensis) в Беринговом море растянут во времени и продолжается в весенне-летний период [Shiga, 1993]. Примерно тогда же он происходит и в Северной Атлантике [Choe and Deibel, 2011], условно эти сроки можно принять и для Охотского моря. В более теплых водах СТО нерест, очевидно, протекает в более ранние сроки. Развитие аппендикулярий происходит без метаморфоза, т.е. личиночные стадии проходят в яйце, из которого появляется уже сформировавшееся животное.

Таблица 2
Среднемноголетние биомасса и численность аппендикулярий в эпипелагиали

Table 2

Mean biomass and abundance of Appendicularia in the epipelagic layer

Вид	Фракция	Бер.	Охот.	СТО	Чук.	Бер.	Охот.	СТО	Чук.
		Численность, экз./м ³				Численность, экз./м ²			
<i>Oikopleura</i> sp.	МФ	8,6	1,0	21,6	49,3	1109	167	4244	2614
	СФ	7,5	4,9	4,1	19,9	971	807	813	1056
	КФ	0,50	0,03	0,50	1,5	62	6	104	79
<i>Fritillaria</i> sp.	МФ	22,0	0,9	4,2	149,0	2847	150	831	7904
	СФ	0,10	0,01	0,01	1,26	13,0	1,5	1,1	67,0
		Биомасса, мг/м ³				Биомасса, мг/м ²			
<i>Oikopleura</i> sp.	МФ	0,36	0,04	0,91	2,07	47	7	178	110
	СФ	3,38	2,18	1,86	8,96	437	363	366	475
	КФ	1,53	0,11	1,70	4,77	198	18	333	253
<i>Fritillaria</i> sp.	МФ	0,31	0,01	0,06	2,09	40	2	12	111
	СФ	0,005	0	0	0,067	0,7	0,1	0,1	3,5

Примечание. Бер. — Берингово море; Охот. — Охотское море; СТО — северная часть Тихого океана; Чук. — Чукотское море.

Fritillaria borealis и *F.* sp. встречены только в МФ и СФ, причем их численность в средней фракции на 1–2 порядка ниже, чем в мелкой, поэтому в таблицах они по большей части объединены.

По удельным показателям *Oikopleura* sp. в эпипелагиали среди исследованных акваторий наиболее низкими значениями по численности и биомассе отличается Охотское море. Больше всего фритиллярий оказалось в Чукотском море (табл. 2).

Попытка рассматривать динамику количественных показателей на сезонном уровне в данном случае вряд ли может оказаться продуктивной, поскольку моря, с которыми мы имеем дело в настоящем исследовании, заметно различаются по климатическим характеристикам. По суровости условий, в том числе по уровню ледовитости (исключая Чукотское море, по которому имеются данные только за два летних месяца), на первом месте следует считать Охотское море, за ним — Берингово и СТО. Внутри каждого моря северные и южные части их акваторий также климатически неоднородны, но с этим в данном случае приходится мириться и оперировать средними показателями.

«Обеспеченность» месяцев планктонными станциями зависит от исследований профилирующих промысловых видов нектона: в Беринговом море это тихоокеанские лососи (летне-осенние съемки) и минтай, в Охотском — минтай (весенние и летне-осенние съемки) и лососи (летне-осенние съемки), в СТО — на всей площади лососи, в рыболовной зоне РФ минтай, поэтому в Беринговом море в январе-марте отсутствовали планктонные станции, в Охотском море на январь и февраль их также пришлось не слишком много.

В Беринговом море с ноября по май в планктоне отсутствовали аппендикулярии (или же их численность была незначительной), в Охотском море с декабря по июнь отсутствовала *Fritillaria*, а в СТО ее не было в мае, августе и ноябре. Таким образом, даже несмотря на очень большой массив данных, собранных более чем за 30 лет, все еще остаются пробелы, поэтому, просматривая графики численности, представленные на рис. 7, одновременно полезно контролировать «уровень доверия», сверяясь с табл. 3,

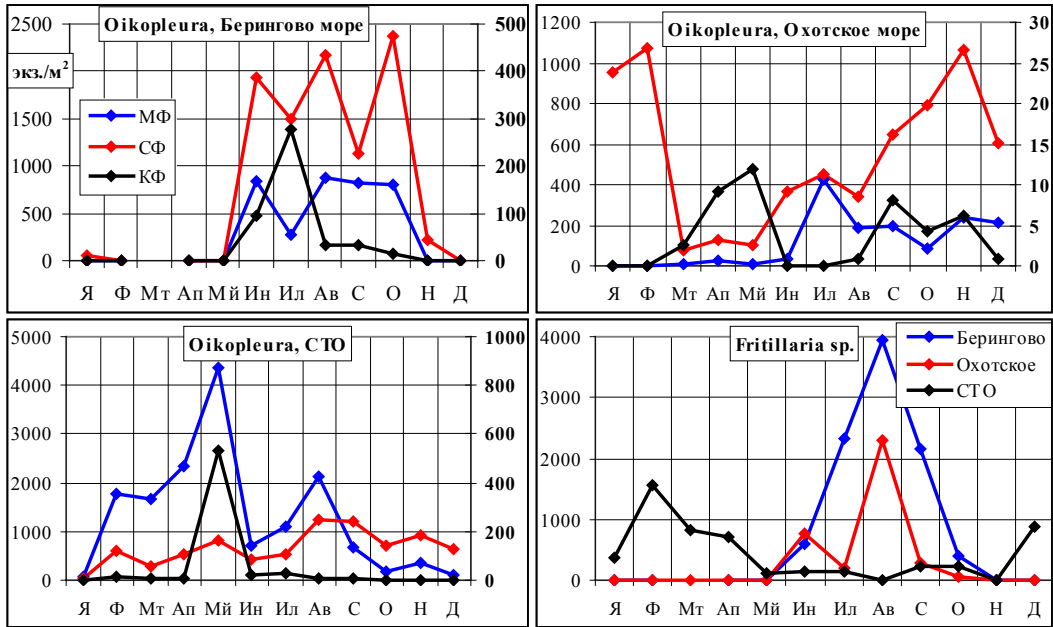


Рис. 7. Численность *Oikopleura* sp. и *Fritillaria* sp., экз./м² (МФ, СФ, КФ — мелкая, средняя, крупная фракции, правая ось — для линии черного цвета)

Fig. 7. Abundance of oikopleurids and fritillarids, ind./m² (МФ — small-sized fraction, СФ — medium-sized fraction, КФ — large-sized fraction; right axis — for the black line)

Таблица 3
Помесячное количество планктонных станций и станций с аппендикуляриями за 1984–2021 гг.

Table 3
Number of plankton stations and number of samples with Appendicularia, by months in 1984–2021

Станции	Месяц											
	Я	Ф	Мт	Ап	М	Ин	И	А	С	О	Н	Д
<i>Берингово море</i>												
Всего станций	1	2	0	106	80	597	678	926	1873	1060	262	106
Станций с <i>Oikopleura</i>	1	0	0	1	1	328	215	322	627	464	27	1
Станций с <i>Fritillaria</i>	0	0	0	0	0	69	160	197	265	63	0	0
<i>Охотское море</i>												
Всего станций	63	70	470	2290	2935	680	986	1117	669	1295	919	434
Станций с <i>Oikopleura</i>	21	18	71	698	885	40	107	130	126	479	255	54
Станций с <i>Fritillaria</i>	0	0	0	0	0	0	11	7	15	23	3	0
<i>СТО</i>												
Всего станций	109	71	675	222	46	763	476	242	152	109	199	129
Станций с <i>Oikopleura</i>	9	37	279	142	41	455	139	69	72	29	51	17
Станций с <i>Fritillaria</i>	12	12	31	12	1	21	6	0	5	8	0	2

поскольку на одну станцию с аппендикуляриями может приходиться от 10 до 100 проб зоопланктона, так что при небольшом количестве планктонных проб количество проб с аппендикуляриями окажется недостаточно репрезентативным.

***Oikopleura* sp.** Для *O. vanhoeffeni* по внешним характеристикам гонад Шига [Shiga, 1976] выделил 5 стадий развития:

1. Гонада отсутствует («хвост» 0,33–2,75 мм).
2. Маленькая и тонкая гонада в виде «яичка» (0,69–3,76 мм).

3. Яичник уже крупнее «яичка», ширина гонады заметно меньше ширины туловища (0,94–12,60 мм).

4. Ширина гонады примерно равна ширине туловища (11,8–14,5 мм).

5. Ширина развитой гонады больше ширины туловища, это уже взрослые (12,6–13,3 мм).

Таким образом, в состав МФ и СФ могут входить аппендикулярии 1–3-й стадий, в КФ — 3–5-й. Вся нерестовая часть относится к 5-й стадии.

В Беринговом и Охотском морях по численности преобладала СФ, ей значительно уступала МФ; в СТО преобладала МФ. Меньше всего была численность КФ (рис. 7).

Преобладание СФ в Беринговом и Охотском морях объясняется либо продавливанием самых мелких особей сквозь ячеи планктонной сети размером 0,15 мм, либо тем, что, появившись из яиц, они быстро растут и переходят в следующую группу, последнее представляется более вероятным.

В Беринговом море все 3 фракции встречаются преимущественно в летне-осенний период, при этом динамика мелких и средних особей совпадает, а максимальное значение крупных смещено на июль, затем численность резко снижается и сходит на нет к декабрю. В Охотском море массовый нерест и появление особей МФ начались еще в феврале, но более активно процесс идет с июня по декабрь. Можно заметить, что соответственно происходит появление ойкоплевры в средней и крупной фракциях.

В Беринговом и Охотском морях наиболее высокие значения численности и биомассы всех фракций приходится на самую мелководную зону (которая доступна для кораблей научно-исследовательского флота), по мере удаления от берегов количество аппендикулярий снижается и в глубоководной зоне достигает минимальных значений (табл. 4). Для северной части Тихого океана такие подсчеты не кажутся необходимыми, поскольку по размерам все зоны, кроме глубоководной, там невелики.

Таблица 4

Численность и биомасса аппендикулярий в эпипелагиали батиметрических зон

Table 4

Abundance and biomass of Appendicularia in the epipelagic layer, by bathymetric zones

Батиметрическая зона	<i>Oikopleura</i> sp.						<i>Fritillaria</i> sp.			
	Экз./м ³			Мг/м ³			Экз./м ³		Мг/м ³	
	МФ	СФ	КФ	МФ	СФ	КФ	МФ	СФ	МФ	СФ
<i>Берингово море</i>										
Прибрежная (25–50 м)	35,5	48,7	0,9	1,49	21,9	2,97	92,2	0,39	1,29	0,02
Внутренний шельф (50–100 м)	15,5	36,6	0,6	0,65	16,5	1,95	69,0	0,24	0,97	0,01
Внешний шельф (100–200 м)	4,1	9,6	0,3	0,17	4,3	0,80	9,5	0,00	0,13	0,00
Свал (200–500 м)	1,1	9,8	0,2	0,05	4,4	0,53	3,0	0,00	0,04	0,00
Глубоководная (> 500 м)	2,3	5,5	0,5	0,10	2,5	1,76	2,9	0,15	0,04	0,01
<i>Охотское море</i>										
Прибрежная (< 50 м)	3,1	41,9	0,01	0,13	18,9	0,04	5,7	0	0,08	0
Внутренний шельф (50–100 м)	1,7	8,0	0,01	0,07	3,6	0,04	2,8	0	0,04	0
Внешний шельф (100–200 м)	0,5	2,3	0,04	0,02	1,1	0,12	4,1	0	0,06	0
Свал (200–500 м)	0,1	1,5	0,05	0,01	0,7	0,17	0,5	0	0,01	0
Глубоководная (> 500 м)	1,0	5,1	0,03	0,04	2,3	0,11	0,1	0	0,00	0

Fritillaria sp. Максимальная численность в СТО — январь-май, в Беринговом и Охотском морях — июль-октябрь.

В принципе какая-то часть аппендикулярий может существовать и глубже эпипелагиали, но не следует забывать, что все они являются тонкими фильтраторами и их кормовая база находится преимущественно в фототрофическом слое. Из данных табл. 5 видно, что доля аппендикулярий, обитающих в верхнем слое эпипелагиали, значительно больше, чем обитающих в нижнем, при том что толщина нижнего слоя втрое превышает таковую верхнего. Исключение составляет *Oikopleura* sp. КФ, доля которой в нижнем слое эпипелагиали Берингова моря составила 83 %.

Численность аппендикулярий в эпипелагиали (ЭП), ее верхнем (ВЭП)
и нижнем (НЭП) слоях

Table 5

Appendicularia abundance in the whole epipelagic layer (ЭП), in its upper part (ВЭП),
and in its lower part (НЭП)

Район	Fritillaria M, СФ	Oikopleura M, СФ	Oikopleura КФ	Fritillaria M, СФ	Oikopleura M, СФ	Oikopleura КФ	Fritillaria M, СФ	Oikopleura M, СФ	Oikopleura КФ
	ЭП (0–200 м)			ВЭП (0–50 м)			НЭП (50–200 м)		
Численность, экз./м ³									
Берингово море	6,4	9,3	0,61	24,70	24,8	0,42	0,29	4,1	0,67
Охотское море	0,3	9,6	0,06	0,74	22,4	0,14	0,13	5,4	0,03
СТО	3,2	11,7	0,10	8,34	37,8	0,30	1,53	3,0	0,03
Численность, экз./м ²									
Берингово море	1280	1861	122	1236	1241	21	44	620	101
Охотское море	56	1921	12	37	1118	7	19	803	5
СТО	647	2341	20	417	1891	15	230	450	5
Доля в ЭП, %									
Берингово море	100	100	100	97	67	18	3	33	83
Охотское море	100	100	100	65	58	55	34	42	42
СТО	100	100	100	64	81	72	36	19	25

В заключение планктонной части следует заметить, что далеко не все стороны экологии аппендикулярий в настоящей статье удалось затронуть, так, неосвещенной осталась межгодовая динамика, а что таковая может представлять практический интерес в плане оценки кормовой базы, для примера показано на рис. 8 без комментариев.

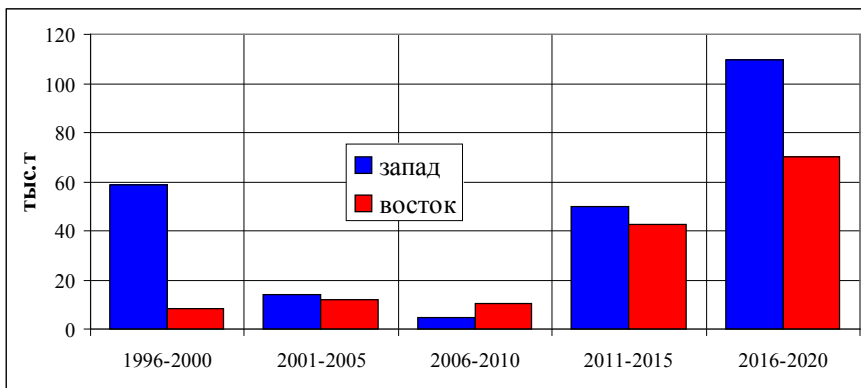


Рис. 8. Динамика запаса *Oikopleura* sp. по 5-летним периодам в западных (5–12, 19) и восточных (1–4, 13–18) районах северной части Охотского моря в весенний сезон. Суммарная площадь западных районов — 452, восточных — 386 тыс. км² (для корректного сравнения данные пересчитаны на среднюю площадь — 420 тыс. км²)

Fig. 8. Summary stock of oikopleurids in the biostatistical areas of the western (5–12, 19) and eastern (1–4, 13–18) parts of the northern Okhotsk Sea in spring, by 5-year periods. For better comparison, the total area of 420 · 10³ km² is accounted for both parts, whereas the real area is 452 · 10³ km² for the western part and 386 · 10³ km² for the eastern part

Аппендикулярии в пище nekтона. В пище nekтона были обнаружены только *Oikopleura* sp. из СФ и КФ, а МФ и *Fritillaria* sp. отсутствовали практически полностью, но, возможно, ими могут питаться мелкие или на ранних стадиях рыбы и кальмары и другие гидробионты, которые не улавливались крупнейшими тралами.

На картах, построенных по материалам базы «Трофология» за более чем 30-летний период, на примере 6 массовых видов nekтона Охотского моря показано, что аппендикулярии входят в состав их пищи по всей акватории распространения этих видов, что свидетельствует о явном предпочтении ими этого вида зоопланктона (рис. 9).

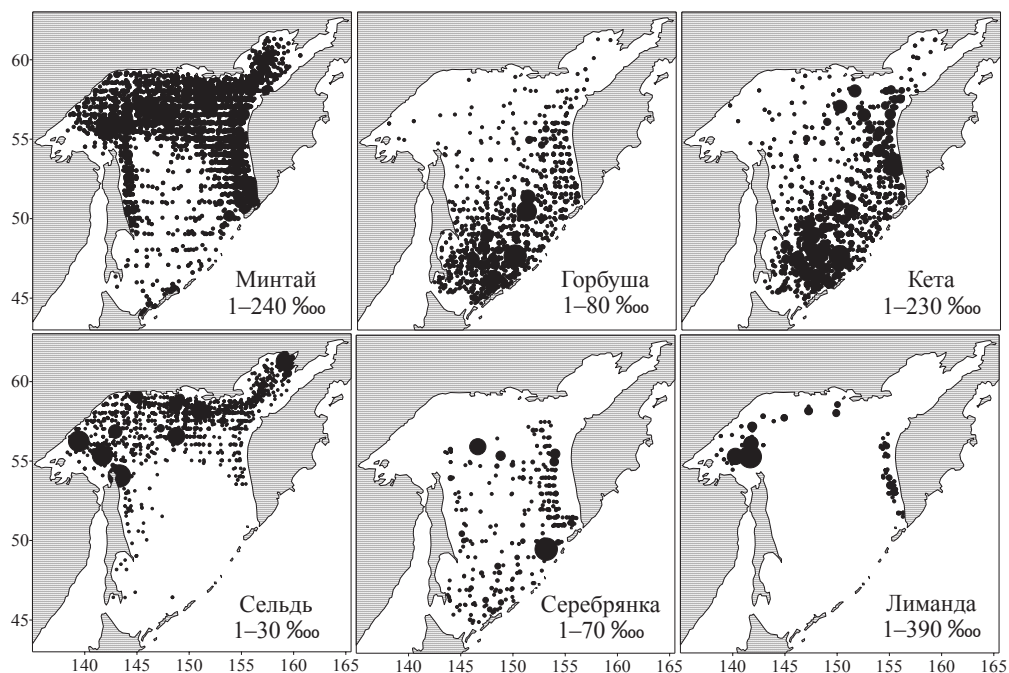


Рис. 9. *Oikopleura* sp. в пище массовых рыб Охотского моря
 Fig. 9. *Oikopleura* sp. in the food of mass fish of the Okhotsk Sea

Приведенные ниже табл. 6–11 составлены так, чтобы значимость аппендикулярий в питании nekтона можно было максимально подробно и разносторонне показать без дополнительных комментариев, ограничиваясь итоговыми выводами и замечаниями.

В табл. 6 приведен список видов nekтона из базы «Трофология», в составе пищи которых присутствовали аппендикулярии. Из 43324 проб в Базе по питанию, относящихся к 151 виду nekтона, аппендикулярии были обнаружены только в 3061 пробе у 41 вида, на их долю пришлось 41507 проб (94,4 %), и среди них оказалось большинство массовых и промысловых видов (минтай, кета, горбуша, нерка, сельдь, серебрянка и др.), при этом доля аппендикулярий в их пище в ряде случаев была значительной (табл. 8). Единичное присутствие в пище аппендикулярий расценивалось как случайность, поэтому пробы с ЧИН до 0,5 ‰ не учитывались.

В табл. 6 и 7 приведены осредненные данные по значимости аппендикулярий в пище доминирующих видов nekтона.

Ранжирование первых 20 проб по ЧИН (табл. 9) показало, что высокие значения этого показателя (> 200 ‰) присущи всем размерным классам, хотя осредненные данные по некоторым массовым рыбам (горбуша, кета, минтай) свидетельствуют о том, что более молодые особи этих видов оказывают аппендикуляриям большее предпочтение, чем старшие (табл. 11).

Таким образом, в число потребителей аппендикулярий вошло только 25 % из всех видов nekтона, состоящих в базе «Трофология», но в их число входит большинство массовых видов, составляющих основу промысла, в том числе минтай, сайка, лососи, сельдь, скумбрии, сардина и др. (см. табл. 7, 10). При этом в ряде случаев они (аппендикулярии) составляют основу или значительную часть пищи (табл. 6, 7, 10).

Специалисты-трофологи (автор в их числе), лично участвовавшие в обработке свежих проб, нередко отмечали наличие в желудках жидкости, так что содержимое

Аппендикулярии в пище нектона на всей акватории, ранжирование по количеству проб

Table 6

Rank of Appendicularia in food of nekton, by number of samples with their findings

Вид нектона	ИНЖ общий, ‰	ЧИН Ойкорлеура, ‰	ЧИН/ИНЖ, %	Всего проб	Проб с Ойкорлеура	Доля проб с Ойкорлеура, %
Минтай (<i>Theragra chalcogramma</i>)	89	19	21	12819	1457	11,4
Кета (<i>Oncorhynchus keta</i>)	89	37	42	8730	951	10,9
Горбуша (<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>)	92	22	24	5191	122	2,4
Нерка (<i>Oncorhynchus nerka</i>)	76	22	29	4058	73	1,8
Сельдь тихоокеанская (<i>Clupea pallasii</i>)	121	21	17	2642	55	2,1
1–5-й виды	93	24	26	33440	2658	7,9
Чавыча (<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>)	103	10	10	1819	1	0,1
Кижуч (<i>Oncorhynchus kisutch</i>)	65	32	49	1144	4	0,3
Мойва (<i>Mallotus villosus</i>)	121	27	22	536	7	1,3
Серебрянка (<i>Leuroglossus schmidti</i>)	41	10	25	526	96	18,3
Треска (<i>Gadus morhua macrocephalus</i>)	120	52	43	419	1	0,2
Сима (<i>Oncorhynchus masou</i>)	104	33	32	394	1	0,3
Кальмар северный (<i>Gonatopsis borealis</i>)	93	6	6	345	2	0,6
Скумбрия (<i>Scomber japonicus</i>)	160	46	29	331	48	14,5
Палтус черный (<i>Reinhardtius hippoglossoides</i>)	132	22	17	288	2	0,7
Сайка (<i>Boreogadus saida</i>)	125	31	25	209	26	12,4
6–15-й виды	106	27	25	6011	188	3,1
Голец мальма (<i>Salvelinus malma</i>)	71	25	35	174	1	0,6
Камбала сахалинская (<i>Limanda sakhalinensis</i>)	146	85	58	165	29	17,6
Светлый стенобрах (<i>Stenobranchius leucopsarus</i>)	80	4	5	152	4	2,6
Кальмар командорский (<i>Berryteuthis magister</i>)	35	10	30	150	1	0,7
Терпуг северный (<i>Pleurogrammus monopterygius</i>)	98	20	20	140	4	2,9
Дальневосточная сардина (<i>Sardinops melanostictus</i>)	98	35	36	136	22	16,2
Скумбрия южная (<i>Scomber australicus</i>)	89	26	29	136	13	9,6
Терпуг южный (<i>Pleurogrammus azonus</i>)	68	22	32	131	7	5,3
Навага (<i>Eleginus gracilis</i>)	292	86	29	110	13	11,8
Камбала желтоперая (<i>Limanda aspera</i>)	140	28	20	91	1	1,1
Диаф-тета (<i>Diaphus theta</i>)	203	35	17	78	10	12,8
Песчанка (<i>Ammodytes hexapterus</i>)	212	66	31	70	6	8,6
Батилаг охотский (<i>Bathylagus ochotensis</i>)	31	16	54	59	29	49,2
Тарлетонбиния (<i>Tarletonbeania crenularis</i>)	207	114	55	58	5	8,6
Шлемоносец широколобый (<i>Gymnocanthus detrisus</i>)	232	110	47	56	7	12,5
Темноперый стенобрах (<i>Stenobranchius nannochir</i>)	12	4	28	55	2	3,6
Анчоус японский (<i>Engraulis japonicus</i>)	98	7	7	54	5	9,3
Симбалофорус калиф. (<i>Symbalophorus californiensis</i>)	92	6	7	43	5	11,6
Окунь северный (<i>Sebastes borealis</i>)	155	81	52	37	2	5,4
Липолаг охотский (<i>Lipolagus ochotensis</i>)	33	12	37	35	25	71,4
Макрурус пепельный (<i>Coryphaenoides cinereus</i>)	78	7	9	34	8	23,5
Кальмар крюченокосный (<i>Onychoteuthis banksii</i>)	55	11	20	25	6	24,0
Голец кунджа (<i>Salvelinus leucomaenis</i>)	50	17	33	20	2	10,0
Бычок-керчак яок (<i>Myoxocephalus jaok</i>)	274	164	60	19	1	5,3
Анчоус светящийся (<i>Ceratoscopelus warmingii</i>)	138	41	30	16	1	6,3
Батилаг Миллера (<i>Pseudobathylagus milleri</i>)	19	11	60	12	3	25,0
6–41-й виды	116	40	35	2056	212	10,3

Таблица 7

Аппендикулярии в пище 7 видов нектона, доминирующих в исследуемых морях по общему количеству проб

Table 7

Appendicularia in food of 7 nekton species with the highest number of samples

Вид нектона	Пробы с Ойкорлеуга	Всего проб	Доля проб с Ойкорлеуга, %	ЧИН Ойкорлеуга, ‰	Общий ИНЖ, ‰	ЧИН/ИНЖ, %
<i>Берингово море</i>						
Кета (<i>Oncorhynchus keta</i>)	604	4848	12	34	86	39
Нерка (<i>Oncorhynchus nerka</i>)	47	2929	2	22	76	30
Горбуша (<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>)	38	1816	2	36	121	30
Минтай (<i>Theragra chalcogramma</i>)	216	1688	13	33	162	21
Сельдь тихоокеанская (<i>Clupea pallasii</i>)	24	506	5	28	106	27
Серебрянка (<i>Leuroglossus schmidti</i>)	17	49	35	11	20	56
Батилаг охотский (<i>Bathylagus ochotensis</i>)	23	31	74	16	25	62
Доминирующие виды (7)	969	11867	8	26	85	30
Прочие виды (11)	34	1209	3	18	93	19
<i>Охотское море</i>						
Минтай (<i>Theragra chalcogramma</i>)	1186	10499	11	17	77	22
Сельдь тихоокеанская (<i>Clupea pallasii</i>)	28	2093	1	11	138	8
Кета (<i>Oncorhynchus keta</i>)	183	1605	11	42	94	44
Горбуша (<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>)	46	1553	3	15	65	23
Серебрянка (<i>Leuroglossus schmidti</i>)	67	427	16	8	41	20
Камбала сахалинская (<i>Limanda sakhalinensis</i>)	29	137	21	85	146	58
Липолаг охотский (<i>Lipolagus ochotensis</i>)	23	29	79	13	31	41
Доминирующие виды (7)	1562	16343	10	27	85	32
Прочие виды (16)	47	1513	3	37	99	37
<i>СТО</i>						
Кета (<i>Oncorhynchus keta</i>)	161	2249	7	44	94	47
Горбуша (<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>)	35	1798	2	17	84	20
Нерка (<i>Oncorhynchus nerka</i>)	20	979	2	24	68	35
Минтай (<i>Theragra chalcogramma</i>)	55	608	9	9	80	11
Скумбрия (<i>Scomber japonicus</i>)	48	331	15	46	160	29
Дальневосточная сардина (<i>Sardinops melanostictus</i>)	22	116	19	35	98	36
Скумбрия южная (<i>Scomber australicus</i>)	13	136	10	26	89	29
Доминирующие виды (7)	354	6217	6	29	96	30
Прочие виды (9)	41	485	8	26	119	22
<i>Чукотское море</i>						
Сайка (<i>Boreogadus saida</i>)	22	131	17	34	117	29
Навага (<i>Eleginus gracilis</i>)	13	39	33	86	292	29
Песчанка (<i>Ammodytes hexapterus</i>)	3	31	10	88	299	30
Сельдь тихоокеанская (<i>Clupea pallasii</i>)	3	30	10	55	86	64
Кета (<i>Oncorhynchus keta</i>)	3	28	11	85	176	48
Мойва (<i>Mallotus villosus</i>)	2	27	7	34	76	45
Горбуша (<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>)	3	24	13	20	205	10
Доминирующие виды (7)	49	310	16	58	179	32
Прочие виды (2)	2	11	18	26	113	23

Таблица 8

Диапазон частных индексов наполнения желудков *Oikopleura* (ЧИН) в общем ИНЖ в желудках нектона (учитывались пробы с ЧИН более 0,5 ‰), ‰

Table 8

Portion of oikopleurids (ЧИН) in the index of stomach fullness for nekton (the portions > 0.5 ‰ are taken into account), ‰

Кол-во проб	Доля от общего кол-ва проб, %	ЧИН <i>Oikopleura</i>		Общий ИНЖ	
		Min	Max	Min	Max
6	0,2	327,0	556	329	556
6	0,2	254,0	294	254	392
22	0,7	205,0	252	220	493
23	0,8	153,0	199	153	526
97	3,2	100,0	150	101	1020
310	10,1	50,0	100	50	625
700	22,9	20,0	50	20	659
534	17,4	10,0	20	10	765
1364	44,5	0,6	10	1	514

Таблица 9

Максимальная значимость аппендикулярий в пробах по питанию нектона разных размерных классов (20 первых проб, ранжированных по ЧИН), ‰

Table 9

Size-classes of nekton with the highest significance of Appendicularia in their diet (ranked for the first 20 samples), ‰

№ п/п	5–10 см		10–20 см		20–30 см		30–40 см		40–60 см		60–80 см	
	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ	ЧИН	ИНЖ
1	425	567	371	382	556	556	327	503	252	280	294	327
2	270	365	329	329	388	400	282	352	233	480	220	220
3	244	305	265	316	239	239	275	392	214	428	197	241
4	227	227	254	254	237	493	209	419	213	426	136	169
5	210	233	235	264	233	333	207	220	206	254	87	134
6	182	460	227	267	228	397	170	213	199	209	80	114
7	168	526	218	242	227	268	157	175	180	401	76	76
8	136	169	188	406	225	225	136	272	180	401	73	182
9	128	233	175	183	211	281	131	187	172	391	62	62
10	111	222	173	173	207	261	130	131	170	213	61	81
11	100	250	171	263	165	172	127	181	169	338	60	66
12	84	241	170	191	164	274	119	239	156	157	58	194
13	58	115	167	167	153	153	117	260	154	193	53	68
14	57	381	166	166	149	173	111	556	147	227	50	50
15	56	94	150	191	149	152	111	333	146	146	48	119
16	54	105	136	379	142	178	109	109	144	146	47	121
17	52	120	132	331	141	141	107	182	143	286	46	154
18	48	323	131	194	138	138	107	153	139	232	45	227
19	46	56	130	131	136	136	106	125	139	201	45	135
20	45	451	123	154	135	180	104	190	137	195	44	63
Всего проб	102		389		506		679		1214		172	

походило на «суп». Все дело в том, что в большинстве случаев рыбы заглатывают аппендикулярий вместе с домиками, которые в желудках рыб распадаются, и от них остается только жидкая фракция. Помимо этого, в планктоне благодаря нейтральной плавучести какое-то время сохраняются брошенные домики, которые вместе с содержащейся там планктонной и детритной «мелочью» также потребляются рыбами, хотя их питательность невелика. Таким образом, оказывается невозможным учесть

Таблица 10

Распределение проб с Oikopleura с учетом их доли в общем ИНЖ

Table 10

Occurrence of oikopleurids in diet of nekton, taking into account their portion in food

Рыба	Доля Oikopleura в общем ИНЖ, %											Всего проб	Проб с Oikopl., %
	100	90-100	80-90	70-80	60-70	50-60	40-50	30-40	20-30	10-20	0,5-10,0		
Горбуша	3	2	4	5	3	6	9	12	11	24	43	5191	2,4
Кета	60	64	63	80	90	79	93	115	91	133	83	8730	10,9
Минтай	10	16	26	31	47	56	100	120	176	343	532	12819	11,4
Нерка	2	4	1	0	3	5	8	9	14	10	17	4058	1,8
Сайка	0	1	2	0	0	0	1	4	2	8	8	209	12,4
Сельдь	2	5	0	0	0	2	2	2	5	14	23	2642	2,1
Серебрянка	3	2	3	2	4	4	9	11	18	20	20	526	18,3
Сумма	80	94	99	118	147	152	222	273	317	552	726	34175	8,1

Таблица 11

Доля Oikopleura в пище размерных групп некоторых массовых видов рыб

Table 11

Portion of oikopleurids in food of some common fish species, by size-classes

Рыба	Длина рыб, см	ИНЖ, ‰	ЧИН Oikopleura, ‰	ЧИН/ИНЖ, %	Кол-во проб
Горбуша (<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>)	10-20	167	48	28	24
	20-35	78	19	24	50
	35-50	77	15	20	41
Кета (<i>Oncorhynchus keta</i>)	10-20	147	69	47	73
	20-30	104	53	51	132
	30-40	75	37	49	125
	40-50	89	33	37	201
	50-60	86	33	39	265
	60-75	67	23	34	145
Минтай (<i>Theragra chalcogramma</i>)	5-10	182	36	20	20
	10-20	156	28	18	48
	20-30	100	17	17	177
	30-40	82	18	22	400
	40-50	85	20	24	411
	50-70	107	23	21	197

количество брошенных домиков как в планктоне, так и в пище рыб, а соответственно, и определить их значение в кормовой базе.

По осредненным данным на примере некоторых массовых видов (табл. 11) видно, что с возрастом значимость аппендикулярий в пище несколько снижается, но в списке проб с максимальными значениями ЧИН они остаются высокими у всех размерных классов (см. табл. 10).

Стоит еще раз обратить внимание на феномен, отмеченный летом 1988 г., когда в питании половозрелого минтая в Охотском море в камчатских районах [Волков и др., 1990] желудки минтая были наполнены аппендикуляриями и жидкостью от их домиков,

причем наполнение желудков в отдельных случаях превышало 10 % от массы тела. Возможно, что одновременно с наблюдавшимся там резким снижением биомассы эвфаузиид [Волков и др., 1990] могла произойти вспышка численности аппендикулярий. Справедливости ради отметим, что таковую зафиксировать нам не удалось, возможно, как раз из-за ее уничтожения благодаря безмерному аппетиту минтая. За все последующие годы подобной аномалии в питании минтая не наблюдалось.

Заключение

Значение аппендикулярий как составной части планктонного сообщества и кормовой базы nekтона исследованных акваторий до сих пор недооценивается, что подтверждается отсутствием специальных публикаций по этой теме в отечественной научной литературе. А между тем оказалось, что по общей биомассе (запасу) в составе крупной фракции планктона они занимают место сразу за доминирующими группами крупной фракции зоопланктона (копеподы, эвфаузииды, щетинкочелюстные, амфиподы, кишечноротовые). Причем в нашем случае учтены только непосредственно животные без домиков, вместе с которыми их следовало бы присоединить к доминирующим группам. В дальневосточных морях и Северной Пацифике аппендикулярии представлены тремя видами: *Oikopleura vanhoeffeni*, *O. labradoriensis* и *Fritillaria borealis*, а в южной части СТО — еще и *F.* sp. (возможно, это *F. pacifica*). По численности и биомассе преобладают более крупные и многочисленные виды р. *Oikopleura*. Подавляющая часть *Fritillaria* sp. оказывается в МФ и лишь незначительная — в СФ.

Наиболее плотные скопления аппендикулярий характерны для верхней эпипелагиали (от 55 до 97 % от численности всей эпипелагиали), где они находят наиболее высокую концентрацию пищи. В эпипелагиали батиметрических зон Берингова и Охотского морей наиболее высокие биомасса и численность характерны для прибрежной зоны (0–50 м), затем следуют надшельфовая, сваловая и глубоководная, в СТО большую часть занимает глубоководная зона, поэтому прочие заметного влияния на общий запас не оказывают, в исследованной части Чукотского моря почти всю толщу занимает эпипелагиаль (от 0 до 200 м), а прибрежную часть акватории — верхняя эпипелагиаль (от 0 до 50 м).

Трофологические исследования показывают, что в питании nekтона аппендикулярии даже без учета домиков, долю которых учесть невозможно, составляют существенную часть рационов у многих видов (41 из 151 вида в базе «Трофология»), в том числе основных промысловых (минтай, лососи, сельдь, сайка, скумбрии, сардина и некоторые другие). Стекловидный домик вместе с аппендикулярией, у которой для обеспечения движения и питания постоянно вибрирует хвост, является достаточно крупным объектом, чтобы быть привлекательным для многих планктонофагов, особенно если учесть способность аппендикулярий к свечению ночью.

Ранжирование первых 20 проб у 6 размерных классов nekтона по количеству в пище аппендикулярий (по частному индексу наполнения желудков) показало, что высокие значения этого показателя (> 200 ‰) присущи всем размерным классам, хотя осредненные данные по всем пробам у некоторых массовых рыб (горбуша, кета, минтай) свидетельствуют о том, что более молодые рыбы этих видов оказывают аппендикуляриям явное предпочтение.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Всем участникам экспедиций, в которых были собраны и обработаны материалы, объединенные в базы данных ТИНРО.

To all participants of the expeditions who collected and processed the samples of plankton and feeding, which results are combined in the TINRO databases.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.
The study was not sponsored.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объекта.

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

This article does not contain any research using animals as a subject.

The author declares that he has no conflict of interest.

Список литературы

Волков А.Ф. Возможности и приемы при работе с базами данных ТИНРО «Зоопланктон северной части Тихого океана, Охотского, Берингова и Чукотского морей», «Трофология нектона» и «Морская биология» // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 239–261. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261.

Волков А.Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Изв. ТИНРО. — 2008. — Т. 154. — С. 405–416.

Волков А.Ф., Горбатенко К.М., Ефимкин А.Я. Стратегии питания минтая // Изв. ТИНРО. — 1990. — Т. 111. — С. 123–132.

Наумов Н.П., Каргашев Н.Н. Зоология позвоночных. Ч. 1. Низшие хордовые, бесчелюстные, рыбы, земноводные : учеб. для биолог. спец. ун-тов. — М. : Высш. шк., 1979. — 333 с.

Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей : моногр. — Владивосток: ТИНРО, 1993. — 426 с.

Aldredge A.L. Abandoned larvacean houses : A unique food source in the pelagic environment // Science. — 1972. — Vol. 177, Iss. 4052. — P. 885–887. DOI: 10.1126/science.177.4052.885.

Aldredge A.L. Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments // Limnol. Oceanogr. — 1976. — Vol. 21, Iss. 1. — P. 14–24. DOI: 10.4319/lo.1976.21.1.0014.

An Illustrated Guide to Marine Plankton in Japan / eds M. Chihara and M. Murano. — Tokyo : Tokai Univ. Press, 1997. — 1574 p.

Choe N. and Deibel D. Life history characters and population dynamics of the boreal larvacean *Oikopleura vanhoeffeni* (Tunicata) in Conception Bay, Newfoundland // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 2011. — Vol. 91, Iss. 8. — P. 1587–1598. DOI: 10.1017/S0025315410001876.

Gorsky G. and Fenaux R. The role of Appendicularia in marine food webs // The Biology of Pelagic Tunicates / ed. Q. Bone. — Oxford : Oxford Univ. Press, 1998. — P. 161–169.

Knoechel R. and Steel-Flynn D. Clearance rates of *Oikopleura* in cold coastal Newfoundland waters: a predictive model and its trophodynamic implications // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1989. — Vol. 53. — P. 257–266.

Lohmann H. Die Appendicularien // Nordisches Plankton. — 1901. — Vol. 2(3). — P. 11–21 (Reprint Asher & Co., Amsterdam, 1964).

Lohmann H. Die Appendicularien der Plankton-Expedition : Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung 1889. Bd. 2, E.c. — Kiel ; Leipzig : Verlag Lipsius und Tischer, 1896. — 148 p.

Maekakuchi M., Abe Y., Matsuno K. et al. Horizontal and vertical distribution of the appendicularian community and population structure in the Bering and Chukchi Seas during the summer of 2007 // Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ. — 2018. — Vol. 68, Iss. 3. — P. 43–49. DOI: 10.14943/bull.fish.68.3.43.

Paffenhöfer G.A. On the biology of Appendicularia of the south-eastern North Sea // Proceedings of the 10th European Symposium on Marine Biology. — Wetteren, Belgium : Univ. Press, 1976. — P. 437–455.

Shiga N. Maturity stages and relative growth of *Oikopleura labradoriensis* Lohmann (Tunicata, Appendicularia) // Bull. Plankton Soc. Japan. — 1976. — Vol. 23. — P. 81–95.

Shiga N. Regional and Annual Variations in Abundance of an Appendicularian, *Oikopleura labradoriensis* in the Bering Sea and the Northern North Pacific Ocean during Summer // Bull. Plankton Soc. Japan. — 1982. — Vol. 29, № 2. — P. 119–128.

Shiga N. Regional and vertical distributions of *Oikopleura vanhoeffeni* on the northern Bering Sea shelf in summer // Bull. Plankton Soc. Japan. — 1993. — Vol. 39, Iss. 2. — P. 117–126.

Shiga N. Seasonal and vertical distributions of appendicularia in Volcano Bay, Hokkaido, Japan // Bull. Mar. Sci. — 1985. — Vol. 37, № 2. — P. 425–439.

Shiga N., Takagi S., Nishiuchi K. Interannual variation and vertical distribution of appendicularians in the south of St. Lawrence Island, northern Bering Sea shelf, in summer // Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University. — 1998. — Vol. 45, № 1. — P. 48–51.

References

Volkov, A.F., Opportunities and techniques of using the databases of TINRO “Zooplankton of the north Pacific, Okhotsk, Bering, and Chukchi Seas”, “Nekton trophology”, and “Marine biology”, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 239–261. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-239-261

Volkov, A.F., Technique of collecting and processing the samples of plankton and the samples on nekton feeding (step-by-step instructions), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2008, vol. 154, pp. 405–416.

Volkov, A.F., Gorbatenko, K.M., and Efimkin, A.Ya., Feeding ways of pollack, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1990, vol. 111, pp. 123–132.

Naumov, N.P. and Kartashev, N.N., *Zoologiya pozvonochnykh. CH. 1. Nizshiy khordovyye, beschelyustnyye, ryby, zemnovodnyye* (Zoology of vertebrates. Part 1. Lower chordates, jawless, fish, amphibians), Moscow: Vysshaya Shkola, 1979.

Shuntov, V.P., Volkov, A.F., Temnykh, O.S., and Dulepova, E.P., *Mintai v ekosistemakh dal'nevostochnykh morei* (Walleye Pollock in Ecosystems of the Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 1993.

Allredge, A.L., Abandoned larvacean houses: A unique food source in the pelagic environment, *Science*, 1972, vol. 177, no. 4052, pp. 885–887. doi 10.1126/science.177.4052.885

Allredge, A.L., Discarded appendicularian houses as sources of food, surface habitats, and particulate organic matter in planktonic environments, *Limnol. Oceanogr.*, 1976, vol. 21, no. 1, pp. 14–24. doi 10.4319/lo.1976.21.1.0014

An Illustrated Guide to Marine Plankton in Japan, Chihara, M. and Murano, M., eds, Tokyo: Tokai Univ. Press, 1997.

Choe, N. and Deibel, D. Life history characters and population dynamics of the boreal larvacean *Oikopleura vanhoeffeni* (Tunicata) in Conception Bay, Newfoundland, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 2011, vol. 91, no. 8, pp. 1587–1598. doi /10.1017/S0025315410001876

Gorsky, G. and Fenaux, R. The role of Appendicularia in marine food webs, *The Biology of Pelagic Tunicates*, Bone, Q., ed., Oxford: Oxford. Univ. Press, 1998, pp. 161–169.

Knoechel, R. and Steel-Flynn, D., Clearance rates of *Oikopleura* in cold coastal Newfoundland waters: a predictive model and its trophodynamic implications, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 1989, vol. 53, pp. 257–266.

Lohmann, H., Die Appendicularien, *Nordisches Plankton*, 1901, vol. 2, no. 3, pp. 11–21, Reprint Asher & Co., Amsterdam, 1964.

Lohmann, H., Die Appendicularien der Plankton-Expedition, *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung 1889. Bd. 2, E.c.*, Kiel: Verlag Lipsius und Tischer, 1896.

Maekakuchi, M., Abe, Y., Matsuno, K., Hirawake, T., and Yamaguchi, A., Horizontal and vertical distribution of the appendicularian community and population structure in the Bering and Chukchi Seas during the summer of 2007, *Bull. Fish. Sci. Hokkaido Univ.*, 2018, vol. 68, no. 3, pp. 43–49. doi 10.14943/bull.fish.68.3.43

Paffenhöfer, G.A., On the biology of Appendicularia of the south-eastern North Sea, in *Proceedings of the 10th European Symposium on Marine Biology*, Wetteren, Belgium: Univ. Press, 1976, pp. 437–455.

Shiga, N., Maturity stages and relative growth of *Oikopleura labradoriensis* Lohmann (Tunicata, Appendicularia), *Bull. Plankton Soc. Japan*, 1976, vol. 23, pp. 81–95.

Shiga, N., Regional and Annual Variations in Abundance of an Appendicularian, *Oikopleura labradoriensis* in the Bering Sea and the Northern North Pacific Ocean during Summer, *Bull. Plankton Soc. Japan*, 1982, vol. 29, no. 2, pp. 119–128.

Shiga, N., Regional and vertical distributions of *Oikopleura vanhoeffeni* on the northern Bering Sea shelf in summer, *Bull. Plankton Soc. Japan*, 1993, vol. 39, no. 2, pp. 117–126.

Shiga, N., Seasonal and vertical distributions of appendicularia in Volcano Bay, Hokkaido, Japan, *Bull. Mar. Sci.*, 1985, vol. 37, no. 2, pp. 425–439.

Shiga, N., Takagi, S., and Nishiuchi, K., Interannual variation and vertical distribution of appendicularians in the south of St. Lawrence Island, northern Bering Sea shelf, in summer, *Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, 1998, vol. 45, no. 1, pp. 48–51.

Поступила в редакцию 15.03.2022 г.

После доработки 25.03.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 15.03.2022; approved after reviewing 25.03.2022; accepted for publication 20.05.2022

Краткое сообщение

УДК 551.46.062.5

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-409-413

EDN: BYSKLT



**ПРОЦЕСС УПЛОТНЕНИЯ ПРИ СМЕШЕНИИ ВОД
БЕРИНГОВА ПРОЛИВА И ЧУКОТСКОГО МОРЯ
В СЕЗОННОМ И КЛИМАТИЧЕСКОМ МАСШТАБАХ**

Т.Р. Кильматов*

Морской государственный университет им. адм. Г.И. Невельского,
690003, г. Владивосток, ул. Верхнепортовая, 50а;
Дальневосточный федеральный университет,
690091, г. Владивосток, ул. Суханова, 8

Аннотация. Приведены количественные оценки процесса уплотнения при смешении (cabbeling) поверхностных вод Берингова пролива и Чукотского моря. Летний период характеризуется ярко выраженным процессом каббелинга и приводит к дополнительному увеличению плотности воды на величину порядка $0,059 \text{ кг/м}^3$, что вносит вклад в процесс ускорения опускания теплых соленых вод при продвижении в арктический бассейн. Зимой при близких к нолю температурах воды эффект каббелинга практически исчезает. На основе климатических трендов температуры и солености поверхностных вод проведена оценка изменения процесса уплотнения при смешении в масштабе десятилетий. Оценка показывает возрастающий климатический тренд в летний период порядка $0,002 \text{ (кг/м}^3\text{)/десятилетие}$.

Ключевые слова: каббелинг, уплотнение при смешении вод, Берингов пролив, сезонный ход, климатическая изменчивость

Для цитирования: Кильматов Т.Р. Процесс уплотнения при смешении морских вод Берингова пролива и Чукотского моря в сезонном и климатическом масштабах // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 409–413. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-409-413. EDN: BYSKLT.

Short message

**Cabbeling due to mixing of the Bering Strait and the Chukchi Sea
waters on seasonal and climatic scale**

Talgat R. Kilmатов

Maritime State University, 50, Verkhneportovaya St., Vladivostok, 690003, Russia;
Far-Eastern Federal University, 8, Sukhanov Street, Vladivostok, 690091, Russia
D.Math., professor, talgat_k@mail.ru

Abstract. Cabbeling due to mixing of the surface waters from the Bering Strait and the Chukchi Sea is evaluated quantitatively and variations of its impact on seasonal and climatic scale are analyzed. The cabbeling effect increases additionally the mixed water density in 0.059 kg/m^3

* Кильматов Талгат Рустемович, доктор физико-математических наук, профессор, talgat_k@mail.ru, ORCID 0000-0002-0574-1452.

in summer and in 0.001 kg/m³ in winter. Seasonal variation of the cabelling repeats the seasonal variation of temperature difference between the interacted water masses ($\Delta T \sim 5,0$ °C in summer, $\Delta T \sim 0,5$ °C in winter). This process provides additional energy for sinking of warm and salt mixed water in summer, when it penetrates far into the Arctic. In winter, the temperature difference between the mixing waters is about zero, so the cabelling almost disappears. Both temperature and salinity have climatic trends in the Chukchi Sea that causes the climate-scale variation of the cabelling: its impact increases in 0.002 kg/m³ per decade in summer because of climatic heating ($\sim 0,13$ °C/decade) and salinity decrease ($\sim 0,04$ psu/decade).

Keywords: cabelling, Bering Strait, seasonal variation, climatic trend

For citation: Kilmatov T.R. Cabelling due to mixing of the Bering Strait and Chukchi Sea waters in seasonal and climatic scale, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 409–413. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-409-413. EDN: BYSKLT.

Важность физических процессов в Беринговом проливе как части северного морского пути представляет не только научное, но и практическое значение для навигации. Ниже представлены количественные оценки эффекта уплотнения при смешении (УПС) поверхностных вод (0–10 м) Берингова пролива с более холодными и менее солеными водами Чукотского моря. Физический эффект уплотнения при смешении морских вод разных *TS*-индексов (*T* — температура, °C; *S* — соленость, psu) проявляется в том, что плотность смеси выше средней арифметической плотностей исходных вод [Witte, 1902; Зубов, 1957; Stommel, 1960]. Этот эффект впервые в океанологии был отмечен и обозначен Витте [Witte, 1902] как каббеллинг, история вопроса освещена в литературе [Зубов, 1957; Федоров, 1981]. Процесс уплотнения при смешении наблюдается в Мировом океане на термогалинных фронтах и приводит к дополнительному производству доступной потенциальной энергии в направлении заглубления смешанных вод — даунвеллингу [Кильматов, Кузьмин, 1991; Talley, Yun, 2001]. В частности, в Тихом океане на субарктическом фронте эффект УПС сильно выражен в зимний сезон и интенсивно формирует промежуточные воды пониженной солености [Кильматов, Кузьмин, 1991]. Процесс УПС также происходит на границе более теплых более соленых вод Берингова пролива с холодными слабосолеными водами арктического бассейна.

Цель работы — оценить УПС при смешении поверхностных вод, выходящих из Берингова пролива в Чукотское море. Процесс рассматривается в сезонном и климатическом масштабах.

Количественная оценка процесса УПС в морской воде. Количественный эффект каббеллинга двух типов поверхностных вод соответственно с T_1S_1 (Берингов пролив) и T_2S_2 (Чукотское море) термогалинными характеристиками оценивается по следующей формуле [Кильматов, Кузьмин, 1991]:

$$\delta\rho = \rho\left(\frac{T_1+T_2}{2}, \frac{S_1+S_2}{2}\right) - \frac{1}{2} [\rho(T_1, S_1) + \rho(T_2, S_2)] \approx -\frac{1}{8} d^2\rho(\bar{T}, \bar{S}), \quad (1)$$

где уплотнение $\delta\rho$ — превышение плотности смешанной воды над средним арифметическим исходных вод с плотностями $\rho(T_i S_i)$.

Из формулы (1) видно, что УПС аналитически характеризуется вторым дифференциалом уравнения состояния морской воды при атмосферном давлении. Второй дифференциал выражается через вторые частные дифференциалы:

$$d^2\rho(\bar{T}, \bar{S}) = \partial_{TT}^2\rho + 2\partial_{TS}^2\rho + \partial_{SS}^2\rho, \quad (2)$$

где в правой формуле стоят соответствующие вторые частные дифференциалы.

Если ввести масштабы изменения температуры и солености $\Delta T = 1$ °C, $\Delta S = 1$ psu, из уравнения состояния [<http://www.TEOS-10.org/>] получим следующие характерные значения частных дифференциалов:

$$\partial_{TT}^2\rho \sim -10^{-2} \text{ кг/м}^3, \quad \partial_{TS}^2\rho \sim -2 \cdot 10^{-3} \text{ кг/м}^3, \quad \partial_{SS}^2\rho \sim +3 \cdot 10^{-4} \text{ кг/м}^3.$$

Эти величины численно равны вторым производным функции состояния морской воды по соответствующим аргументам. Из оценок представленных характерных

количественных оценок дифференциалов видно, что на термическом фронте происходит уплотнение вод, на соленостном (халинном) фронте будет отрицательное УПС, «разуплотнение». В реальных расчетах эффектом отрицательного УПС можно пренебречь, поскольку он на два порядка меньше положительного. Таким образом, на океанских фронтах величина УПС в большой степени зависит от перепада температур смешиваемых вод.

Исходные данные. Количественный расчет УПС проводился по данным полей температуры и солености в приповерхностном слое (0–10 м) по открытой электронной базе океанологических данных [<https://www.ncei.noaa.gov/products/world-ocean-database>]. Выборка, статистическая обработка данных стандартные. Для оценки сезонного хода процесса отдельно выделяли самый теплый и самый холодный месяц года — соответственно август и февраль. Оценка возможного климатического изменения величины УПС за последние десятилетия проводилась посредством рассчитанных линейных трендов температуры и солености за временной период 1950–2020 гг. Таким образом, в расчетах использовалось 4 временных тренда: по температуре и солености за август месяц и аналогичные тренды за февраль за период 70 лет. Поскольку эти тренды незначительны (не более 0,14 °C/десятилетие по температуре, не более –0,06 psu/десятилетие по солености, табл. 1), использовался временной шаг $\Delta t = 1$ десятилетие. По пространству отдельно выделялись две акватории, которые привязывались к Берингову проливу (65–70° с.ш. 160–170° з.д.) и Чукотскому морю (70–80° с.ш. 160–170° з.д.). Выбор координат акваторий объясняется не только исследованием физики процесса, но и необходимостью достаточного количества данных наблюдений. В общей совокупности для Берингова пролива это 29197 данных, для Чукотского моря — 13749. На зимний период (февраль) данных приходится значительно меньше — для Берингова пролива 393, для Чукотского моря 117, что связано, в том числе, с ледовой обстановкой. Статистическая обработка в итоге сводится к построению временных линейных трендов TS -характеристик с временным шагом десятилетие. Линейные временные тренды изменения температуры воды и солености за последние 70 лет представлены в табл. 1.

Таблица 1

Линейные тренды температуры (T , °C) и солености (S , psu) в верхнем слое Берингова пролива и Чукотского моря за последние десятилетия в летний и зимний сезоны

Table 1

Linear trends of temperature (T , °C) and salinity (S , psu) in the upper layer of the Bering Strait and Chukchi Sea for summer and winter seasons

Месяц	Берингов пролив	Чукотское море
Август	$T = 0,14 \cdot t + 9,08$	$T = -0,01 \cdot t + 3,20$
	$S = -0,06 \cdot t + 30,38$	$S = -0,02 \cdot t + 28,76$
Февраль	$T = 0,12 \cdot t - 1,23$	$T = -0,02 \cdot t - 1,66$
	$S = -0,03 \cdot t + 31,76$	$S = 0,05 \cdot t + 30,30$

В табл. 1 размерность времени t — десятилетие, аргумент $t = 0$ соответствует среднему значению функции (в линейном приближении $t = 0$ соответствует примерно 1985 г.). Линейные тренды табл. 1 показывают тенденции изменения полей — поступающие через пролив в арктический бассейн воды Аляскинского течения имеют тенденцию к нагреванию порядка 1 °C за 100 лет и уменьшению солености порядка 0,5 psu за тот же период. Эффект температурного тренда в акватории Чукотского моря на порядок меньше и находится на уровне ошибки наблюдений и расчетов.

Оценка процесса УПС в сезонном и климатическом масштабах. Расчет плотности морской воды можно провести по представленным в интернете уравнению состояния [<http://www.TEOS-10.org/>] и калькулятору плотности соленой воды [<https://www.translatorscafe.com/unit-converter/ru-RU/calculator/salt-water-density/>]. База данных также за период 1950–2020 гг., лето ежегодно соответствует данным за август месяц,

зима — за февраль. TS — данные для верхнего (0–10 м) слоя воды. Результат: средние климатические плотности поверхностных вод в летний период для Берингова пролива (ρ_b) и Чукотского моря (ρ_c) следующие:

$$\begin{aligned} \rho_b(9,08\text{ }^\circ\text{C}; 30,38\text{ psu}) &= 1023,537\text{ кг/м}^3, \\ \rho_c(3,20\text{ }^\circ\text{C}; 28,76\text{ psu}) &= 1022,940\text{ кг/м}^3. \end{aligned}$$

Для февраля получаем такие средние характеристики:

$$\begin{aligned} \rho_b(-1,23\text{ }^\circ\text{C}; 31,76\text{ psu}) &= 1025,603\text{ кг/м}^3, \\ \rho_c(-1,66\text{ }^\circ\text{C}; 30,30\text{ psu}) &= 1024,442\text{ кг/м}^3. \end{aligned}$$

Из сравнения плотностей смешиваемых вод для каждого сезона видно, что вследствие высокой солености в Беринговом проливе воды на горизонтах 0–10 м более тяжелые по отношению к аналогичным водам Чукотского моря в течение всего года. Здесь при последующей оценке внутrigодовой изменчивости УПС важно отметить, что наблюдается сезонный ход разности температур между поверхностными водами Берингова пролива и Чукотского моря более чем в 10 раз: зимой перепад не более 0,5 °C (–1,23...–1,66), летом — более 5,0 °C (9,08–3,20).

По формуле (1) и данным табл. 1 по временному тренду температуры и солености можно оценить значение и временной тренд УПС в рассматриваемой акватории. Результаты представлены в табл. 2.

Таблица 2

Величина УПС и скорость его климатического роста при смешении вод Берингова пролива и Чукотского моря для августа и февраля

Table 2

The cabbeling value for mixing of the surface waters from the Bering Strait and Chukchi Sea ($\delta\rho$, kg/m³) and its climatic trend in August and February ($\delta\rho_t$, kg/m³ per decade)

Месяц	УПС, кг/м ³	Скорость климатического роста УПС, (кг/м ³)/десятилетие
Август	0,059	0,0020
Февраль	0,001	0,0001

Примечание. t — десятилетие.

Наблюдается выраженный сезонный ход УПС — в августе $\delta\rho = 0,059$ кг/м³; в феврале $\delta\rho \sim 0,001$ кг/м³. Это является следствием сезонного хода перепада температур исходных вод. Из оценки отдельных членов в формуле (2) и табл. 1 следует, что в исследуемой акватории главный вклад в вариацию УПС вносит разность температур смешиваемых вод.

Важно отметить, что на южной границе тихоокеанских субарктических вод на субарктическом фронте, расположенном зонально в районе 40° с.ш., на 150–160° в.д. также наблюдается сезонный ход УПС [Кильматов, Кузьмин, 1991]. Здесь происходит перемешивание с более теплыми и более солеными субтропическими водами продолжения Куроисио. В отличие от Берингова пролива, максимальный перепад поверхностных температур воды на субарктическом фронте отмечается в зимний период, что приводит к сезонному ходу УПС с максимумом зимой. Таким образом, максимальный эффект каббелинга на южной границе субарктических вод происходит зимой, на северной границе — летом.

На основе рассчитанных трендов температуры и солености (см. табл. 1) можно оценить возможные климатические изменения УПС (табл. 2). Хотя представленные величины малы и имеют скорее академический интерес, но в целом данный результат демонстрирует направление тенденций в ближайшие десятилетия. Видно, что климатический тренд УПС в акватории идет в направлении усиления рассматриваемого эффекта. В летний период климатический рост величины УПС порядка 0,002 (кг/м³)/десятилетие, зимой много меньше и за пределами точности.

Резюмируя результаты по количественной оценке каббелинга при смешении поверхностных вод Берингова пролива и Чукотского моря, получим следующее.

Фиксируется резко выраженный сезонный ход величины УПС — в летний период максимальное значение УПС порядка $\delta\rho \sim 0,059$ кг/м³ вследствие доминирующего

вклада перепада температур смешиваемых вод порядка $\Delta T \sim 5,0$ °С; в зимний сезон УПС практически исчезает по причине уменьшения перепада температуры на порядок, $\Delta T \sim 0,5$ °С. Перепад солености смешиваемых вод в течение года порядка 1,5 psu.

Наблюдается противоположная направленность сезонного хода УПС субарктических тихоокеанских вод при смешении на северной границе с арктическими водами в Беринговом проливе и на южной границе с субтропическими водами. На северной границе в районе Берингова пролива максимальное значение УПС отмечено летом, в период максимального прогрева. На южной границе на субарктическом фронте в районе 40° с.ш. 150 – 160° в.д. максимальное значение УПС регистрируется в зимний период. Сезонные вариации УПС совпадают с сезонной изменчивостью перепада температур смешиваемых вод на рассматриваемых границах.

Имеется климатическая тенденция увеличения УПС порядка $\delta\rho_t \sim 0,002$ (кг/м³)/десятилетие в летний период в последующие десятилетия. Это является следствием наблюдаемого климатического изменения термогалинных характеристик поверхностных вод Берингова пролива — нагрев $\Delta T_t \sim 0,13$ °С/десятилетие и уменьшение солености $\Delta S_t \sim 0,04$ psu/десятилетие.

Список литературы

Зубов Н.Н. Уплотнение при смешении морских вод разной температуры и солености. — М.: МГУ, 1957. — 49 с.

Кильматов Т.Р., Кузьмин В.А. Эффект уплотнения при смешении морских вод и его сезонное проявление на тихоокеанском субарктическом фронте // Изв. АН СССР. Физика атмосферы и океана. — 1991. — Т. 27, № 8. — С. 883–887.

Федоров К.Н. О роли уплотнения при смешении в динамике океанических вод // ДАН СССР. — 1981. — Т. 261, № 4. — С. 985–988.

Stommel H. The Gulf Stream: A physical and dynamical description. — Berkeley, Calif.: Univ. of California Press, 1960. — 202 p.

Talley L., Yun J.Y. The role of cabbeling and double diffusion in setting the density of the North Pacific intermediate water salinity minimum // J. Phys. Oceanogr. — 2001. — Vol. 31. — P. 1538–1549.

Witte E. Zur Theorie den Stromkabelungen // Gaea: Natur und Leben. — Cologne, 1902. — P. 484–487.

Reference

Zubov, N.N., *Uplotneniye pri smeshenii morskikh vod raznoy temperatury i solenosti* (Sealing at mixing of sea waters of different temperature and salinity), Moscow: Mosk. Gos. Univ., 1957.

Kilmatov, T.R. and Kuzmin, V.A., Compaction effect during mixing of sea waters and its seasonal manifestation on the Pacific subarctic front, *Izv. Akad. Nauk SSSR, Fizika atmosfery i okeana*, 1991, vol. 27, no. 8, pp. 883–887.

Fedorov, K.N., On the role of compaction during mixing in the dynamics of oceanic waters, *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1981, vol. 261, no. 4, pp. 985–988.

Stommel, H., *The Gulf Stream: A physical and dynamical description*, Berkeley, Calif.: Univ. of California Press, 1960.

Talley, L. and Yun, J.Y., The role of cabbeling and double diffusion in setting the density of the North Pacific intermediate water salinity minimum, *J. Phys. Oceanogr.*, 2001, vol. 31, pp. 1538–1549.

Witte, E., *Zur Theorie den Stromkabelungen*, *Gaea: Natur und Leben*, Cologne, 1902, pp. 484–487.

The international thermodynamic equation of Seawater-2010: Calculation and use of thermodynamic properties, Intergovernmental oceanographic Commission, Manuals and Guides, no. 56, UNESCO. <http://www.TEOS-10.org/>. Cited January 20, 2022.

World Ocean Database. <https://www.ncei.noaa.gov/products/world-ocean-database>. Cited January 20, 2022.

Калькулятор плотности солёной воды. <https://www.translatorscafe.com/unit-converter/ru-RU/calculator/salt-water-density/>. Cited January 20, 2022.

Поступила в редакцию 24.02.2022 г.

После доработки 11.04.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 24.02.2022; approved after reviewing 11.04.2022; accepted for publication 20.05.2022

**ПРОМРЫБОЛОВСТВО
INDUSTRIAL FISHERY**

Научная статья

УДК 639.2.081.1

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-414-428

EDN: FEELYA

**РАБОТА ФЛОТА НА ПРОМЫСЛЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ САРДИНЫ
И ЯПОНСКОЙ СКУМБРИИ В ПРИКУРИЛЬСКИХ ВОДАХ
В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД ВЫСОКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ ЭТИХ ВИДОВ****О.Н. Кручинин, М.А. Мизюркин, Е.А. Захаров, В.М. Волотов,
Д.Л. Шабельский, Н.Л. Ваккер***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. Был произведен сравнительный анализ результативности современных и прошлых способов лова. Результаты анализа могут быть применены для разработки предложений по повышению эффективности вылова (добычи) японской скумбрии и дальневосточной сардины в СЗТО и более широкому использованию на промысле сардины близнецовых тралов и кошельковых неводов, а также для обоснования рабочих параметров этих орудий лова в соответствии с энергетическими возможностями промысловых судов различного тоннажа. На основе проведенного анализа можно рекомендовать для добычи дальневосточной сардины более широкое применение кошельковых неводов, где выливка улова из сливной части невода производится либо каплером, либо рыбонасосом, поскольку, по нашему мнению, технология добычи этого вида кошельковыми неводами является более ресурсосберегающей, чем тралами. Рекомендовано более широкое внедрение рыбонасосных установок на судах тралового лова для ресурсосберегающего использования этих орудий лова на промысле дальневосточной сардины и японской скумбрии в СЗТО.

Ключевые слова: японская скумбрия, дальневосточная сардина, орудия лова, типы судов, промысел, повреждаемость сырца, Южно-Курильский район

Для цитирования: Кручинин О.Н., Мизюркин М.А., Захаров Е.А., Волотов В.М., Шабельский Д.Л., Ваккер Н.Л. Работа флота на промысле дальневосточной сардины и японской скумбрии в прикурильских водах в современный период высокой численности этих видов // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 414–428. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-414-428. EDN: FEELYA.

* Кручинин Олег Николаевич, доктор технических наук, главный научный сотрудник, oleg.kruchinin@tinro-center.ru, ORCID 0000-0003-4693-6421; Мизюркин Михаил Алексеевич, доктор технических наук, профессор, главный научный сотрудник, mizmih@mail.ru, ORCID 0000-0001-5756-3590; Захаров Егор Андреевич, заведующий отделом, egor.zakharov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0001-9806-4309; Волотов Виктор Михайлович, кандидат технических наук, ведущий научный сотрудник, victor.volotov@tinro-center.ru, ORCID 0000-0002-3411-2727; Шабельский Дмитрий Леонидович, ведущий специалист, dmitriy.shabelsky@tinro-center.ru, ORCID 0000-0001-5019-4235; Ваккер Никита Леонидович, заведующий сектором, nikita.vakker@tinro-center.ru, ORCID 0000-0003-0820-3753.

© Кручинин О.Н., Мизюркин М.А., Захаров Е.А., Волотов В.М., Шабельский Д.Л., Ваккер Н.Л., 2022

Fleet operations at fishing of japanese sardine and chub mackerel in the Kuril waters in the modern period of high abundance of these species

Oleg N. Kruchinin*, Michael A. Mizyurkin**, Egor A. Zakharov***, Viktor M. Volotov****, Dmitry L. Shabelsky*****, Nikita L. Vakker*****

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

4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia

* D.Tech., chief researcher, oleg.kruchinin@tinro-center.ru

** D.Tech., chief researcher, mizmih@mail.ru

*** head of department, egor.zakharov@tinro-center.ru

**** Ph.D., leading researcher, victor.volotov@tinro-center.ru

***** leading specialist, dmitriy.shabelsky@tinro-center.ru

***** head of sector, nikita.vakker@tinro-center.ru

Abstract. Chub mackerel and japanese sardine fishery is overviveved for the period since 1976. Two blooms of high abundance were observed within this period for both species. Effectiveness of fishing methods used during the past and the present blooms is compared to reveal prospects for their improvement and to sunstantiate the operating parameters of fishing gear suitable for energy capabilities of fishing vessels with certain tonnage. On results of this analysis, wider use of purse seine is recommended for landing of japanese sardine, as the more effective and resource-saving technology. The fish could be poured from the seine by either coupler or fish pump; the fish pump is recommended for trawl vessels, as well.

Keywords: chub mackerel, japanese sardine, fishing gear, type of vessel, fishing, raw materials damage, South-Kuril area

For citation: Kruchinin O.N., Mizyurkin M.A., Zakharov E.A., Volotov V.M., Shabelsky D.L., Vakker N.L. Fleet operations at fishing of japanese sardine and chub mackerel in the Kuril waters in the modern period of high abundance of these species, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 414–428. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-414-428. EDN: FEELYA.

Введение

Японская скумбрия и дальневосточная сардина относятся к массовым пелагическим видам рыб, благодаря высокой численности эти виды являются объектами специализированного отечественного тралового и кошелькового лова. Так, уловы сардины доходят до 2,8 млн т. Для обоих видов характерны значительные долгопериодные циклические изменения в численности. Промежутки времени между вспышками численности этих видов рыб достигают 20–30 лет. За такой длительный срок промышленное рыболовство претерпевает существенные изменения:

1) появляются новые конструкции орудий лова для создания новых сетеснастных материалов;

2) улучшаются гидроакустические приборы, дающие большие возможности по классификации объектов лова, в том числе из-за развития алгоритмов распознавания акустических ответных сигналов от целей;

3) изменяются силовые характеристики и тоннаж судов, что приводит к возможностям увеличения скорости траления, важным для облова скоростных объектов, таких как скумбрия.

Анализ процессов рыболовства в Южно-Курильском районе (ЮКР) на специализированных промыслах дальневосточной сардины и японской скумбрии показал существенные изменения всех параметров промысла по сравнению с предыдущей вспышкой численности этих видов рыб и необходимость разработки рекомендаций по рациональному и ресурсосберегающему использованию тралов и кошельковых неводов на их промысле.

Повреждаемость сырца для промысла дальневосточной сардины в текущем периоде высокой численности является важным вопросом, так как промысел производится в основном тралами, и при выборке улова по слипу существенная доля рыб

сильно повреждается, вплоть до полной непригодности к дальнейшей обработке. Для уменьшения повреждаемости сырца нами предлагается более широкое внедрение рыбонасосных установок на судах тралового и кошелькового лова.

В течение 20-го столетия известны две вспышки численности японской скумбрии и дальневосточной сардины: в 1920–1930-е гг., когда сардину вылавливали у берегов Приморья дрейфтерными сетями и доставляли на берег, и с 1976 по 1992 г., когда лов сардины осуществлялся в основном кошельковыми неводами уже на всей акватории экономической зоны России в Японском море (ЯМР) и в Южно-Курильском районе. При этом общая биомасса популяций сардины в Японском море и с тихоокеанской стороны Японских островов достигала примерно 20 млн т и не лимитировала величину промысловых нагрузок на единицы запаса [Беляев, Кеня 1987; Дударев, 1990]. Сардина была вторым по значимости объектом дальневосточного рыболовства после минтая. В среднем около 60 % сардины вылавливали в Южно-Курильском районе, 40 % — добывали в Японском море. Японская скумбрия являлась одним из основных объектов рыболовства в 70–80-е гг. прошлого века наряду с сардиной, промышлялась не только в ИЭЗ СССР, но и в тихоокеанских водах Японии как кошельковыми неводами, так и тралами. Высокий уровень численности сардины и скумбрии сохранялся в течение 18 лет. После длительного периода спада численности в девяностые и 2000-е гг. у этих видов вновь стали появляться высокоурожайные поколения, что привело к увеличению их промыслового запаса и начале промысла в 2016 г. В настоящее время численность этих видов настолько возросла, что это позволило вести специализированный промысел российскими судами в прикурильских водах.

Как показывают результаты работ ученых ВНИРО (ТИНРО), появление высокоурожайных поколений сардины и скумбрии в последние несколько лет позволяет предположить дальнейшее увеличение общего запаса этих рыб, что даст возможность значительно нарастить вылов этих объектов при заинтересованности рыбодобывающих предприятий и увеличения емкости рынка, поскольку вылов в последние годы ограничен количеством выставляемых на промысел сардины и скумбрии судов.

Цель работы — определить особенности промысла дальневосточной сардины и японской скумбрии в настоящий период высокой численности этих видов рыб.

Материалы и методы

Анализ работы флота тралами и кошельковыми неводами на промысле сардины и скумбрии в СЗТО в период с 1978 по 1992 г. проведен на основе промысловых обзоров ВРПО «Дальрыба» и ТУРНИФ за 1976–1992 гг. [Супоницкий и др., 1981; Обзор..., 1982–1992*] с использованием результатов собственных исследований [Мизюркин и др., 2004]. Используются материалы экспедиционных морских исследований и данные промысловой статистики в тихоокеанских водах Курильских островов и за пределами национальных экономических зон.

Промысловая информация о добыче дальневосточной сардины и японской скумбрии в текущем периоде высокой численности этих видов рыб была получена из отраслевой системы мониторинга водных биологических ресурсов, наблюдения и контроля за деятельностью промысловых судов, оператором которой является ФГБУ ЦСМС. Анализировались ежедневная отчетность в виде судовых суточных донесений (ССД). Данные о повреждаемости сырца получены в результате выполнения научно-исследовательских работ совместно с компанией ООО Рыбокомбинат «Островной». Производилось наблюдение за выливкой улова при помощи рыбонасоса и выборке трала по слипу.

К основным признакам качества сохранности рыбы относится состояние кожно-чешуйчатого покрова, глаз, брюшка, жабр и жаберных крышек, а также мышечной ткани.

* Обзор промысловой обстановки в Тихоокеанском бассейне. Владивосток: ТУРНИФ, 1982–1992.

Дополнительные признаки: запах и цвет мяса, окраска внутренних органов и их состояние, наличие слизи в жабрах и др.

Качество сохранности сардины и скумбрии (сортность) при транспортировке оценивали по степени повреждения тканей в соответствии с ГОСТ 1084-88 (табл. 1).

Таблица 1

Признаки сохранности дальневосточной сардины и японской скумбрии
при транспортировке

Table 1

Signs of preservation of the raw materials of japanese sardine and chub mackerel
during transportation

Сорт	Степень повреждения рыбы	Уровень соответствия продукции
1	Целая, повреждений нет	Пригодна для производства пищевой продукции (пресервы, консервы, посол)
2	Незначительный срыв кожи, не более 2, размером до 0,3 см ² , без повреждения тканей мяса, не более чем у 10 % рыб (по счету) в одной единице транспортной тары. Наличие каротиноидного пожелтения, не связанного с процессом окисления жира. Повреждение жаберных крышек, не более чем у 10 % рыб (по счету) в одной единице транспортной тары. Слегка лопнувшее брюшко без обнажения внутренностей, не более чем у 10 % рыб (по счету) в одной единице транспортной тары. Трещины длиной не более 1 см. Общее количество рыбы с наружными повреждениями должно быть не более 12 % рыб (по счету) в одной единице транспортной тары. Допускается для изготовления кусочков использовать скумбрию с незначительными механическими повреждениями, которые должны быть удалены.	Пригодна для производства пищевой продукции (пресервы, консервы, посол)
3	Более 2 срывов кожи или каждый более 0,3 см ² , или наличие повреждения тканей мяса. Лопнувшее брюшко с обнажением внутренностей. Трещины длиной более 1 см. Общее количество рыбы с наружными повреждениями более 12 % рыб (по счету) в одной единице транспортной тары.	Непригодна для производства пищевой продукции (пресервы, консервы, посол)

Результаты и их обсуждение

После почти 30-летнего перерыва, с 1941 по 1972 г., численность тихоокеанской сардины начала быстро возрастать [Булатов и др., 2016]. Начало периода отечественного промысла сардины датируется концом 1973 г., когда она стала в незначительных количествах появляться в прилове судов тралового и кошелькового лова, работавших у восточного побережья о. Хонсю в районе мыса Инубо — мыс Куросаки на промысле скумбрии.

Южно-Курильский промысловый район

Началом экспедиционного промысла сардины в ЮКР считается 1974 г., когда с декабря 1974 г. по март 1975 г. у восточного побережья о. Хонсю работало 20 судов кошелькового лова. Несмотря на весьма скромные результаты, достигнутые в этот период, в 1976 г. сардина как самостоятельный объект была включена в государственный план добычи по ВРПО «Дальрыба». Динамика годового вылова сардины в ЮКР приведена на рис. 1.

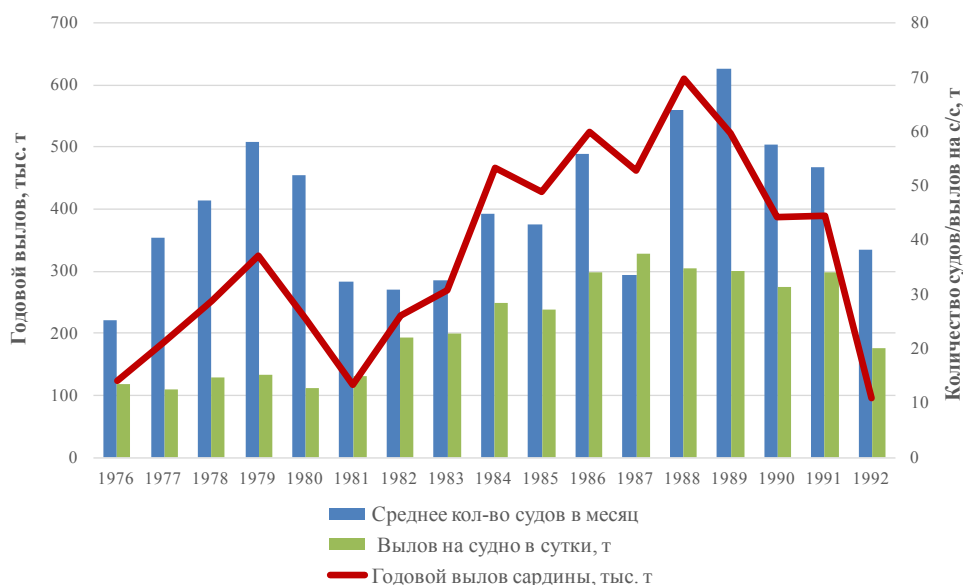


Рис. 1. Динамика годового вылова сардины, среднего количества судов и вылова на судно в сутки в ЮКР в период 1976–1992 гг.

Fig. 1. Dynamics of annual catch for Japanese sardine, average number of fishing vessels and their CPUE in the South-Kuril area in 1976–1992

Анализ продолжительности кошелькового промысла сардины в ЮКР дает следующую картину работы добывающего флота в течение года. С 1976 по 1987 г. промысел велся практически круглый год, в 1988 г. — 9 мес., в 1989–1991 гг. — 7 мес. и в 1992 г. — 4 мес. Среднегодовая продолжительность промысла составила более 300 сут.

Промысловые показатели работы судов в ЮКР на кошельковом лове сардины в период с 1976 по 1992 г. приведены в табл. 2.

Таблица 2
Показатели кошелькового промысла дальневосточной сардины в ЮКР в период 1976–1992 гг.
Table 2

Indices of purse seine fishery on Japanese sardine in the South-Kuril area in 1976–1992

Год	Кол-во суток промысла в год	Среднее кол-во судов в месяц	Кол-во заматов в год	Годовой вылов всего, т	Вылов на судно в сутки, т	Вылов на замет, т	Вылов на судно в месяц, т
1976	366	25,2	7372	123680	13,4	16,8	409,0
1977	365	40,5	11101	186028	12,6	16,8	382,5
1978	365	47,2	13665	251671	14,6	18,4	444,8
1979	365	58,1	16031	323914	15,3	20,2	464,7
1980	335	51,9	10503	221568	12,8	21,1	388,2
1981	243	32,3	5272	117244	15,0	22,2	453,2
1982	336	30,9	7783	228275	22,0	29,3	672,2
1983	365	32,5	8151	270267	22,8	33,2	693,5
1984	366	44,8	14421	466427	28,5	32,3	867,6
1985	365	42,8	12705	427117	27,3	33,6	832,6
1986	276	56,0	11855	524952	34,0	44,3	1042,2
1987	365	33,6	9577	461492	37,6	48,2	1144,0
1988	276	63,9	15482	610263	34,7	39,4	1060,8
1989	214	71,5	13287	522343	34,2	39,3	1044,3
1990	214	57,5	10882	386684	31,4	35,5	960,0
1991	214	53,5	9590	390043	34,0	40,7	1040,9
1992	123	38,2	3384	94527	20,1	27,9	618,2
Среднее	303	45,9	10651	329793	24,1	30,5	736,4

Интерес представляет тот факт, что в ЮКР в 1981–1989 гг. на траловом промысле скумбрии работал крупнотоннажный флот, показатели работы которого приведены в табл. 3 и на рис. 2.

Таблица 3
Показатели работы крупнотоннажного флота на траловом промысле скумбрии в ЮКР
Table 3
Indices of trawl fishery on chub mackerel in the South-Kuril area for the large-capacity fleet

Показатель	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
Среднее кол-во судов	1,2	5,3	7,7	3,8	9,9	9,4	10,7	5,9	1,5
Кол-во судо-суток промысла	30	30	30	30	30	31	30	30	30
Кол-во тралений	55	403	456	245	708	687	768	297	43
Вылов всего, т	665,0	4771,2	5623,6	3290,7	9812,7	8252,3	7124,8	2968,7	421,2
Скумбрия, т	218,9	3465,5	3580,8	2510,7	8034,3	6743,5	5500,2	1722,6	396,9
Сардина, т	320,4	850,6	1960,1	703,4	1775,2	1315,8	1583,9	829,1	24,1
Вылов на судо-сутки, т	18,5	30,0	24,3	28,9	32,7	28,6	22,1	16,7	9,9
Вылов на траление, т	12,1	11,9	12,3	13,4	13,9	12,0	9,3	10,0	9,5

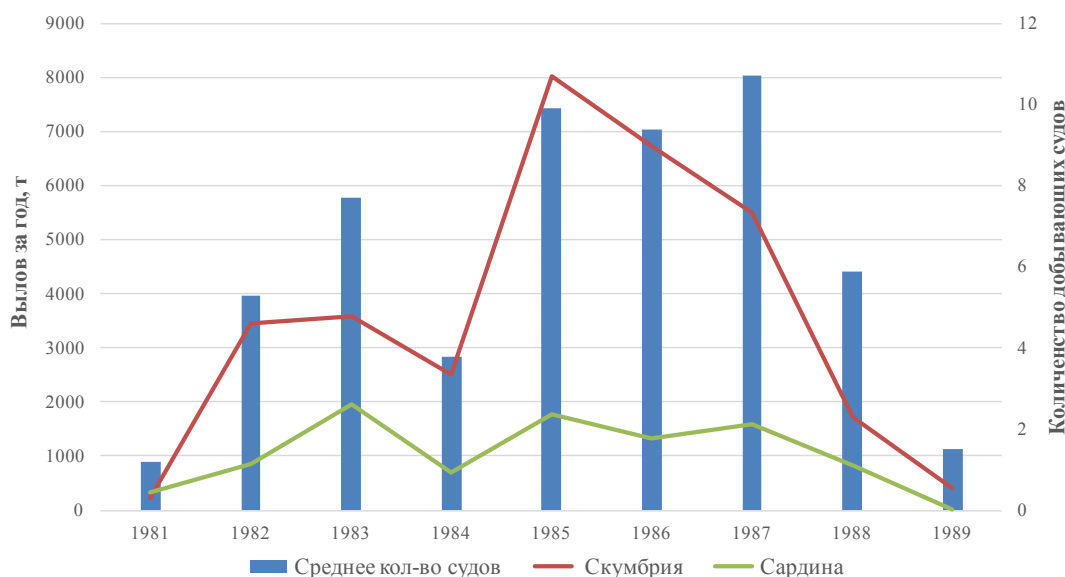


Рис. 2. Динамика вылова сардины и скумбрии тралами и среднее количество добывающих судов в ЮКР в 1981–1989 гг.

Fig. 2. Dynamics of annual catch by trawls for japanese sardine and chub mackerel and average number of those fishing vessels in the South-Kuril area in 1981–1989

Из данных табл. 3 видно, что в уловах тралами, наряду со скумбрией, существовал прилов сардины, который составлял в отдельные годы 35–50 %. Поэтому некоторые суда тралового лова стали переходить на исключительный промысел сардины [Мизюркин и др., 2004]. В период 1981–1989 гг. смешанный улов скумбрии и сардины тралами, оснащенными специальными гидродинамическими устройствами (щитками), составлял от 9,3 до 13,9 т на траление.

Японский промысловый район

Началом организованного кошелькового промысла сардины в Японском море считается 7–8 августа 1978 г., когда флотилия, состоящая из 16 судов ПРП и 3 судов ПКРКС, за 16 заходов выловила 405 т сардины (рис. 3). С 19 августа к флотилии приморских рыбаков присоединилась флотилия сахалинцев (СРП и СОРКС), и общее количество добывающих судов в экспедиции достигло 49 ед.

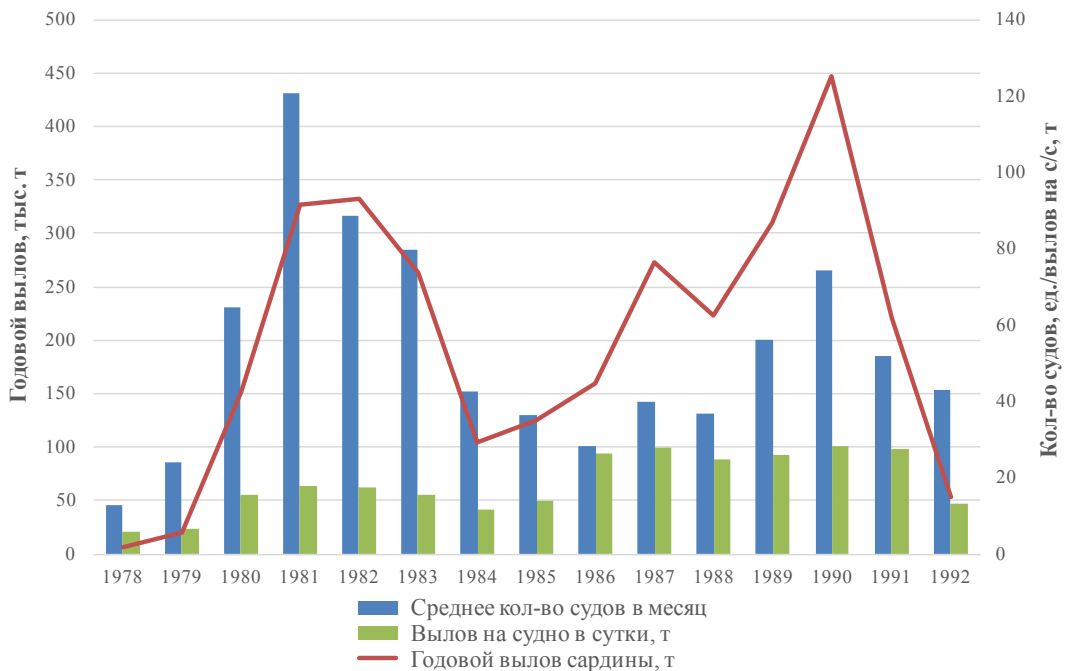


Рис. 3. Динамика годового вылова сардины, среднее количество судов и вылова на судно в сутки в ЯМР в период 1978–1992 гг.

Fig. 3. Dynamics of annual catch for Japanese sardine, average number of fishing vessels and their CPUE in the Japan Sea in 1978–1992

Анализ продолжительности и районов промысла сардины в ЯМР дает следующую картину работы добывающего флота в течение года.

В 1978–1981 гг. продолжительность промысла составляла от 3 до 5 месяцев (июль–октябрь). Промысел велся в Приморье и на западном побережье Сахалина. В 1982–1990 гг. продолжительность промысла увеличилась до 7–8 мес. (май–ноябрь) за счет того, что часть судов, имеющих разрешения, работала в ноябре–декабре в экономической зоне КНДР. В 1991–1992 гг. в связи с резким ухудшением промысловой обстановки продолжительность лова сардины сократилась с 5 до 3 мес.

Сравнив данные табл. 2 и 4, можно увидеть, что показатели интенсивности (продолжительность промысла и среднее количество судов) и качества (вылов на судно-сутки и на замет) кошелькового промысла сардины в ЮКР превосходили показатели промысла в ЯМР в 1,2–1,4 раза. В результате среднегодовой вылов в ЮКР был в 1,6 раза выше, чем в ЯМР. Всего с 1976 по 1992 г. в ЮКР было выловлено 5606,5, а в ЯМР — 3014,0 тыс. т сардины.

В разные годы интенсивность промысла в двух районах была неравномерной. В ЮКР можно выделить три промысловых максимума: 1979, 1984 и 1988 гг., а в ЯМР — два максимума: 1981–1982 и 1990 гг. При этом показатели 1981 г. в ЮКР и 1984 г. в ЯМР были весьма низкими, по-видимому, из-за передислокации флота из одной в другую экспедицию. Резкий спад интенсивности промысла в ЮКР наступил после 1988 г., а в ЯМР — после 1990 г., при этом отмечается максимальный уровень вылова на замет в 1991 г. В 1992 г. промысловые показатели в этих двух районах снизились до уровня начала промысла.

Сравнения некоторых параметров кошелькового промысла сардины в ЮКР и ЯМР приведены на рис. 4.

Современный промысел тихоокеанской сардины и скумбрии российскими судами в СЗТО осуществляется с 2014 г. по настоящее время. Динамика вылова за этот период представлена в табл. 5 и на рис. 5.

Таблица 4
Показатели кошелькового промысла сардины в ЯМР в период 1978–1992 гг.

Table 4

Indices of purse seine fishery on japanese sardine in the Japan Sea in 1978–1992

Год	Кол-во суток промысла в год	Среднее кол-во судов в месяц	Сделано заметов в год	Годовой вылов всего, т	Вылов на судно в сутки, т	Вылов на замет, т	Вылов на судно в месяц, т
1978	92	12,7	597	6675	5,7	11,2	174,7
1979	123	23,9	1249	19694	6,7	15,8	206,2
1980	153	64,6	7253	151580	15,3	20,9	469,0
1981	153	120,7	13728	326934	17,7	23,8	541,8
1982	214	88,5	15456	332200	17,5	21,5	536,0
1983	214	79,8	10325	263333	15,4	25,5	471,7
1984	214	42,5	7056	104725	11,5	14,8	352,4
1985	245	36,4	6933	124456	13,9	18,0	426,8
1986	214	28,1	6609	159738	26,5	24,2	811,3
1987	245	40,0	9410	272676	27,9	29,0	853,2
1988	244	36,9	8193	222719	24,8	27,2	755,5
1989	214	56,1	10070	310287	25,9	30,8	790,5
1990	214	74,2	11562	446440	28,1	38,6	859,0
1991	153	52,0	5060	219949	27,6	43,5	845,3
1992	92	42,9	1569	52627	13,3	33,5	408,6
Среднее	185,6	53,3	7671	200936	19,3	26,2	591,5

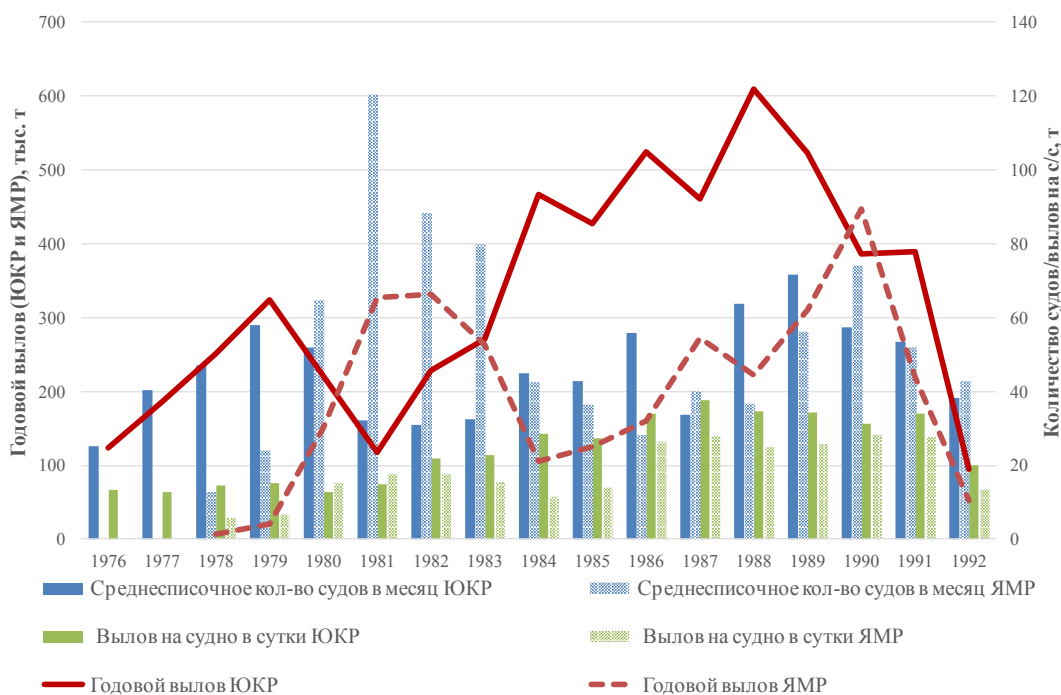


Рис. 4. Сравнительная динамика годового вылова сардины, количества судов и вылова на судно в сутки в ЮКР и ЯМР в период 1976–1992 гг.

Fig. 4. Comparative dynamics of annual catch for japanese sardine, average number of fishing vessels and their CPUE in the South-Kuril area and the Japan Sea in 1976–1992

Из данных табл. 5 видно, что вылов скумбрии несколько снизился по сравнению с максимумом 2018 г., тогда как вылов сардины постоянно возрастает.

Динамика вылова скумбрии и сардины в СЗТО, т

Table 5

Dynamics of annual catch for chub mackerel and japanese sardine in the North-West Pacific, t

Год	Вылов скумбрии	Вылов сардины
2014	2020,9	9,5
2015	8736,1	17,6
2016	21184,0	7777,0
2017	69943,7	17275,3
2018	96358,8	60525,1
2019	85620,5	131849,1
2020	83711,0	313854,3

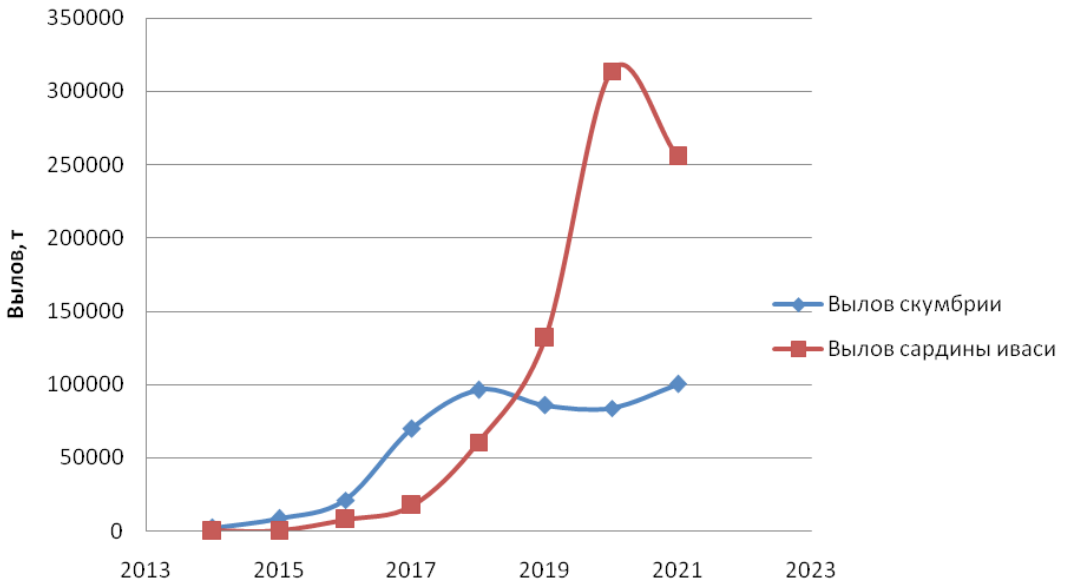


Рис. 5. Динамика вылова скумбрии и сардины в ЮКР в период 2014–2021 гг.

Fig. 5. Dynamics of annual catch for chub mackerel and japanese sardine in the South-Kuril area in 2014–2021

Добыча в основном производится разноглубинными тралами различных конструкций, но при этом два судна (СТР «Дмитрий Шевченко» и «Седанка») работают близнецовым тралом 134/462 м и два судна (СТР «Калиновка» и «Стерлядь») — кошельковым неводом 1000 x 200 м. На рис. 6 представлено соотношение тихоокеанской сардины и скумбрии в уловах разноглубинных тралов, близнецового трала и кошелькового невода.

На рис. 6 видно, что в уловах разноглубинных тралов преобладает скумбрия, а в уловах близнецовых тралов и кошелькового невода — тихоокеанская сардина. Такая картина соотношения сардины и скумбрии в уловах объясняется, по-видимому, тактикой лова, а также поведением и распределением по глубине этих двух объектов. Работа разноглубинными тралами производилась в основном с крупнотоннажных судов на разных горизонтах со скоростью более 5 уз, что позволяло в большем количестве облавливать более подвижный объект — скумбрию. Среднетоннажные суда, работая близнецовым тралом и кошельковым неводом в поверхностном слое, в основном облавливали менее подвижную, находящуюся в верхних слоях сардину.

Также проанализировали данные о среднесуточном вылове скумбрии и сардины разноглубинными, близнецовым тралами и кошельковым неводом (табл. 6, рис. 7, 8).

Данные, приведенные в табл. 6, показывают, что среднесуточный вылов скумбрии разноглубинными тралами в 3 раза выше, чем вылов близнецовыми тралами, и

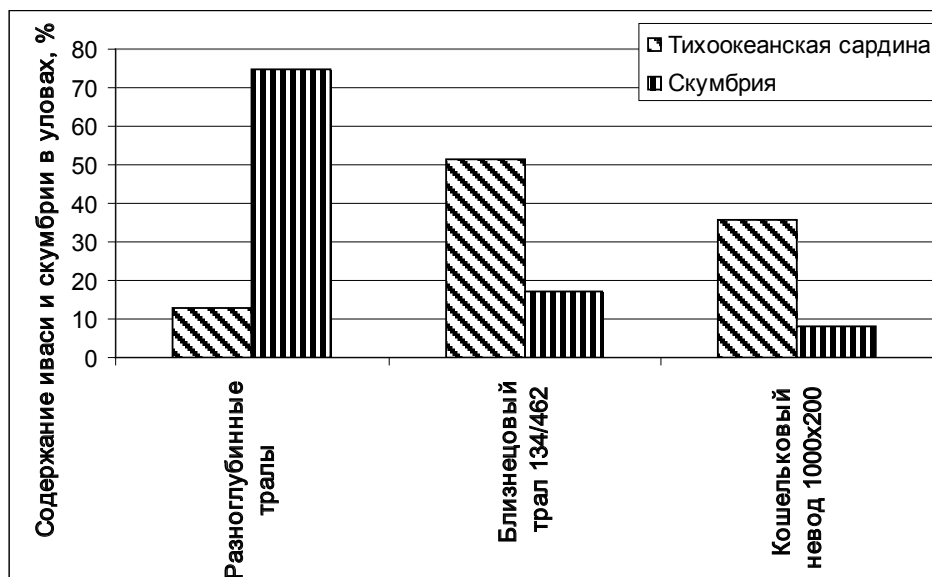


Рис. 6. Соотношение сардины и скумбрии в уловах
Fig. 6. Ratio of sardine and mackerel in catches

Таблица 6

Среднесуточный вылов скумбрии и сардины разноглубинными тралами, близнецовым тралом и кошельковым неводом, т

Table 6

Mean daily catches of chub mackerel and japanese sardine by midwater trawl, twin trawl and purse seine, t

Орудия лова	Скумбрия	Сардина
Разноглубинные тралы	55,4	19,7
Близнецовый трал 134/462 м	18,4	94,7
Кошельковый невод 1000 x 200 м	10,0	65,4

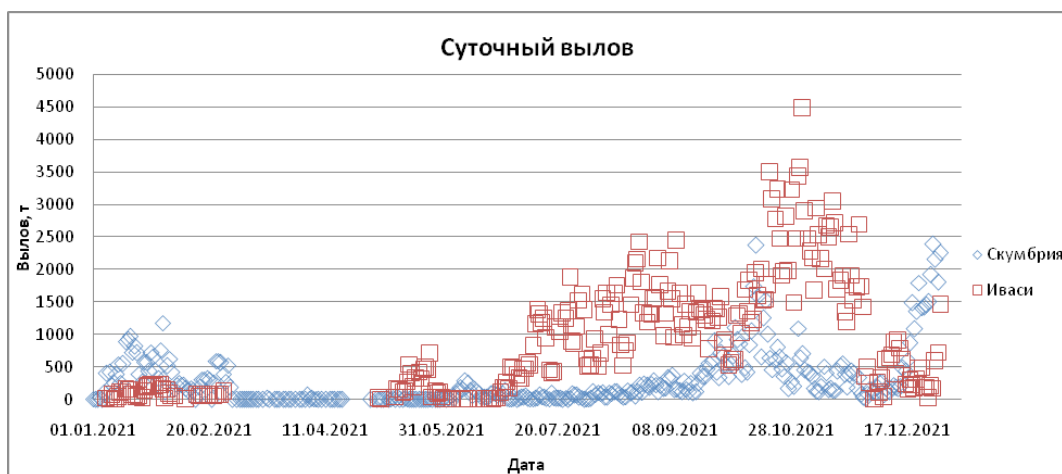


Рис. 7. Динамика суточного вылова скумбрии и сардины в 2021 г.

Fig. 7. Dynamics of daily catch for chub mackerel and japanese sardine in 2021

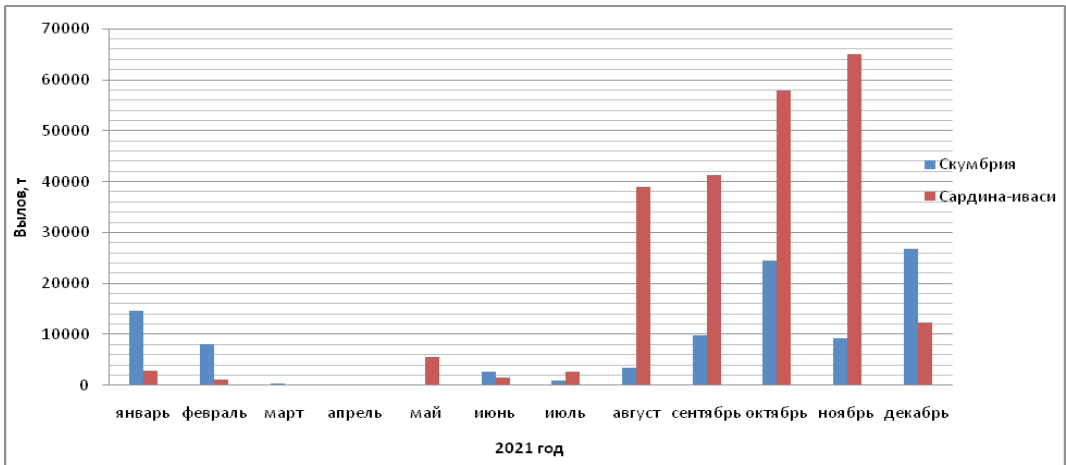


Рис. 8. Динамика вылова скумбрии и сардины по месяцам в 2021 г.
 Fig. 8. Dynamics of month catches for chub mackerel and japanese sardine in 2021

в 5,6 раза выше вылова кошельковыми неводами. При добыче сардины наибольший среднесуточный вылов наблюдается у близнецовых тралов: в 4,8 раза выше вылова разноглубинными тралами и в 1,4 раза выше вылова кошельковыми неводами. При этом стоит отметить, что при добыче сардины среднесуточный вылов кошельковыми неводами в 3,3 раза выше вылова разноглубинными тралами.

Экономическую эффективность работы различных типов судов оценивали по показателю рентабельности, которая определяется как отношение прибыли к затратам на промысел [Жук, 2000].

Из данных табл. 7 и 8 видно, что более высокая рентабельность у судов различных типов наблюдается при добыче сардины. Так, по судам типа СРТМ (средний рыболовный траулер морозильный) и СТР (сейнер-траулер рефрижераторный) рентабельность при добыче сардины соответственно в 15 и 43 раза выше, чем при добыче скумбрии. У судов типов МРКТ (морозильный рыболовный консервный траулер), БАТМ (большой автономный морозильный траулер) и БМРТ (большой морозильный рыболовный траулер) рентабельность при добыче сардины, соответственно, в 3,8, 3,0 и 12 раз выше, чем при добыче скумбрии. Объяснить это можно более высокими суточными уловами сардины, которые превышают аналогичный показатель для скумбрии у судов типа СРТМ и СТР соответственно в 11,4 и 15,9 раза. У судов типов МРКТ, БАТМ и БМРТ суточные уловы сардины соответственно в 3,6, 2,7 и 7,2 выше, чем скумбрии. За счет этого при добыче сардины суда получают более высокую прибыль при одинаковых энергетических затратах.

Таблица 7
 Сравнительная экономическая эффективность работы различных типов судов при добыче сардины

Table 7
 Comparative economic efficiency for certain types of fishing vessels at sardine fishery

Тип судна	Мощность ГД, л.с.	Улов на судо-сутки лова, т	Чистая прибыль, тыс. руб.	Рентабельность	Сравнительная эффективность, %
МРКТ	8033	264,4	11253	53,04	100
БАТМ	7002	79,4	3283	17,68	33,3
БМРТ	4880	44,2	1793	12,59	23,7
СТР	1292	22,3	928	19,87	37,5
СРТМ	3850	64,0	2698	33,04	62,3

Таблица 8
Сравнительная экономическая эффективность работы различных типов судов при добыче скумбрии

Table 8
Comparative economic efficiency for certain types of fishing vessels at mackerel fishery

Тип судна	Мощность ГД, л.с.	Улов на судо-сутки лова, т	Чистая прибыль, тыс. руб.	Рентабельность	Сравнительная эффективность, %
МРКТ	8033	72,3	2956	14,02	100
БАТМ	7002	29,0	1104	5,96	42,5
БМРТ	4880	6,1	150	1,05	7,5
СТР	1292	1,4	21	0,46	3,3
СРТМ	3850	5,6	179	2,20	15,7

Повреждаемость сырца

Были проанализированы две схемы выливки улова из мешка трала в трюм судна: выливка с помощью рыбонасоса и выливка после выборки мешка трала по слипу, результаты отображены в табл. 9.

Таблица 9
Повреждаемость сырца при выливке улова из мешка трала рыбонасосом и выборке мешка трала по слипу, %

Table 9
Damage of raw materials when pouring the catch from the trawl bag by fish pump and hauling the trawl bag along the slip, %

Схема выливки улова	Общая	Сардина
Рыбонасосом из мешка в трюм	5,61–9,84	6,9–12,0
Выборка мешка по слипу	35,13–78,97	42,86–96,34

Данные, приведенные в табл. 9, показывают, что повреждаемость сырца как общая, так и по сардине при выборке мешка трала по слипу в 6–8 раз выше, чем при выливке улова рыбонасосом. При этом повреждаемость сардины в обоих случаях выше, чем общая повреждаемость улова. Так, при применении рыбонасоса повреждаемость сардины доходит до 12 %, а при выборке мешка по слипу — до 96 %. Учитывая тот факт, что большинство судов-тральщиков в настоящее время не оборудовано рыбонасосными установками, технология добычи сардины тралами не является ресурсосберегающей. Поэтому на основе проведенного анализа можно рекомендовать для добычи сардины более широкое применение кошельковых неводов, где выливка улова из сливной части невода производится либо каплером, либо рыбонасосом.

В то же время на добыче скумбрии тралами повреждаемость сырца при выливке улова рыбонасосом невелика и составляет от 1,3 до 2,2 %, а при выборке мешка трала по слипу увеличивается до 7,7–17,0 %, что в среднем в 5,5 раза ниже, чем повреждаемость сардины. Однако весьма ощутимый процент повреждаемости скумбрии-сырца при выборке мешка трала по слипу дает нам основание рекомендовать более широкое внедрение рыбонасосных установок на судах как тралового, так и кошелькового лова для ресурсосберегающего использования этих орудий лова на промысле дальневосточной сардины и японской скумбрии в СЗТО.

Заключение

Промежутки времени между вспышками численности дальневосточной сардины и японской скумбрии достигают 20–30 лет. За такой длительный срок промышленное рыболовство претерпело существенные изменения: разработаны новые конструкции орудий лова, вызванные появлением новых сетеснастных материалов; улучшились гидроакустические приборы, дающие большие возможности по классификации объ-

ектов лова, в том числе из-за развития алгоритмов распознавания акустических сигналов от целей; изменились силовые характеристики и тоннаж судов, что привело к возможности увеличения скорости траления, важных для облова скоростных объектов, особенно скумбрии.

Современный промысел тихоокеанской сардины и скумбрии российскими судами в СЗТО осуществляется с 2014 г. по настоящее время. Разноглубинными и пелагическими тралами в текущем периоде добывается более 95 % сардины и более 99 % скумбрии. Использование близнецового трала оказалось экономически неоправданным, поэтому его перестали применять. Эффективность лова скумбрии разноглубинными тралами в 3 раза выше этого показателя для близнецовых тралов и в 5,6 раза выше, чем у кошельковых неводов. При этом отметим, что при добыче сардины эффективность кошельковых неводов в 3,3 раза выше эффективности разноглубинных тралов.

В результате анализа двух схем — выливки улова из мешка трала в трюм судна с помощью рыбонасоса и выборки мешка трала по слипу — выявлено, что повреждаемость сырца как общая, так и по сардине при выборке мешка трала по слипу в 6–8 раз выше, чем при выливке улова рыбонасосом. Учитывая тот факт, что большинство судов-тральщиков в настоящее время не оборудовано рыбонасосными установками, технология добычи сардины тралами не является ресурсосберегающей. Поэтому на основе проведенного анализа можно рекомендовать для добычи сардины более широкое применение кошельковых неводов, где выливка улова из сливной части невода производится либо каплером, либо рыбонасосом. Полагаем, что технология добычи сардины кошельковыми неводами является более ресурсосберегающей, чем технология добычи этого вида рыб тралами. Довольно большая доля повреждаемости сырца при выборке мешка трала по слипу дает нам основание рекомендовать более широкое внедрение рыбонасосных установок на судах как тралового, так и кошелькового лова для ресурсосберегающего использования этих орудий лова на промысле сардины и скумбрии в СЗТО. Данные о повреждаемости сырца при добыче скумбрии и сардины послужат обоснованием для более широкого использования рыбонасосов при выливке улова из мешка трала в трюм судна.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарны к.б.н. Д.В. Антоненко за данные о состоянии сырьевой базы исследуемых объектов, а также за существенные поправки, которые были учтены при подготовке настоящей рукописи к печати.

The authors are grateful to Ph.D. D.V. Antonenko for collecting the data on state of the stocks for chub mackerel and japanese sardine, as well as for his valuable amendments taken into account when preparing this manuscript for publication.

Финансирование работы (FUNDING)

Результаты настоящего исследования были получены в рамках выполнения государственной работы «Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях (раздел 2 государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00005-19-00)», подтема 2.4.7.14 «Мониторинг результативности работы флота тралами и кошельковыми неводами на промысле сардины иваси и скумбрии в СЗТО».

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Results of this study were obtained within the framework of the state work «Implementation of state monitoring of aquatic biological resources in inland waters, in the territorial sea of the Russian Federation, on the continental shelf of the Russian Federation and in the Exclusive Economic Zone of the Russian Federation, in the Azov and Caspian Seas (Section 2

of the state assignment of VNIRO No. 076-00005-19-00)», sub-topic 2.4.7.14 «Monitoring the performance of the fleet with trawls and purse seines in the sardine and mackerel fishery in the North-West Pacific».

The study had no sponsorship.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

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

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All acceptable national, institutional and international ethical principles are observed.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

О.Н. Кручинин — анализ работы флота на промысле сардины иваси и скумбрии в период с 1976 по 1992 г., выводы и рекомендации по результатам настоящего исследования; М.А. Мизюркин — анализ материалов по добыче скумбрии и сардины иваси тралами в период с 1976 по 1992 г.; Е.А. Захаров — анализ повреждаемости сырца при промысле сардины иваси и скумбрии тралами; В.М. Волотов — анализ информации из отраслевой системы мониторинга «Рыболовство» о промысле сардины иваси и скумбрии в период с 2014 г. по настоящее время; Д.Л. Шабельский — анализ промысла в Япономорском промысловом районе в период с 1976 по 1992 г.; Н.Л. Ваккер — сбор информации о параметрах промысла в СЗТО в экспедиционных условиях.

O.N. Kruchinin — analysis of the fleet operations at the sardine and mackerel fishery in 1976–1992, formulating the conclusions and recommendations; M.A. Mizyurkin — analysis of the mackerel and sardine trawl fishery in 1976–1992; E.A. Zakharov — analysis of the raw materials damage during trawl operations for the sardine and mackerel fishery; V.M. Volotov — analysis of fishery statistics for sardine and mackerel from the monitoring system «Fishery» in the period since 2014; D.L. Shabelsky — analysis of fishery in the Japan Sea in 1976–1992; N.L. Wakker — aboard collecting the data on indices of fishery in the North-West Pacific.

Список литературы

Беляев В.А., Кеня В.С. Состояние запасов и условия дальневосточной сардины в северо-западной части Тихого океана // Биологические ресурсы открытого океана. — М. : Наука, 1987. — С. 225–237.

Булатов О.А., Котенев Б.Н., Кровнин А.С. О перспективах новой «сардиновой эпохи» в северо-западной части Тихого океана // Вопр. рыб-ва. — 2016. — Т. 17, № 4. — С. 385–405.

Дударев В.А. Экология и перспективы промысла сардины (иваси) Японского моря // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. — М. : Наука, 1990. — С. 127–138.

Жук А.П. Технично-экономическое обоснование малого рыболовного добывающего судна МРДС «Ударник» проект 21070 на прибрежных биоресурсах полуострова Камчатка. — Владивосток : Приморское ЦКБ, 2000. — 38 с.

Мизюркин М.А., Мизюркина А.В., Татарников В.А., Пак А. Разновидовой промысел : моногр. — Владивосток : ТИПРО-центр, 2004. — 139 с.

Супоницкий В.А., Евдокимов И.А., Фесик А.П. и др. Кошельковый промысел сардины (сельди-иваси). Промысловый обзор за 1976–1980 гг. — Владивосток : ЦПКТБ ВРПО «Даль-рыба», 1981. — 220 с.

References

Belyayev, V.A. and Kenya, V.S., Stock status and conditions of Far East sardines in the Pacific Northwest, in *Biologicheskkiye resursy otkrytogo okeana* (Biological resources of the open ocean), Moscow: Nauka, 1987, pp. 225–237.

Bulatov, O.A., Kotenev, B.N., and Krovnin, A.S., On the prospects for a new “Sardine era” in the northwestern Pacific, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 4, pp. 385–405.

Dudarev, V.A., Ecology and prospects of sardine (Iwashi) fishing in the Sea of Japan, in *Biologicheskiye resursy shel'fovyykh i okrainnykh morei* (Biological Resources of Shelf and Marginal Seas), Moscow: Nauka, 1990, pp. 127–138.

Zhuk, A.P., *Tekhniko-ekonomicheskoye obosnovaniye malogo rybolovnogo dobyvayushchego sudna MRDS «Udarnik» proyekt 21070 na pribrezhnykh bioresursakh poluostrova Kamchatka* (Feasibility study of a small fishing vessel MRDS “Udarnik” project 21070 on the coastal bioresources of the Kamchatka Peninsula), Vladivostok: Federal State Unitary Enterprise Primorskoe TsKB, 2000.

Mizyurkin, M.A., Mizyurkina, A.V., Tatarnikov, V.A., and Pak, A., *Multi-species fishery* (Mnogovidovoy promysel), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2004.

Suponitskiy, V.A., Yevdokimov, I.A., Fesik, A.P., Ilyukhin, V.G., Sorokina, V.V., Koshel'eva, Ye.V., and Maletina I.V., *Koshel'kovyy promysel sardiny (sel'di-ivasi). Promyslovyy obzor za 1976–1980 gg.* (Purse fishing for sardines (herring-iwasi). Field review for 1976–1980), Vladivostok: TSPKTB VRPO «Dal'ryba». 1981.

Obzor promyslovoy sredy v Tikhoookeanskom basseyne (Overview of the fishing environment in the Pacific), Vladivostok: TURNIF, 1982–1992.

Поступила в редакцию 4.04.2022 г.

После доработки 13.04.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 4.04.2022; approved after reviewing 13.04.2022;

accepted for publication 20.05.2022

**МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ
METHODS OF INVESTIGATIONS**

Научная статья

УДК 597.552.511:57.087.3

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-429-449

EDN: CNQHAF

**БЕСПИЛОТНЫЙ ФОТОГРАММЕТРИЧЕСКИЙ УЧЕТ
ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ ПОСРЕДСТВОМ БПЛА
ПОТРЕБИТЕЛЬСКОГО КЛАССА**

В.В. Свиридов, Д.В. Коцюк, Е.В. Подорожнюк*
Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. Разработана методика беспилотного фотограмметрического учета тихоокеанских лососей посредством беспилотных летательных аппаратов (БПЛА) потребительского класса. Она основана на оценке численности производителей и нерестовых бугров посредством фотограмметрической обработки аэрофотоснимков, снятых БПЛА на контрольных участках, и анализе в геоинформационных системах (ГИС) фотограмметрических продуктов — ортофотопланов и цифровых моделей рельефа (ЦМР). Оценки относительной численности на контрольных участках предлагается экстраполировать на пригодную для нереста площадь водотоков соответствующего бассейна для расчета общей численности. Впервые установлено, что ЦМР дна водотоков дают возможность визуализировать и подсчитывать бугры. Приведено подробное описание элементов методики: планирования работ, выполнения съемки, обработки материалов, оценки численности, анализа, визуализации и веб-публикации. Приведены рекомендации по выбору БПЛА и вспомогательного оборудования, а также полетного, фотограмметрического и геоинформационного программного обеспечения (ПО). Предлагаемый подход будет способствовать объективизации учета лососей, постепенному переходу с субъективных аэровизуальных методов оценки численности на доказательную и проверяемую цифровую основу.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, нерестилища, нерестовые бугры, БПЛА, фотограмметрия, ортофотоплан, ГИС

Для цитирования: Свиридов В.В., Коцюк Д.В., Подорожнюк Е.В. Беспилотный фотограмметрический учет тихоокеанских лососей посредством БПЛА потребительского класса // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 429–449. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-429-449. EDN: CNQHAF.

* Свиридов Владимир Владимирович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, vladimir.sviridov.1974@yandex.ru, ORCID 0000-0002-6060-1532; Коцюк Денис Владимирович, кандидат биологических наук, руководитель филиала, dk-fish@mail.ru; Подорожнюк Елена Владимировна, заведующая лабораторией, Podorozhnyuk-tinro@yandex.ru.

Photogrammetric counts of pacific salmon by means of unmanned aerial vehicles of consumer grade

Vladimir V. Sviridov*, Denis V. Kotsyuk**, Elena V. Podorozhnyuk***

*, **, *** Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),
13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

* Ph.D., leading researcher, vladimir.sviridov.1974@yandex.ru

** Ph.D., director, dk-fish@mail.ru

*** head of laboratory, Podorozhnyuk-tinro@yandex.ru

Abstract. Methodology for photogrammetric counting of pacific salmon by means of unmanned aerial vehicles (UAVs) of consumer grade is developed. The spawners and spawning redds are counted using photogrammetric processing of aerial images taken by UAVs at monitoring sites. The photogrammetric products (orthomosaics and digital elevation models — DEMs) are analyzed in geographic information systems (GIS). The estimations of relative abundance for the monitoring sites are extrapolated to entire area of potential spawning grounds. There is shown for the first time that DEMs of water channels allow to visualize and count the redds. Detailed description of methodology is presented, including the survey planning and implementation, data processing, fish abundance estimation, data analysis and visualization, and web-publication. Recommendations for choosing UAV, its accessories and software for flight, photogrammetry and GIS are provided. This approach will facilitate objectivity of salmon counts and provide gradual transition from subjective aerovisual methods towards proven and verified digital basis of fish abundance assessment.

Keywords: pacific salmon, spawning grounds, salmon redd, UAV, photogrammetry, orthomosaic, GIS

For citation: Sviridov V.V., Kotsyuk D.V., Podorozhnyuk E.V. Photogrammetric counts of pacific salmon by means of unmanned aerial vehicles of consumer grade, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 429–449. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-429-449. EDN: CNQHAF.

Введение

Аэровизуальные наблюдения с пилотируемых летательных аппаратов (ПЛА) многие десятилетия применяются для учета производителей тихоокеанских лососей и других водных биоресурсов [Крогиус, 1955; Остроумов, 1970; Евзеров, 1983; Hill, 1997; Фадеев и др., 2019; Шевляков и др., 2019; Шевляков, Шубкин, 2020]. Их использование помогает оценить состояние запасов лососей, повысить качество перспективных прогнозов, обоснованность и оперативность принимаемых при регулировании путины управленческих решений.

Прогресс в сфере беспилотных летательных аппаратов (БПЛА, беспилотники, дроны) и фотограмметрического программного обеспечения (ПО) в последнее десятилетие сделал возможным экономичные беспилотные обследования нерестилищ лососевых рыб посредством БПЛА потребительского класса [Kudo et al., 2012; Groves et al., 2016; Запорожец, Запорожец, 2017; Фадеев и др., 2019; Harris et al., 2019; Roncoroni, Lane, 2019; Запорожец и др., 2020; Harrison et al., 2020; Ponsioen et al., 2021]. За редкими исключениями беспилотный учет лососей проводится беспилотниками потребительского класса, тогда как БПЛА промышленного сегмента для таких целей практически не применяются ввиду сложностей с эксплуатацией и организацией работ, а также дороговизны оборудования. По конструкции БПЛА, используемые для учета лососей, в подавляющем большинстве относятся к вертолетному типу (квадрокоптерам). Такие аппараты дешевле и проще в эксплуатации, чем беспилотники самолетного типа.

Уровень технического исполнения в публикациях по беспилотному обследованию нерестилищ лососевых рыб варьирует от начального, основанного на беспилотной съемке в режиме ручного управления оператором, не предусматривающего фотограмметрической обработки отснятых материалов [Kudo et al., 2012; Groves et al., 2016; Фадеев

и др., 2019; Запорожец и др., 2020; Ponsioen et al., 2021], до высокотехнологичного, базирующегося на автоматических (выполняемых в режиме автопилота) полетных миссиях (далее по тексту — миссии), фотограмметрических и геоинформационных технологиях [Harris et al., 2019; McKenna et al., 2019; Roncoroni, Lane, 2019; Свиридов, Золотухин, 2020; Harrison et al., 2020]. Высокотехнологичная обработка материалов беспилотной съемки предусматривает создание на их основе фотограмметрических продуктов — ортофотопланов и цифровых моделей рельефа (ЦМР), служащих основой для подсчета объектов в ГИС. Такой вариант оценки численности далее по тексту именуется беспилотным фотограмметрическим учетом, так как именно беспилотные и фотограмметрические технологии являются его основой.

Фотограмметрия — научно-техническая дисциплина, занимающаяся определением формы, размеров, положения и иных характеристик произвольных объектов по их фотоизображениям, полученным при съемке*. Изначально методы фотограмметрии были разработаны для решения задач геодезии, в последние годы исследователи стали адаптировать их для беспилотного учета водных биоресурсов [Joyce et al., 2018; Raoult et al., 2020; Дуленин и др., 2021; Методические рекомендации..., 2021].

Ортофотоплан — высокодетальное цифровое изображение местности, созданное посредством фотограмметрических методов по перекрывающимся фотоснимкам, полученным в ходе беспилотной или пилотируемой съемки*. В отличие от космоснимков, ортофотопланы намного точнее позиционированы на местности и характеризуются сверхвысоким пространственным разрешением (вплоть до 1 мм/пикс), тогда как разрешение современных космоснимков не превышает 30 см/пикс. Благодаря высокому пространственному разрешению и точной географической привязке ортофотопланы можно анализировать в геоинформационном ПО для подсчета производителей, сенок и нерестовых бугров (далее по тексту — бугры) лососевых рыб, а также для измерения длин и площадей.

ЦМР создаются аналогичным образом и также анализируются средствами ГИС. Они представляют собой матрицу высот отснятой территории, при этом каждому пикселю соответствует определенное значение высоты поверхности рельефа над уровнем моря.

В ряде публикаций [Joyce et al., 2018; Varnas et al., 2020] показана важность детального документирования беспилотных методов для их успешного внедрения в практику учета биологических ресурсов. В настоящее время в открытой печати отсутствуют публикации, развернуто описывающие методику беспилотного фотограмметрического учета лососей. Методические рекомендации если и приводятся, то являются фрагментарными, бессистемными, а потому трудновоспроизводимыми. По другим видам водных биоресурсов методики беспилотного фотограмметрического учета хоть и опубликованы, но по большей части неполны или не могут быть применены к учету производителей лососей без существенной доработки [Duffy et al., 2018, 2020; Joyce et al., 2018; Raoult et al., 2020; Дуленин и др., 2021; Методические рекомендации..., 2021]. По этим причинам, несмотря на широкие технические возможности технологий беспилотной съемки, их внедрение для учета гидробионтов в российском рыбохозяйственном НИИ идет медленно.

Потребность в эффективной, экономичной, несложной, детально задокументированной методике беспилотного фотограмметрического учета лососей явилась основанием для настоящей работы. Выработанная методика представляет технологию фотограмметрического учета лососей посредством БПЛА потребительского класса, воспроизводимую полевыми сотрудниками рыбохозяйственного НИИ, не требующую привлечения дорогостоящих дронов промышленного сегмента и профессиональных операторов.

* Руководство пользователя Agisoft Metashape: Professional Edition, версия 1.7. СПб.: ООО Agisoft, 2021. 211 с.

Материалы и методы

Основой для отработки методики послужили материалы, собранные сотрудниками ХабаровскНИРО в 2020 и 2021 гг. в ходе беспилотной фото- и видеосъемки контрольных участков водотоков Хабаровского края в период нереста кеты и горбуши (рис. 1). В ряде случаев беспилотная съемка была синхронизирована с традиционными ежегодными маршрутными обследованиями нерестилищ с берега и плавсредств.

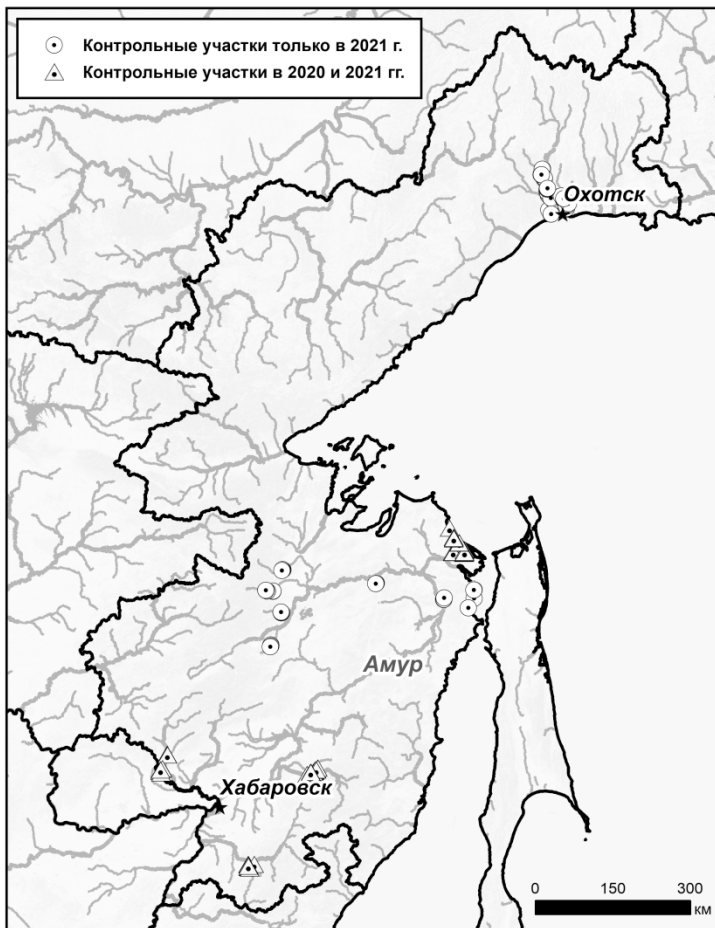


Рис. 1. Расположение контрольных участков, обследованных с помощью БПЛА в 2020–2021 гг.

Fig. 1. Location of the monitoring sites surveyed by UAVs in 2020–2021

Для разработки методики учета был протестирован и применен на практике широкий спектр беспилотного оборудования, вспомогательных технических средств, а также мобильного, настольного и серверного ПО. При оценке характеристик ПО проводили консультации с потенциальными пользователями разрабатываемой методики на предмет простоты эксплуатации и удобства интерфейса. Оценивали скорость, качество сбора и обработки материалов съемки в программном обеспечении, стоимость и стабильность работы ПО, требования к вычислительной технике, соответствие программного обеспечения политике импортозамещения в сфере государственных закупок.

В отличие от аэровизуального учета с ПЛА, беспилотники потребительского класса ввиду технических ограничений не способны обеспечить тотальный учет нерестовых водотоков. Поэтому беспилотный учет вели выборочно, на контрольных участках, являющихся типичными, отражающими величину подходов в соответствующий

бассейн [Инструкция..., 1987*; Dunham et al., 2001; Isaak, Thurow, 2006; Johnson et al., 2007; Золотухин, 2019]. Для расчета общей численности значения плотности производителей и бугров на контрольных участках, полученные посредством беспилотного фотограмметрического учета, экстраполировали на пригодную для нереста площадь водотоков соответствующего бассейна.

Для заблаговременного выбора контрольных участков использовали литературные данные [Золотухин, 2019] и материалы ранее проведенных исследований. Отбирали участки с приемлемыми условиями съемки: хорошей транспортной доступностью, достаточной прозрачностью, небольшой глубиной, малой облесенностью и турбулентностью течения, межгодовой стабильностью береговой линии и т.д.

Всего был обследован 91 контрольный участок, выполнено 130 миссий, снято 170,2 км водотоков, сделано 69,2 тыс. снимков. Ряд участков был обследован в нескольких повторностях за сезон для анализа временной динамики заполнения нерестилищ, имеющей большое значение для оценок относительной численности. По результатам каждой миссии подготовлены ортофотопланы с общей площадью отснятой акватории, равной 3,764 млн м², при разрешении 1–2 см/пикс.

Так как целью работы была выработка максимально упрощенной и доступной методики, при выборе БПЛА остановились на потребительских квадрокоптерах, которые согласно вышеприведенным публикациям хорошо зарекомендовали себя для беспилотного учета лососей: DJI Phantom 4 Pro V2.0, DJI Mavic 2 Pro и DJI Mini 2 [Фадеев и др., 2019; McKenna et al., 2019; Дуленин и др., 2021]. До отбытия в район работ проводили подготовку и тестирование беспилотного оборудования, обучение исполнителей. Тестирование беспилотного оборудования заключалось в проведении миссий, имитирующих запланированные, и оценке отснятых материалов.

Для качественной съемки в ходе автоматических миссий использовали специализированное ПО, управляющее БПЛА и фотографированием при минимальном участии оператора. Полетная программа устанавливалась на мобильное устройство, которое подключалось кабелем к пульту управления (ПУ) беспилотника. Выполнение автоматической миссии определялось параметрами полета и съемки, задаваемыми оператором: траекторией, высотой и скоростью полета, периодичностью фотографирования, перекрытием снимков, настройками камеры и т.д. До отбытия в район работ настраивали параметры предстоящих миссий для каждого контрольного участка и сохраняли на мобильном устройстве в виде файла настроек. Для автоматического выполнения съемки участка оператор, прибыв на место работ, загружал в полетное ПО файл настроек и запускал выполнение миссии. В экспедиционных условиях было протестировано лидирующее полетное ПО для автоматических миссий: Map Pilot Pro, Pix4Dcapture, Drone Harmony, DroneDeploy, DroneLink, Litchi, DJI GS Pro и DJI Pilot. Для ручных миссий использовали функционал штатного ПО для аппаратов производства DJI: DJI GO 4 и DJI Fly.

Для перемещения между контрольными участками использовали наземный и водный транспорт. По прибытии на участок проводили развертывание БПЛА, его диагностику и запуск, выполняли съемку, скачивали отснятые материалы, при необходимости оперативно проверяли их качество, после чего передислоцировались на следующий участок.

Мобильную ГИС использовали для записи GPS-треков экспедиционной группы, создания векторных объектов с атрибутивными и фотографическими описаниями контрольных участков, а также для оперативной корректировки полетных заданий. Применяли мобильную ГИС NextGIS Mobile для Android-устройств, хорошо зарекомендовавшую себя для учета лососей [Свиридов, Золотухин, 2020].

* Инструкция о порядке проведения обязательных наблюдений за дальневосточными лососевыми на КНС и КНП бассейновых управлений рыбоохраны и стационарах ТИНРО. Владивосток: ТИНРО, 1987. 23 с.

Материалы съемки посредством фотограмметрического ПО преобразовывали в ортофотопланы и ЦМР. Фотограмметрическая обработка снимков базируется на автоматической обработке фотоматериалов, отснятых на нужной высоте и с заданным взаимным пересечением. ПО находит общие точки на перекрывающихся снимках, посредством триангуляции строит трехмерную модель поверхности и далее сшивает все снимки в единое геореферированное изображение. Для отбора ПО, наиболее подходящего для фотограмметрической обработки, провели тестирование лидирующего в этой сфере ПО: Agisoft Metashape Professional, Pix4Dmapper, Bentley ContextCapture, Trimble Inpho, RealityCapture, 3DF Zephyr и WebODM.

В качестве настольной ГИС использовали NextGIS QGIS для Windows, а для создания Веб-ГИС применяли серверную ГИС NextGIS Web. Выбор в пользу данного программного обеспечения связан с тем, что ранее проведенные работы показали эффективность настольного, серверного и мобильного геоинформационного ПО от ООО «НекстГИС» для учета лососей [Свиридов, Золотухин, 2020]. В настольной ГИС проводили векторизацию фотограмметрических продуктов для получения оценок относительной численности на контрольных участках. Эти оценки на участках использовали для расчета общей численности для соответствующего бассейна.

Учетные сведения, карты относительной численности и фотограмметрические продукты систематизировались в настольной ГИС и при наличии интернет-покрытия публиковались в виде Веб-ГИС на базе серверной ГИС NextGIS Web. Для оперативного регулирования промысла и информационного обеспечения прогнозирования участникам рыбохозяйственного регулирования посредством веб-браузера предоставлялся удаленный защищенный доступ к созданной Веб-ГИС. Учитывая объективные требования к оперативности учета, стремились провести весь цикл работ максимально быстро, по возможности в экспедиционных условиях.

Результаты и их обсуждение

Большой объем выполненных экспедиционных и камеральных работ, а также сравнительная оценка результатов, полученных посредством различных подходов, разнообразного программного обеспечения и оборудования, позволили выработать оптимальную, на наш взгляд, методику беспилотного фотограмметрического учета лососей посредством БПЛА потребительского класса. Для наглядного представления данной методики ниже приведена диаграмма связей, описывающая последовательность ее этапов и составляющих элементов (рис. 2).

Предлагаемая технологическая цепочка представляет собой комплекс беспилотного оборудования, ПО, кадровых ресурсов, расчетных процедур и организационных мероприятий. Несмотря на многоступенчатость и высокую технологичность предлагаемого подхода, он технически доступен полевому работнику без специальных навыков.

Ввиду большого количества и разнообразия элементов методики невозможно рассмотреть их в данной публикации с полной детализацией. Поэтому далее рассмотрены основные составляющие методики. Обеспечение полной документированности предлагаемого подхода планируется авторами посредством издания в будущем специальных развернутых методических рекомендаций.

Подготовка в НИИ. Для обеспечения максимального качества снимков при съемке в сложных условиях работы предпочтительны беспилотники с камерами, обладающими наибольшим физическим размером матрицы и механическим затвором. Соответственно, Phantom 4 Pro V2.0, оснащенный механическим затвором, предпочтительнее Mavic 2 Pro. Последняя модель оборудована электронным затвором, поэтому дает качественные результаты лишь при хорошей освещенности нерестовых водотоков, что наблюдается нечасто. Что же касается DJI Mini 2, то из-за сниженных технических характеристик этот квадрокоптер следует использовать лишь для разведывательных полетов или при невозможности применения других моделей. DJI Mini 2 дает возможность предельно

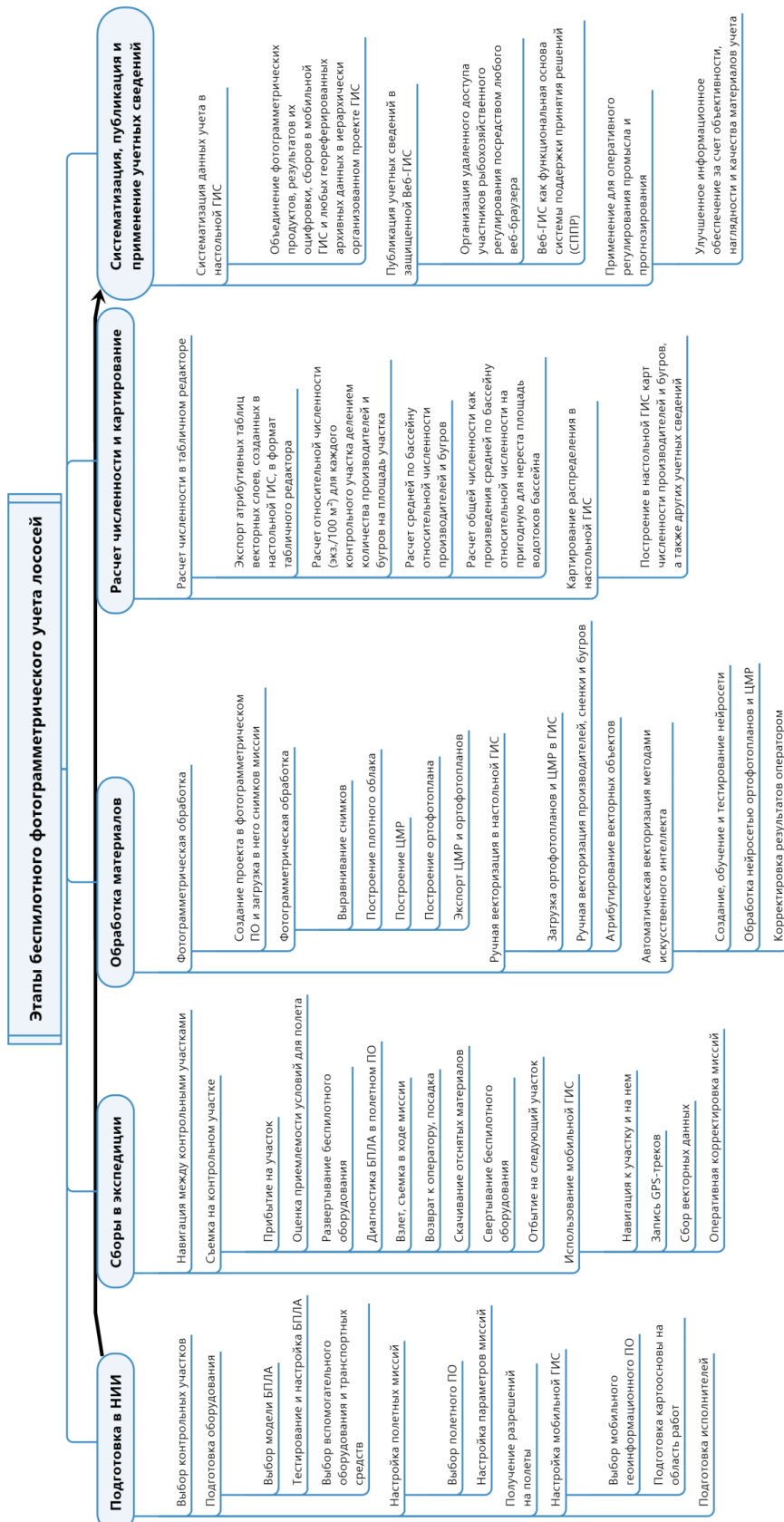


Рис. 2. Этапы беспилотного фотограмметрического учета тихоокеанских лососей
 Fig. 2. Stages of photogrammetric counting by UAV for pacific salmon

оперативного проведения коротких разведывательных полетов для рекогносцировки на местности. Это обеспечивается удобным форм-фактором и малыми размерами этого аппарата, позволяющими быстро запускать беспилотник в сложных условиях.

Желательно оснащать БПЛА радиомаяками, это снижает вероятность потери беспилотного оборудования, позволяет обнаруживать дрон на удалении до нескольких километров в случае аварийного падения не в воду. Рюкзаки для переноски, в отличие от кейсов из комплекта, удобны для транспортировки по пересеченной местности. Для комфортной работы оператора желательно использование полетного ПО на мобильных устройствах с ярким крупным экраном, защищенным солнцезащитным козырьком от бликов.

Оптimalен следующий комплект беспилотного оборудования экспедиционной группы:

1) квадрокоптеры — 3 шт. (Phantom 4 Pro V2.0 — 2 шт., DJI Mini 2 — 1 шт.); 2) радиомаяк — 1 шт. на каждый квадрокоптер; 3) запасные батареи — в зависимости от интенсивности съемки и возможности оперативной зарядки от 5 до 10 шт.; 4) зарядные устройства — 2 шт.; 5) бензиновый электрогенератор — 1 шт.; 6) пропеллеры запасные — 4 шт.; 7) карты памяти UHS Class 3 от 32 Гб, со скоростью записи от 90 Мбайт/с — 2 шт.; 8) рюкзак для переноски квадрокоптера — 2 шт.; 9) гермомешок для защиты квадрокоптера от влаги и пыли — 2 шт.; 10) солнцезащитный козырек для ПУ — 2 шт.; 11) iOS-устройства для полетного ПО на iOS (iPad mini 2019 и выше) — 2 шт.; 12) Android-устройства для мобильной ГИС и полетного ПО на Android — 2 шт.

Для ручных миссий хорошо подходит бесплатное ПО DJI GO 4 для iOS- и Android-устройств. Ручные миссии посредством Mini 2 приемлемо проводить бесплатным ПО DJI Fly для iOS- и Android-устройств, являющимся видоизмененным вариантом DJI GO 4.

Среди протестированного полетного ПО для выполнения автоматических миссий рекомендуется использовать платное ПО Map Pilot Pro для iOS-устройств. Map Pilot Pro для iOS-устройств выделяется среди прочих протестированных программ тем, что позволяет резервировать на мобильном устройстве космоснимки и ЦМР для последующих полевых работ вне зоны интернет-покрытия, проводить съемку с учетом изменчивости рельефа, а также характеризуется оптимальным соотношением стоимости подписки и функционала. Drone Harmony для Android-устройств обладает близким к Map Pilot Pro функционалом при более высокой стоимости подписки. Также на Android-устройствах хорошо зарекомендовали себя бесплатные программы DJI Pilot и Pix4Dcapture, обладающие, однако, меньшим набором функций.

Помимо полетного ПО, для повышения эффективности учета можно использовать вспомогательные программы и веб-сервисы. Например, применение веб-сервисов airdata.com или dronelogbook.com для анализа логов полетов позволяет улучшить качество и безопасность миссий, обеспечить доказательность их выполнения.

Сборы в экспедиции. Получение качественных снимков производителей и бугров намного сложнее, чем наземных объектов. Это связано с сильным поглощением света водой, маскирующей окраской рыб, наличием донной растительности, малой освещенностью учитываемых объектов, бликами, рябью, турбулентностью, мутностью, сомкнутостью леса, высококонтрастными тенями, присутствием хищных птиц и т.д. Эти обстоятельства осложняют получение качественных снимков и обеспечение сохранности беспилотника.

По прибытии на участок необходимо оценить условия съемки и при необходимости скорректировать настройки заранее подготовленной миссии (рис. 3, а). Для предотвращения загрязнения оптики БПЛА желательно запускать с руки и сажать в ладонь с тщательным обеспечением безопасности оператора (рис. 3, б). Выполняя миссию, важно внимательно отслеживать поступающие с беспилотника видеосигнал и телеметрию для обеспечения безопасности полета (рис. 3, в).

В средних широтах съемки желательно начинать не ранее одного часа после восхода и заканчивать не позднее одного часа до заката. Участки с пониженной освещен-



Рис. 3. Работа оператора БПЛА на контрольном участке: ситуационная корректировка настроек миссии в полетном ПО Map Pilot Pro (а), запуск беспилотника из позиции удержания одной рукой (б), отслеживание поступающего видеосигнала и телеметрии для обеспечения безопасности полета (в)

Fig. 3. UAV operator actions at the monitoring site: situational correction of the mission parameters in Map Pilot Pro application (а), launch of drone (б), monitoring of incoming video signal and telemetry to support the flight safety (в)

ностью водотока желательно обследовать ближе к полудню. Полет на высоте около 50 м от земли дает разрешение на местности, достаточное для учета лососей (около 1,5 см/пикс), и обеспечивает безопасное расстояние до деревьев. Разрешение снимка на местности при заданной высоте полета удобно рассчитывать в онлайн-калькуляторах. Например, согласно веб-ресурсам <https://leapingwing.co.uk/gsd-calculator> и <https://www.handelselaras.com/calculator> для Phantom 4 Pro V2.0 при высоте съемки 50 м разрешение снимков на местности будет 1,4 см/пикс. Следует избегать полетов над водотоками вблизи древесной растительности ввиду их аварийной опасности, так как съемка в надир ограничивает визуальный контроль за окружением, а датчики препятствий БПЛА недостаточно чувствительны для обнаружения тонких веток без листьев. При низкой береговой растительности на протяжении всего контрольного участка можно снизить высоту полета для получения фотограмметрических продуктов с более высоким разрешением на местности.

Для повышения темпов учета при съемке лучше использовать один пролет вдоль центральной линии водотока с продольным пересечением снимков не менее 85 %. Для учета снимки на берегах и компенсации геометрических искажений по краям фотограмметрических продуктов в кадр должно попадать не менее 5 м берега помимо акватории контрольного участка. С учетом этих требований при пролете над центральной линией водотока на высоте 50 м можно отснять водотоки шириной до 40–50 м.

Если в приоритете безопасность оборудования и устранение рисков падения в воду, а не производительность, то следует использовать пролет над обоими берегами: удаление от оператора вдоль одного берега водотока, возвращение вдоль другого. В таком случае продольное пересечение должно быть не менее 80, поперечное (между берегами) — не менее 40 %. Данные пересечения значительно ниже принятых в геодезии ввиду сниженных требований к пространственной точности фотограмметрических продуктов для учета лососей. Избыточная доля пересечения значительно удлинит съемку, т.е. снизит производительность учета, при этом не увеличит ощутимо его качество.

При съемке важно использовать компенсацию изменчивости рельефа (выдерживание заданной высоты полета относительно поверхности), она нужна для повышения качества съемки и безопасности полета. Автоматическая компенсация изменчивости рельефа возможна лишь в автоматических режимах. В ручном исполнении корректировка делается оператором по визуальным ориентирам и картооснове мобильной ГИС.

Для обеспечения достаточного качества снимков необходимо правильно настраивать параметры камеры: наименьшая светочувствительность (ISO 100) — для минимизации оптических шумов, максимально открытая диафрагма (f/2,8) — для наибольшей освещенности матрицы. Выдержка подбирается с учетом освещенности водных объектов при текущих погодных условиях, выставляется в полетном ПО на основе качества изображения, передаваемого с БПЛА. Использование значительно удлиненной выдержки может потребоваться при сложных условиях съемки: плотной низкой облачности, позднем или раннем времени суток, сильной облесенности узких водотоков, сильно отражающих свет объектах на берегах (например снег). Обоснованное удлинение выдержки неизбежно приведет к снижению скорости полета беспилотника и уменьшению суточной производительности съемки, но оно необходимо для соблюдения качества.

Скорость полета БПЛА подбирается так, чтобы смаз снимка был меньше или равен его разрешению на местности, иначе фотографии будут нечеткими. Максимальная допустимая скорость полета беспилотника рассчитывается как отношение разрешения снимка на местности к выдержке. Например, если разрешение на местности 1,4 см/пикс и выдержка 1/160, то максимальная скорость составит $1,4/(1/160)$, т.е. 2,24 м/с. Для качественной съемки нерестовых водотоков квадрокоптерами потребительского класса обычно подходит скорость 2–3 м/с. Съемка водных объектов на значительно большей скорости возможна лишь в солнечные дни или путем перехода на БПЛА промышленного класса, оснащенные высокочувствительными камерами. Однако, как уже упоминалось выше, в настоящее время для учета лососей БПЛА промышленного сегмента практически не применяются ввиду объективных сложностей.

Погодные условия через освещенность определяют как производительность съемки, так и ее возможность в принципе. Освещенность водотока является важнейшим фактором скорости съемки участков. Понижение освещенности из-за облачности замедляет съемку, а при осадках, тумане, паводке и сильном ветре съемка невозможна. Суточная производительность беспилотного учета складывается из скорости съемки участков и времени на перемещение между ними.

Благодаря тому что автоматические миссии полностью контролируются полетным ПО и не требуют участия оператора, их можно выполнять за пределами зоны действия пульта управления. Поэтому автоматические миссии производительнее ручных за счет большего радиуса работ (5 км от точки взлета вместо 1,0–1,5) и увеличенной скорости полета. При автоматических миссиях скорость съемки участков обычно 1–5 км протяженности водотока за час работ (в среднем — 3 км) в зависимости от условий съемки. При ручных миссиях производительность съемки участка обычно 1–3 км/ч (в среднем — 2 км), в зависимости от опыта оператора и условий съемки. Тем не менее ручные миссии являются качественной альтернативой автоматическим и, как показали

наши работы и исследования других авторов, могут использоваться для получения приемлемых фотограмметрических продуктов [Dickens et al., 2021].

Приблизительная оценка среднесуточной производительности беспилотного учета: 5 контрольных участков или 8 км водотоков, 3 ч — работа на участках, 6 ч — перемещение между ними. На практике объемы суточной производительности колеблются в очень широком диапазоне в зависимости от условий съемки и пространственной разнесенности участков — от 2 до 20 км водотоков.

Обработка материалов. Первый этап обработки материалов беспилотной съемки проводится в фотограмметрическом ПО. В ходе тестирования лидирующего программного обеспечения для фотограмметрической обработки остановили выбор на Agisoft Metashape Professional от российского разработчика ООО «Геоскан», наилучшим образом соответствующем выдвигаемым требованиям: оптимальное соотношение стоимости и функционала, соответствие государственной политике импортозамещения в сфере закупок ПО. Pix4Dmapper и Bentley ContextCapture от зарубежных разработчиков близки по функционалу и пригодности для учета лососей. Свободное фотограмметрическое ПО (например WebODM) на данный момент не обладает достаточной производительностью и качеством обработки. Для качественной и оперативной обработки материалов беспилотного учета рекомендуем использовать высокопроизводительные ноутбуки с характеристиками не ниже следующих: процессор — 6 ядер с частотой 2,6 ГГц, оперативная память — DDR4 24 Гб, дискретная видеокарта 8 Гб, внутренний SSD диск 500 Гб.

Ортофотопланы, создаваемые в ходе фотограмметрической обработки, при разрешении около 1,5 см/пикс и качественно выполненной съемке позволяют четко визуализировать, подсчитывать и измерять производителей, сненку и бугры (рис. 4). Визуальный анализ производителей и сненки, а также их промеры дают возможность дифференцировать кету и горбушу.

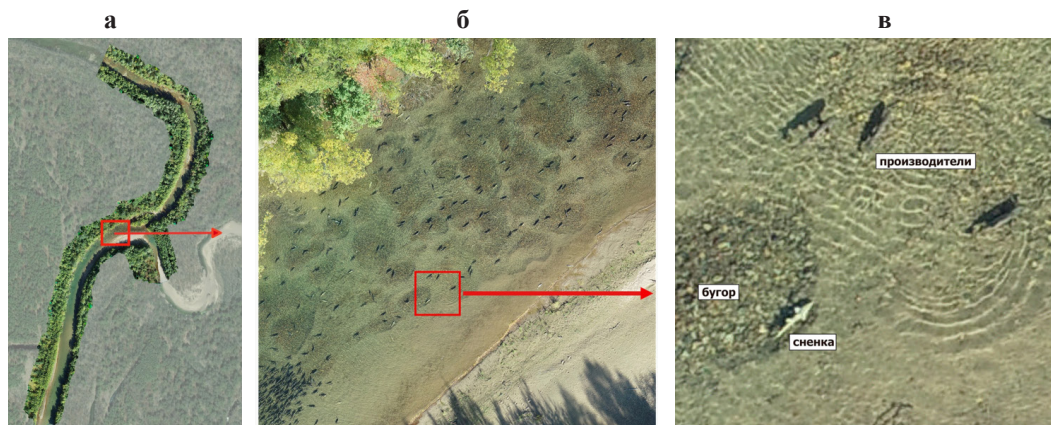


Рис. 4. Внешний вид производителей, сненки и бугров кеты (р. Кухтуй, сентябрь 2021 г.): ортофотоплан с подложенным космоснимком (а); увеличенный фрагмент ортофотоплана (б); дополнительно увеличенный фрагмент ортофотоплана (в)

Fig. 4. Chum salmon spawners, post-spawners and redds (Kukhtuy River, September 2021) on orthomosaic with underlying satellite image (а) and on magnified parts of the orthomosaic (б, в)

В ходе учетных работ нами было обнаружено, что помимо производителей, сненки и бугров на ортофотопланах хорошо визуализируются незаконный, несообщаемый и нерегулируемый промысел (ННН-промысел), хищники-потребители, особенности фоновых условий и другие важные элементы условий воспроизводства лососей (рис. 5).

ЦМР, второй фотограмметрический продукт, позволяют уточнить и дополнить сведения, получаемые при анализе ортофотопланов. Нами впервые установлено, что ЦМР водотоков позволяют эффективно визуализировать и проводить поштучный учет бугров лососей. Ранее европейскими исследователями была показана возможность

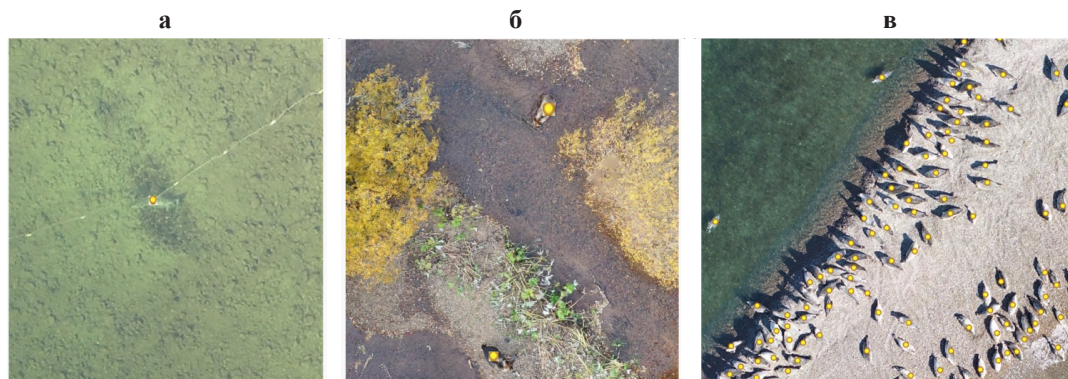


Рис. 5. Визуализация на ортофотопланах условий воспроизводства лососей: ННН-промысел кеты на нерестилищах р. Урми (а); бурые медведи на нерестилище кеты в р. Иска (б); скопления ларги в устье р. Охота в период нерестовой миграции лососей (в). Точками векторизованы отдельные особи

Fig. 5. Some special cases of salmon spawning on orthomosaics: poaching on chum salmon at the Upmi spawning grounds (а); brown bears at the Iska spawning grounds of chum salmon (б); spotted seal aggregation in the Okhota estuary during spawning migration of salmon (в). The salmon individuals are marked by vector points

выявления бугров кумжи по динамике ЦМР, однако это иной подход, основанный на сопоставлении нескольких цифровых моделей рельефа, полученных в динамике, в разные периоды нереста [Roncoroni, Lane, 2019]. Новизна наших результатов в том, что показана возможность четкой визуализации и подсчета бугров на ЦМР, полученной по материалам разовой беспилотной съемки. Бугры визуализируются на ЦМР как возвышенности характерной формы и размеров как при полноценной трехмерной визуализации, так при псевдотрехмерной (отрисовке с помощью отмывки рельефа) (рис. 6).

Возможность подсчета бугров на ортофотопланах ранее показана для ряда видов лососевых [McKenna et al., 2019; Ponsioen et al., 2021]. По нашим наблюдениям качество учета по ЦМР обычно значительно выше такового по ортофотопланам благодаря улучшенной визуализации (рис. 6). Для учета производителей и сненки подходят только ортофотопланы, на ЦМР они не различимы. Однако ЦМР и ортофотопланы дополняют друг друга и должны использоваться совместно при учете бугров. Например, бугры зачастую хорошо видны на ЦМР в условиях пониженной освещенности и теней, препятствующих качественной визуализации на ортофотопланах. С другой стороны, на участках с турбулентностью бугры хуже видны на ЦМР, но хорошо различимы на ортофотопланах. Учет бугров по ЦМР существенно легче для их скоплений, чем для одиночных. Визуализация бугров по ЦМР может быть затруднена в случае обильной водной растительности или большой изменчивости микрорельефа дна, характерной для узких, извилистых проток.

При достаточной обеспеченности электричеством для повышения оперативности возможна фоновая обработка снятых за день материалов в ночной период с помощью полностью автоматизированного, не требующего присутствия оператора режима работы Agisoft Metashape Professional. На высокопроизводительном ноутбуке возможно использование многопоточной обработки: запуск сразу нескольких копий ПО, одновременно проводящих фоновую обработку. Оперативная обработка в экспедиционных условиях может использоваться для ускоренного выявления некачественно отлетанных миссий с целью их повторного выполнения до отбытия с контрольного участка. На высокопроизводительном ноутбуке обработка 2 тыс. снимков линейных миссий, покрывающих 6 км протяженности водотока, занимает около 4 ч. Даже при очень высоком суточном объеме съемки (несколько тысяч снимков) его можно полно-

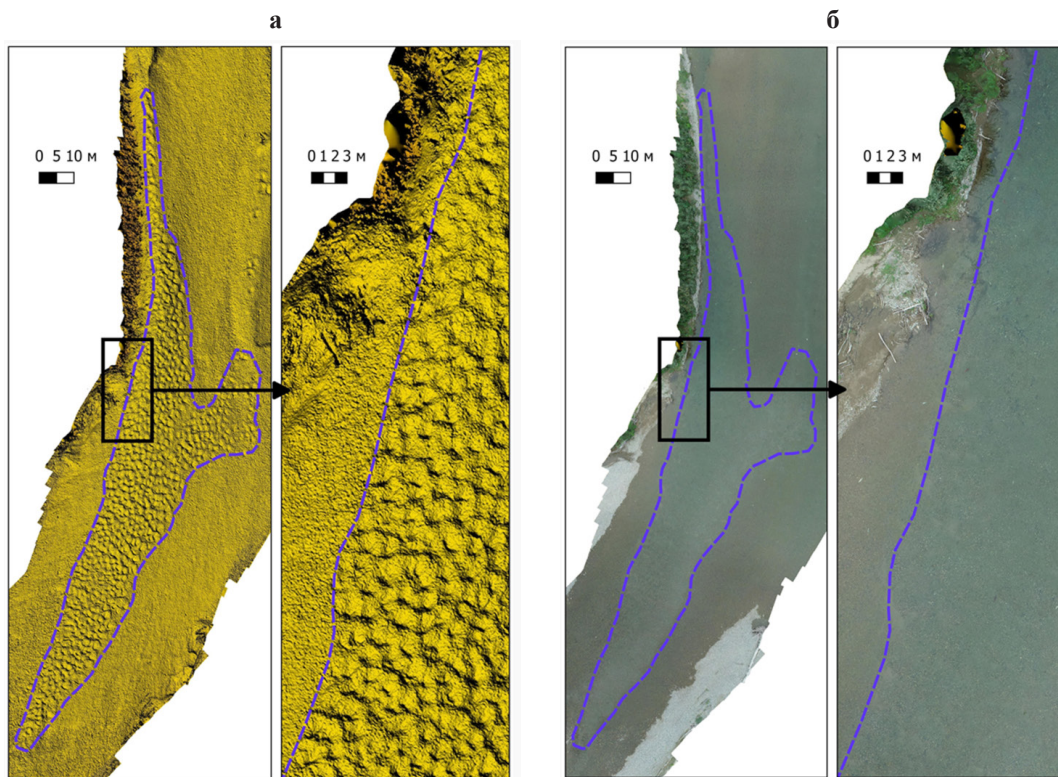


Рис. 6. Внешний вид бугров горбуши (р. Урак, сентябрь 2021 г.) на ЦМР, отображенной с помощью отмывки рельефа (а), на ортофотоплане (б). Синяя линия — граница скопления бугров

Fig. 6. Pink salmon redds (Urak River, September 2021) on DEM depicted with shaded relief (a) and on orthomosaic (б). Blue line bounds the area with high distribution density of the redds

стью обработать в фотограмметрическом ПО посредством многопоточной пакетной обработки за одну ночь, сразу после дня работ.

Второй этап обработки материалов беспилотной съемки проводится в настольном геоинформационном ПО. Ортофотопланы и ЦМР в виде растровых слоев загружают в проект настольной ГИС. Оператор начинает сеанс редактирования и выполняет ручную оцифровку (векторизацию) ортофотопланов и ЦМР. Данный режим оцифровки именуется ручным, так как оператор лично, не автоматически оцифровывает видимые на растрах объекты учета, щелкая на каждый из них инструментами редактирования настольной ГИС. Каждый вид объектов учета оцифровывается в собственном векторном слое с точечной геометрией. Производители и сценка векторизуются по ортофотопланам, а бугры — преимущественно по ЦМР со вспомогательным использованием ортофотопланов. При необходимости создаваемые векторные объекты дополняются атрибутивными характеристиками.

Темпы такой оцифровки невелики. При среднесуточной производительности аэро-съемки, равной 8 км водотоков, трудозатраты на ручную оцифровку по очень приближенным оценкам составят 4 человеко-часа (из расчета 0,5 человеко-часа на 1 км отснятого водотока). Значительно ускоренной, хотя и загроможденной альтернативой, может быть визуальная (на глаз) экспресс-оценка численности объектов на ортофотоплане и ЦМР, имитирующая аэровизуальный учет с ПЛА, но проводимая оператором не в полете, а в процессе оперативного просмотра в настольной ГИС. Такая экспресс-оценка в случае вынужденного использования в экспедиционных условиях должна корректироваться стандартной обработкой в НИИ.

Обработка методами искусственного интеллекта (ИИ) может стать ускоренной альтернативой ручной оцифровке в геоинформационном ПО. Результаты обработки методами ИИ те же, что и при ручной оцифровке: векторные слои с определенным видом объектов. При адекватной настройке нейросетей и высоком качестве ортофотопланов и ЦМР методы ИИ способны значительно ускорить оцифровку, повысить оперативность беспилотного учета и снизить трудозатраты.

Оператор настраивает инструменты ИИ под распознавание определенного вида объектов, проводит обучение нейросети и тестирует точность распознавания. При достаточной точности проводится пакетная обработка ортофотопланов и ЦМР настроенными инструментами ИИ. Результаты автоматического распознавания объектов корректируются оператором вручную (удаление ложных срабатываний, оцифровка пропущенных объектов).

Для качественного учета производителей, сненки и бугров методами ИИ они должны быть четко различимы на материалах съемки, характеризоваться относительно стабильными визуальными характеристиками, четко отличающими их от других элементов снимка. Нами был протестирован ряд ПО с функционалом ИИ (ArcGIS Pro, Erdas Imagine, ENVI Deep Learning и т.д.), получены предварительные обнадеживающие результаты, говорящие о применимости нейросетей для автоматической векторизации производителей и сненки при условии высокого качества материалов съемки. Однако текущие технические возможности беспилотной техники потребительского класса не в полной мере удовлетворяют условию высокого качества материалов съемки для применения ИИ. По мере совершенствования БПЛА и соответствующего повышения качества материалов съемки применимость ИИ для беспилотного учета лососей будет возрастать.

Расчет численности и картирование. Последовательность действий по расчету численности производителей и бугров включает: 1) экспорт результатов векторизации из настольной ГИС в формат табличного редактора (например, MS Excel); 2) вычисление относительной численности для каждого контрольного участка как отношения числа оцифрованных объектов к отснятой площади; 3) расчет общей численности путем экстраполяции относительной численности на пригодную для нереста площадь водотоков соответствующего бассейна (см. рис. 2).

Для перехода от относительного обилия на контрольных участках к общей численности необходимы сведения о площади водотоков бассейна, пригодной для нереста, полученные заблаговременно, до беспилотного учета (архивные сведения, результаты предыдущих исследований и т.д.). К сожалению, сведения о площади водотоков определенного бассейна, пригодной для нереста, зачастую неточны или отсутствуют, что осложняет оценку общей численности. В таком случае экстраполяционные коэффициенты можно рассчитать опосредованно, например как отношение общей численности, определенной аэровизуальными или гидроакустическими методами, к средней плотности на контрольных участках по данным беспилотного учета.

Карты относительной численности на участках, построенные в настольной ГИС, полезны для визуального анализа результатов беспилотного учета и проведения межгодовых сравнений. Например, относительная численность бугров кеты на контрольных участках в бассейне р. Анюй в 2021 г. была существенно ниже, чем в 2020 г. (рис. 7).

Значения плотности на контрольных участках могут служить индексом численности подходов в речной бассейн и применяться для межгодовых сравнений. Например, очевидно резкое снижение относительной численности бугров на участках бассейна р. Анюй в 2021 г. по сравнению с 2020 г.: соответственно Аджу 3 — 0,16 и 3,06, Холи — 0,07 и 0,25, Мухе — 0,04 и 0,79 шт./100 м² (рис. 8).

Систематизация, публикация и применение учетных сведений. Использование настольных и серверных ГИС для систематизации данных беспилотного учета,



Рис. 7. Относительная численность бугров кеты (шт./100 м²) по данным беспилотного фотограмметрического учета на контрольных участках в бассейне р. Аниуй в октябре 2020 (оранжевые кружки и числа) и 2021 гг. (синие кружки и числа). Желтые линии — участки, черные надписи — их названия

Fig. 7. Distribution density of chum salmon redds (number per 100 m²) according to photogrammetric counts by means of UAVs at monitoring sites in the Aniu River in October 2020 (orange circles) and 2021 (pink circles). The sites are bounded by yellow lines and labeled

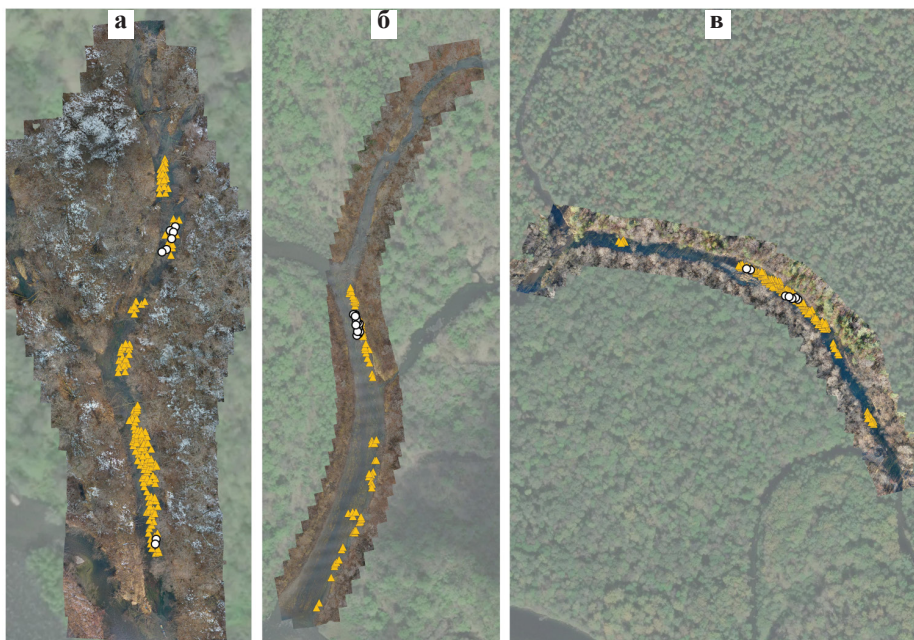


Рис. 8. Ортофотопланы с подложенными космоснимками контрольных участков в бассейне р. Аниуй в октябре 2020 и 2021 гг.: Аджу 3 (а), Холи (б), Мухе (в). Векторизованные бугры кеты для 2020 г. обозначены треугольниками, для 2021 г. — кругами

Fig. 8. Orthomosaics with underlying satellite image for monitoring sites in the tributaries of the Aniu River in October of 2020 and 2021: the Ajou 3 (а), Kholi (б), and Mukhe (в). The vectorized chum salmon redds are shown by triangles (2020) and circles (2021)

их веб-публикаций в интернете и ускоренного применения на практике является важной частью предлагаемой методики. Для максимальной отдачи от проводимого беспилотного учета требуется не просто его качественная реализация, но и оперативное и доступное представление учетных сведений всем авторизованным участникам рыбохозяйственного регулирования.

Объединение фотограмметрических продуктов, результатов их оцифровки, сборов мобильной ГИС и прочих геореферированных архивных данных в иерархически организованном проекте настольной геоинформационной системы обеспечивает их систематизацию, сохранность, доступность для оперативного статистического и пространственного анализа. Слои группируются с учетом их пространственно-временной и объектной принадлежности и логики оптимальной визуализации.

В ходе учетных работ 2020 и 2021 гг. использовали выборочную веб-публикацию учетных материалов в виде защищенной Веб-ГИС на базе ПО NextGIS Web. При наличии интернет-покрытия выгрузку материалов в Веб-ГИС проводили уже в экспедиционных условиях. Авторизованные участники рыбохозяйственного регулирования получали оперативный удаленный доступ к ней посредством веб-браузера. Интуитивно понятный интерфейс Веб-ГИС позволяет привлекать к анализу материалов беспилотного учета лиц без специальных технических навыков. В ней доступны базовые инструменты для работы с пространственными данными: переключение слоев, измерение площадей и расстояний, просмотр атрибутов объектов, поиск по характеристикам и т.д. (рис. 9). Такая Веб-ГИС может рассматриваться как функциональная основа, как прототип системы поддержки принятия решений (СППР) для учета и регулирования промысла лососей.

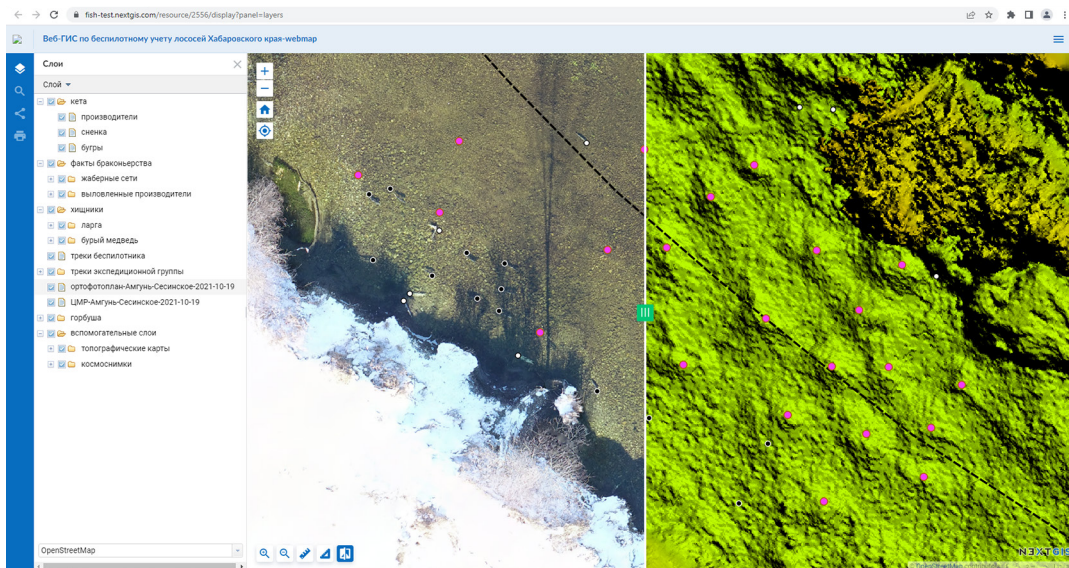


Рис. 9. Пример веб-публикации материалов беспилотного фотограмметрического учета (ЦМР нерестилища кеты на р. Амгунь в октябре 2021 г.) в формате защищенной Веб-ГИС на базе ПО NextGIS Web, доступной по паролю через веб-браузер

Fig. 9. Example of UAV-based photogrammetric counts in web-publication presented in format of password-protected Web-GIS created with NextGIS Web software — DEMs for the Amgun spawning grounds of chum salmon in October 2021

Заключение

В представленной работе предложена методика беспилотного фотограмметрического учета лососей при помощи беспилотников потребительского класса, доступная полевым сотрудникам рыбохозяйственного НИИ без специальных техниче-

выков, внедренная в ХабаровскНИРО. Разработанный нами подход по применению беспилотных, фотограмметрических и геоинформационных технологий в целях учета лососей является системой технических средств, ПО, расчетных алгоритмов и организационных мероприятий, объединенных в единое функциональное целое.

Беспилотная съемка, фотограмметрическая обработка полученных материалов и их анализ в ГИС позволяют оперативно и экономично получать высококачественные сведения о локализации, заполнении и других характеристиках нерестилищ, важные для управления запасами лососей. Выявленная нами возможность эффективной визуализации и подсчета бугров по ЦМР повышает качество беспилотного учета. Дополнительным преимуществом внедрения беспилотного фотограмметрического учета является оперативная веб-публикация фотограмметрических продуктов, карт и оценок численности в формате Веб-ГИС, обеспечение удаленного доступа экспертам для улучшенной рыбохозяйственной эксплуатации тихоокеанских лососей.

Предложенная методика является качественным рабочим вариантом, но будет постепенно дополняться введением новых инструментальных, программных и организационных составляющих по мере технического прогресса в сфере БПЛА, ПО для фотограмметрии, ГИС и ИИ. Разработанную методику можно трансформировать в варианты, адаптированные под другие виды гидробионтов и рыбохозяйственные задачи.

Можно представить, что основным фактором развития беспилотного фотограмметрического учета лососей будет постепенный переход от выборочных оценок дронами потребительского класса к тотальным, посредством промышленных БПЛА. Стабильный рост технических возможностей экономичных беспилотников потребительского класса, наблюдающийся в последние годы, сохранит их значимость для задач учета лососей и других видов ВБР в локальных районах воспроизводства.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают благодарность ведущему научному сотруднику Хабаровского филиала ВНИРО (ХабаровскНИРО) к.б.н. А.А. Дуленину за ценные замечания и рекомендации, способствовавшие улучшению работы.

Authors are grateful to Ph.D. A.A. Dulenin, leading researcher of Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO) for his valuable comments and recommendations useful for the article improvement.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена в рамках бюджетного финансирования.
The study has budget funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все приемлемые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

All applicable national, institutional and international ethical guidelines are implemented.

The authors declare that they have no conflict of interests.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

В.В. Свиридов — сбор и обработка данных, анализ результатов, написание статьи; Д.В. Коцюк — планирование работ, анализ результатов, написание статьи; Е.В. Подорожнюк — планирование работ, сбор и обработка данных, анализ результатов, написание статьи.

V.V. Sviridov — data collection and processing, results analysis, text writing and illustration; D.V. Kotsyuk — survey planning, results analysis, text writing; E.V. Podorozhnyuk — survey planning, data collection and processing, results analysis, text writing.

Список литературы

Дуленин А.А., Дуленина П.А., Коцюк Д.В., Свиридов В.В. Опыт и перспективы использования малых беспилотных летательных аппаратов в морских прибрежных биологических исследованиях // Тр. ВНИРО. — 2021. — Т. 185. — С. 134–151. DOI: 10.36038/2307-3497-2021-185-134-151.

Евзеров А.В. Нерестовый фонд охотоморской и анадырской кеты // Биологические основы развития лососевого хозяйства в водоемах СССР. — М.: Наука, 1983. — С. 103–113.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В. Использование фото- и видеофиксации для оценки количества производителей тихоокеанских лососей на нерестилищах и путях их миграций: некоторые методические подходы // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2017. — Вып. 47. — С. 77–90. DOI: 10.15853/2072-8212.2017.47.77-90.

Запорожец О.М., Запорожец Г.В., Фельдман М.Г. Оценка численности производителей нерки и их распределение по нерестовым стациям в бассейне Начикинского озера (Камчатка) в 2019 г. // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 3. — С. 618–634. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-618-634.

Золотухин С.Ф. Обоснование выбора рек для мониторинга запасов кеты и горбуши р. Амур // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 199. — С. 19–34. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-199-19-34.

Крогиус Ф.В. Опыт применения самолета для обследования состояния и оценки заполнения нерестилищ камчатских лососей // Рыб. хоз-во. — 1955. — № 11. — С. 32–34.

Методические рекомендации по проведению учета приплода байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) с беспилотных летательных аппаратов в Байкальском рыбохозяйственном бассейне / сост. В.А. Бизиков, В.А. Петерфельд, В.И. Черноок и др. — М.: ВНИРО, 2021. — 56 с.

Остроумов А.Г. Результаты аэровизуального учета и аэрофотосъемки красной и ее нерестилищ в бассейне озера Курильского // Изв. ТИНРО. — 1970. — Т. 78. — С. 17–32.

Свиридов В.В., Золотухин С.Ф. Методы ГИС для инвентаризации нерестилищ тихоокеанских лососей р. Амур // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 3. — С. 730–746. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-730-746.

Фадеев Е.С., Шевляков Е.А., Фельдман М.Г. Комплексный мониторинг пропуска производителей тихоокеанских лососей р. Камчатка в режиме реального времени // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 197. — С. 3–20. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-3-20.

Шевляков Е.А., Фельдман М.Г., Островский В.И. и др. Ориентиры и оперативная оценка пропуска производителей на нерестилища как инструменты перспективного и краткосрочного управления запасами тихоокеанских лососей в реках Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 196. — С. 23–62. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-196-23-62.

Шевляков Е.А., Шубкин С.В. Современный опыт обследования нерестилищ тихоокеанских лососей в водоемах Чукотки // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 2. — С. 270–291. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-270-291.

Barnas A.F., Chabot D., Hodgson A.J. et al. A standardized protocol for reporting methods when using drones for wildlife research // J. Unmanned Veh. Syst. — 2020. — Vol. 8, № 2. — P. 89–98. DOI: 10.1139/juvs-2019-0011.

Dickens J., Hollyman P.R., Hart T. et al. Developing UAV Monitoring of South Georgia and the South Sandwich Islands' Iconic Land-Based Marine Predators // Front. Mar. Sci. — 2021. — Vol. 8. — P. 1–16. DOI: 10.3389/fmars.2021.654215.

Duffy J.P., Anderson K., Shapiro A.C. et al. Drone technologies for conservation. — Gland: WWF conservation technology series, 2020. — 123 p.

Duffy J.P., Cunliffe A.M., DeBell L. et al. Location, location, location: considerations when using lightweight drones in challenging environments // Remote Sensing in Ecology and Conservation. — 2018. — Vol. 4, № 1. — P. 7–19. DOI: 10.1002/rse2.58.

Dunham J., Rieman B., Davis K. Sources and Magnitude of Sampling Error in Redd Counts for Bull Trout // N. Am. J. Fish. Manag. — 2001. — Vol. 21, Iss. 2. — P. 343–352. DOI: 10.1577/1548-8675(2001)021<0343:SAMOSE>2.0.CO;2.

Groves P.A., Alcorn B., Wiest M.M. et al. Testing unmanned aircraft systems for salmon spawning surveys // Facets. — 2016. — Vol. 1. — P. 187–204. DOI: 10.1139/facets-2016-0019.

- Harris J.M., Nelson J.A., Rieucou G., Broussard W.P.** Use of unmanned aircraft systems in fishery science // *Trans. Am. Fish. Soc.* — 2019. — Vol. 148, Iss. 4. — P. 687–697. DOI: 10.1002/tafs.10168.
- Harrison L.R., Legleiter C.J., Overstreet B.T. et al.** Assessing the potential for spectrally based remote sensing of salmon spawning locations // *River Res. Applic.* — 2020. — Vol. 36, Iss. 8. — P. 1618–1632. DOI: 10.1002/rra.3690.
- Hill R.A.** Optimizing aerial count frequency for the area-under-the-curve method of estimating escapement // *N. Am. J. Fish. Manage.* — 1997. — Vol. 17. — P. 461–466.
- Isaak D.J., Thurow R.F.** Network-scale spatial and temporal variation in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) redd distributions: patterns inferred from spatially continuous replicate surveys // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 2006. — Vol. 63, № 2. — P. 285–296. DOI: 10.1139/f05-214.
- Johnson D.H., Shrier B.M., O’Neal J.S. et al.** *Salmonid Field Protocols Handbook. Techniques for Assessing Status and Trends in Salmon and Trout Populations.* — Bethesda : American Fisheries Society, 2007. — 478 p.
- Joyce K.E., Duce S., Leahy S.M. et al.** Principles and practice of acquiring drone-based image data in marine environments // *Mar. Freshw. Res.* — 2018. — Vol. 70, № 7. — P. 952–963. DOI: 10.1071/MF17380.
- Kudo H., Koshino Y., Eto A. et al.** Cost-effective accurate estimates of adult chum salmon, *Oncorhynchus keta*, abundance in a Japanese river using a radio-controlled helicopter // *Fish. Res.* — 2012. — Vol. 119–120. — P. 94–98. DOI: 10.1016/j.fishres.2011.12.010.
- McKenna B., Parkyn D., Lecours V. et al.** Drones: a new technique for monitoring salmon spawning escapements // *Newsletter of the Alaska Chapter, American Fisheries Society.* — 2019. — Vol. 39, № 4. — P. 1–6.
- Ponsioen L., Kapralova K., Holm F. et al.** Monitoring fish spawning sites in freshwater ecosystems using low-cost UAV data: A case study of salmonids in lakes in Iceland // *bioRxiv.* — 2021. — P. 1–22. DOI: 10.1101/2021.06.12.448199.
- Raoult V., Colefax A.P., Allan B.M. et al.** Operational Protocols for the Use of Drones in Marine Animal Research // *Drones.* — 2020. — Vol. 4, Iss. 4. — P. 1–35. DOI: 10.3390/drones4040064.
- Roncoroni M., Lane S.N.** A framework for using small Unmanned Aircraft Systems (sUASs) and SfM photogrammetry to detect salmonid redds // *Ecological Informatics.* — 2019. — Vol. 53. 100976. DOI: 10.1016/j.ecoinf.2019.100976.

References

- Dulenin, A.A., Dulenina, P.A., Kotsyuk, D.V., and Sviridov, V.V.,** Experience and perspectives of small unmanned aerial vehicles application for marine coastal biological studies, *Tr: Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 185, pp. 134–151. doi 10.36038/2307-3497-2021-185-134-151
- Evzerov, A.V.,** Spawning fund of the Okhotsk and Anadyr chum salmon, in *Biologicheskkiye osnovy razvitiya lososevogo khozyaystva v vodoyemakh SSSR* (Biological foundations of the development of salmon farming in the reservoirs of the USSR), Moscow: Nauka, 1983, pp. 103–113.
- Zaporozhets, O.M. and Zaporozhets, G.V.,** Using the photo- and video records for assessment of pacific salmon escapement on migration routes and spawning grounds: some of methodical approaches, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2017, vol. 47, pp. 77–90. doi 10.15853/2072-8212.2017.47.77-90
- Zaporozhets, O.M., Zaporozhets, G.V., and Feldman, M.G.,** Estimation of the number of sockeye salmon adults and their distribution by spawning stations in the basin of Lake Nachikinskoye (Kamchatka) in 2019, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 3, pp. 618–634. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-618-634
- Zolotukhin, S.F.,** Basis for selection of rivers for monitoring on the stocks of chum and pink salmon in the Amur River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 199, pp. 19–34. doi 10.26428/1606-9919-2019-199-19-34
- Krogius, F.V.,** Application experience for investigating the state and assessing the filling of spawning grounds of Kamchatka salmon, *Rybn. Khoz.*, 1955, no. 11, pp. 32–34.
- Bizikov, V.A., Peterfeld, V.A., Chernook, V.I., Kuznetsov, N.V., Petrov, E.A., Bobkov, A.I., Tkachev, V.V., Sidorov, L.K., and Boltnev, E.A.,** *Metodicheskiye rekomendatsii po provedeniyu ucheta priploda baykal'skoy nerpy (Pusa sibirica) s bespilotnykh letatel'nykh apparatov v Baykal'skom rybokhozyaystvennom bassejne* (Methodological recommendations for the accounting of the offspring of the Baikal seal (*Pusa sibirica*) from unmanned aerial vehicles in the Baikal fishery basin), Moscow: VNIRO, 2021.

Ostroumov, A.G., The results of aerial visual accounting and aerial photography of red and its spawning grounds in the basin of Lake Kurilskoye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1970, vol. 78, pp. 17–32.

Sviridov, V.V. and Zolotukhin, S.F., Gis methods for inventory of pacific salmons spawning grounds in the Amur River, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 3, pp. 730–746. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-730-746

Fadeev, E.S., Shevlyakov, E.A., and Feldman, M.G., Complex monitoring of salmon spawners escapement to the Kamchatka River in real time regime, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 197, no. 2, pp. 3–20. doi 10.26428/1606-9919-2019-197-3-20

Shevlyakov, E.A., Feldman, M.G., Ostrovsky, V.I., Volobuev, V.V., Kaev, A.M., Golub, E.V., Barabanshchikov, E.I., and Golovanov, I.S., Limits and operational evaluation of the spawners escapement to the spawning grounds as tools for prospective and short-term management of the pacific salmon stocks in the rivers of the Far-Eastern fisheries Basin, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 196, pp. 23–62. doi 10.26428/1606-9919-2019-196-23-62

Shevlyakov, E.A. and Shubkin, S.V., Recent experience of surveying the spawning grounds of pacific salmons in the water bodies of Chukotka, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 2, pp. 270–291. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-270-291

Barnas, A.F., Chabot, D., Hodgson, A.J., Johnston, D.W., Bird, D.M., and Ellis-Felege, S.N., A standardized protocol for reporting methods when using drones for wildlife research, *J. Unmanned Veh. Syst.*, 2020, vol. 8, no. 2, pp. 89–98. doi 10.1139/juvs-2019-0011

Dickens, J., Hollyman, P.R., Hart, T., Clucas, G.V., Murphy, E.J., Poncet, S., Trathan, P.N., and Collins, M.A., Developing UAV Monitoring of South Georgia and the South Sandwich Islands' Iconic Land-Based Marine Predators, *Front. Mar. Sci.*, 2021, vol. 8, pp. 1–16. doi 10.3389/fmars.2021.654215

Duffy, J.P., Anderson, K., Shapiro, A.C., Avino, F.S., DeBell, L., and Glover-Kapfer, P., *Drone technologies for conservation*, Gland: WWF conservation technology series, 2020.

Duffy, J.P., Cunliffe, A.M., DeBell, L., Sandbrook, C., Wich, S.A., Shutler, J.D., Myers-Smith, I.H., Varela, M.R., and Anderson, K., Location, location, location: considerations when using lightweight drones in challenging environments, *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 2018, vol. 4, no. 1, pp. 7–19. doi 10.1002/rse2.58

Dunham, J., Rieman, B., and Davis, K., Sources and Magnitude of Sampling Error in Redd Counts for Bull Trout, *N. Am. J. Fish. Manag.*, 2001, vol. 21, no. 2, pp. 343–352. doi 10.1577/1548-8675(2001)021<0343:SAMOSE>2.0.CO;2

Groves, P.A., Alcorn, B., Wiest, M.M., Maselkobe, J.M., and Connor, W.P., Testing unmanned aircraft systems for salmon spawning surveys, *Facets*, 2016, vol. 1, pp. 187–204. doi 10.1139/facets-2016-0019

Harris, J.M., Nelson, J.A., Rieucan, G., and Broussard, W.P., Use of unmanned aircraft systems in fishery science, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 2019, vol. 148, no. 4, pp. 687–697. doi 10.1002/tafs.10168

Harrison, L.R., Legleiter, C.J., Overstreet, B.T., Bell, T.W., and Hannon, J., Assessing the potential for spectrally based remote sensing of salmon spawning locations, *River Res. Applic.*, 2020, vol. 36, no. 8, pp. 1618–1632. doi 10.1002/rra.3690

Hill, R.A., Optimizing aerial count frequency for the area-under-the-curve method of estimating escapement, *N. Am. J. Fish. Manage.*, 1997, vol. 17, pp. 461–466.

Isaak, D.J. and Thurow, R.F., Network-scale spatial and temporal variation in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) redd distributions: patterns inferred from spatially continuous replicate surveys, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 2006, vol. 63, no. 2, pp. 285–296. doi 10.1139/f05-214

Johnson, D.H., Shrier, B.M., O'Neal, J.S., Knutzen, J.A., Augerot, X., O'Neal, T.A., and Pearsons, T.N., *Salmonid Field Protocols Handbook. Techniques for Assessing Status and Trends in Salmon and Trout Populations*, Bethesda: American Fisheries Society, 2007.

Joyce, K.E., Duce, S., Leahy, S.M., Leon, J., and Maier, S.W., Principles and practice of acquiring drone-based image data in marine environments, *Mar. Freshw. Res.*, 2018., vol. 70, no. 7, pp. 952–963. doi 10.1071/MF17380

Kudo, H., Koshino, Y., Eto, A., Ichimura, M., and Kaeriyama, M., Cost-effective accurate estimates of adult chum salmon, *Oncorhynchus keta*, abundance in a Japanese river using a radio-controlled helicopter, *Fish. Res.*, 2012, vol. 119–120, pp. 94–98. doi 10.1016/j.fishres.2011.12.010

McKenna, B., Parkyn, D., Lecours, V., Stark, C., and Lepping, B., Drones: a new technique for monitoring salmon spawning escapements, *Newsletter of the Alaska Chapter, American Fisheries Society*, 2019, vol. 39, no. 4, pp. 1–6.

Ponsioen, L., Kapralova, K., Holm, F., Martinez, S.G., and Henning, B.D., Monitoring fish spawning sites in freshwater ecosystems using low-cost UAV data: A case study of salmonids in lakes in Iceland, *bioRxiv*, 2021, pp. 1–22. doi 10.1101/2021.06.12.448199

Raoult, V., Colefax, A.P., Allan, B.M., Cagnazzi, D., Castelblanco-Martínez, N., Ierodiakonou, D., Johnston, D.W., Landeo-Yauri, S., Lyons, M., Pirotta, V., Schofield, G., and Butcher, P.A., Operational Protocols for the Use of Drones in Marine Animal Research, *Drones*, 2020, vol. 4, no. 4, pp. 1–35. doi 10.3390/drones4040064

Roncoroni, M. and Lane, S.N., A framework for using small Unmanned Aircraft Systems (sUASs) and SfM photogrammetry to detect salmonid redds, *Ecological Informatics*, 2019, vol. 53, 100976. doi 10.1016/j.ecoinf.2019.100976

Rukovodstvo pol'zovatelya Agisoft Metashape: Professional Edition, versiya 1.7 (Agisoft Metashape: Professional Edition User Manual, version 1.7), St. Petersburg: OOO Agisoft, 2021.

Instruktsiya o poryadke provedeniya obyazatel'nykh trebovaniy k dal'nevostochnym lososevym na KNS i KNP basseynovykh upravleniy rybookhrany i statsionarakh TINRO (Instructions on the procedure for conducting mandatory observations of the Far Eastern salmonids at the CNS and CNP of the basin departments of fish protection and TINRO station), Vladivostok: TINRO, 1987.

Поступила в редакцию 18.03.2022 г.

После доработки 1.04.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 18.03.2022; approved after reviewing 1.04.2022; accepted for publication 20.05.2022

Научная статья

УДК 582.272.46:626.02

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-450-465

EDN: CNZZDE



ВЫБОР ОПТИМАЛЬНОГО СПОСОБА ОЦЕНКИ ЗАПАСА САХАРИНЫ ЯПОНСКОЙ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТАТАРСКОГО ПРОЛИВА

А.А. Дуленин, А.В. Харитонов, В.В. Свиридов*

Хабаровский филиал ВНИРО (ХабаровскНИРО),
680038, г. Хабаровск, Амурский бульвар, 13а

Аннотация. В 2021 г. проведены работы по сравнению разных способов оценки промыслового запаса сахарины японской — основного промыслового вида макрофитов Дальнего Востока России. Исследования выполнены на 11 участках с борта НИС «Убежденный» и с маломерных судов в северо-западной части Татарского пролива в районе протяженностью 44 км к югу от зал. Советская Гавань, между мысами Красный Партизан и Коровина (от 48°58' с.ш. 140°23' в.д. до 48°37' с.ш. 140°11' в.д.), где находятся традиционные места промысла сахарины японской. Сравнивали 4 способа расчета запасов: на основе независимых визуальных оценок проективного покрытия (ПП), выполненных двумя наблюдателями с поверхности; на основе независимого определения ПП двумя наблюдателями по сериям изображений, полученных с борта телеуправляемого необитаемого подводного аппарата (ТНПА); на основе оценок ПП, выполненных водолазом, и на основе количественных водолазных сборов. Оценки запаса первыми тремя способами сопоставимы и различаются в 1,2–1,7 раза. Оценки на основе водолажных сборов превышают их в 2,4–4,1 раза из-за артефактов учета водолажным способом. Для устранения искажений водолазные сборы необходимо проводить под контролем с поверхности посредством ТНПА. Водолазные оценки ПП нецелесообразны. Визуальные оценки ПП с поверхности просты и дешевы, но не позволяют документировать результаты съемки. Для оценки промысловых ресурсов сахарины японской оптимально применение микроТНПА, которые обеспечивают возможность адекватного учета обилия и полного документирования получаемых материалов.

Ключевые слова: сахарина японская, Татарский пролив, оценка запасов, методы, сравнение

Для цитирования: Дуленин А.А., Харитонов А.В., Свиридов В.В. Выбор оптимального способа оценки запаса сахарины японской в северо-западной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 450–465. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-450-465. EDN: CNZZDE.

* Дуленин Александр Алексеевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, dulenin@mail.ru, ORCID 0000-0002-3491-6805; Харитонов Александр Викторович, ведущий специалист, kharitonov69@bk.ru; Свиридов Владимир Владимирович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, vladimir.sviridov@gmail.com, ORCID 0000-0002-6060-1532.

Choosing the optimal method of stock assessment for *Saccharina japonica* in the northwestern Tatar Strait

Alexander A. Dulenin*, Alexander V. Kharitonov**, Vladimir V. Sviridov***

*, **, *** Khabarovsk branch of VNIRO (KhabarovskNIRO),

13a, Amursky Boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

* Ph.D., leading researcher, dulenin@mail.ru

** leading specialist, kharitonov69@bk.ru

*** Ph.D., leading researcher, sviridov@gmail.com

Abstract. Experiments on comparing the methods for assessment of *Saccharina japonica* commercial stock were conducted in 2021. In total, 11 sites in the northwestern Tatar Strait southward from the Sovetskaya Gavan Bay, along the 44 km stretch of coastline between Cape Krasny Partizan (48°58' N 140°23' E) and Cape Korovin (48°37' N 140°11' E), were surveyed aboard RV Ubezhdenny and small boats. This is a traditional area of *Saccharina japonica* commercial harvesting. Four methods were compared: 1) visual assessment of projective cover from the sea surface by two observers independently; 2) assessment of projective cover by two observers independently on the images obtained from a remotely operated underwater vehicle (ROV); 3) estimation of projective cover by a diver; and 4) assessment on the data of quantitative diving samples. The former three methods are comparable and differ by 1.2–1.7 times. The estimates made by the latter method of diving sampling exceed them by 2.4–4.1 times because of artifacts specific to this method. To eliminate inaccuracies, diving samples should be collected under control from the sea surface by ROV. Evaluation of the projective cover by diver is inadvisable. Visual assessments of the projective cover from the sea surface are simple and cheap but inconvenient for documentation. The stock assessment with micro-ROV is recognized as the optimal method provided an adequate accounting of the kelp abundance and complete documenting of the survey materials.

Keywords: *Saccharina japonica*, Tatar Strait, stock assessment, methods comparison

For citation: Dulenin A.A., Kharitonov A.V., Sviridov V.V. Choosing the optimal method of stock assessment for *Saccharina japonica* in the northwestern Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 450–465. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-450-465. EDN: CNZZDE.

Введение

Сахарина японская (*Saccharina japonica* (Areschoug) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders 2006) является основным эксплуатируемым видом морских донных макрофитов на Дальнем Востоке России [Ресурсы..., 2020]. Кроме того, это единственный добываемый вид промысловых морских растений в Хабаровском крае [Дуленин, 2012].

Ресурсы этого вида оценивали разными способами. Во время первых экспедиций по определению промысловых запасов морских растений на Дальнем Востоке, в 20–30-е гг. прошлого века, ресурсы и возможности промысла морской капусты оценивались на основании визуальных наблюдений и сборов, выполненных ручными дражками и канзами [Зинова, 1928, 1940; Гайл, 1930, 1936а, б; и т.д.]. В перечисленных работах количественные методы учета запасов, которые обеспечивали бы проверяемость и воспроизводимость результатов, не приводятся. Фактически промысловые ресурсы в этот период оценивали экспертно.

В последующие полвека, с 60-х гг. XX столетия по первое десятилетие текущего, наступила эпоха больших водолазных съемок. Ресурсы водорослей у побережий Хабаровского края, как и Дальнего Востока в целом, в этот период оценивали по данным количественных водолазных сборов [Суховеева, 1967, 1969; Дуленин, 2003, 2012; Суховеева, Подкорытова, 2006; Блинова, 2014]. Это обеспечило сходство методик и принципиальную сравнимость результатов съемок. Однако специфика водолазных съемок такова, что неизбежны серьезные искажения количественных оценок, особенно когда сборы по упрощенным схемам выполняют водолазы, не являющиеся специалистами-

гидробиологами [Дуленин, 2017]. Кроме того, водолазные съемки весьма дороги, а потому в настоящее время проводятся редко.

Для устранения этих недостатков в 2015 г. разработан и используется простой и дешевый метод оценки промыслового запаса сахарины японской на основании пересчета количественных визуальных оценок проективного покрытия (ПП) в удельную биомассу (УБМ) по данным визуальных наблюдений с поверхности при съемках с борта маломерных судов [Дуленин, 2016]. Далее этот метод был модифицирован, и в настоящее время визуальные оценки ПП для обеспечения проверяемости результатов выполняются параллельно двумя независимыми наблюдателями [Дуленин, 2020].

Кроме того, в 2021 г. для оценки ресурсов макрофитов протяженного морского побережья в северо-западной части Татарского пролива был впервые использован телеуправляемый необитаемый подводный аппарат (ТНПА) параллельно с водолазной съемкой [Дуленин и др., в печати].

В последние десятилетия активно развиваются методы дистанционного зондирования для оценки распределения и обилия макрофитов с применением разнообразных программных средств, в том числе компьютерного зрения и искусственного интеллекта [Jakubauskas et al., 2000; Urbanski et al., 2009; Minicheva et al., 2014; Liang et al., 2017; Nababan et al., 2021]. Однако получаемые результаты сильно зависят от условий съемки, похожие виды неразличимы автоматизированными средствами, вследствие чего остаются необходимыми водолазные исследования и визуальные наблюдения [Uhl et al., 2016].

Водолазные сборы и разные методы визуальных наблюдений имеют свои достоинства и недостатки. Было бы полезно сопоставить результаты, полученные этими методами на одном участке и в течение одного сезона. Однако авторам не известны такие работы в отношении сахарины японской.

В связи с этим цель работы — сравнить оценки запаса сахарины японской на одном и том же участке, полученные разными способами, выбрав из них оптимальные для практического применения.

Материалы и методы

Сравнительные исследования были ограничены районом в северо-западной части Татарского пролива к югу от зал. Советская Гавань, между мысами Красный Партизан на севере и Коровина на юге (от 48°58' с.ш. 140°23' в.д. до 48°37' с.ш. 140°11' в.д.), протяженностью 44 км, где находятся традиционные места промысла сахарины японской (рис. 1). Учетные работы выполнены на глубинах от 2 до 6 м, где сосредоточены основные промысловые ресурсы вида [Дуленин, 2019, 2020].

Были использованы:

- оценки УБМ по результатам водолазных сборов со стандартных учетных площадок;
- визуальные оценки ПП, выполненные водолазом на дне;
- оценки ПП двумя независимыми наблюдателями по фотографиям, сделанным посредством микроТНПА на участках водолажных погружений;
- оценки ПП двумя независимыми наблюдателями по осмотрам дна с поверхности.

Данные водолазных наблюдений и сборов, а также материалы с микроТНПА были получены в июле 2021 г. во время экспедиции НИС «Убежденный» Базы исследовательского флота ВНИРО (БИФ ВНИРО), во время которой проводились работы по определению состояния ресурсов промысловых макрофитов материкового побережья Японского моря в границах Хабаровского края. Непосредственно съемку вели с борта специализированного маломерного водолазного бота, который базировался на материнском судне.



Рис. 1. Район проведения сравнительных оценок запаса сахарины японской в Татарском проливе в 2021 г.

Fig. 1. The area of comparative assessments of *Saccharina japonica* stock in the Tatar Strait in 2021

Водолазные сборы выполняли штатные водолазы БИФ ВНИРО по стандартным упрощенным методикам, которые применяются во время регулярных ресурсных водолазных съемок [Дуленин, 2003]. Делали гидробиологические разрезы из серий станций перпендикулярно берегу. Расстояние между разрезами составляло в среднем 4 км. В обозначенном районе было выполнено 11 разрезов. Поскольку пояс сахарины японской располагается преимущественно у берега, для сравнительной оценки ее запасов использовали данные станций, ближайших к берегу, выполненных на глубине 3–5 м. На каждой станции водолаз выполнял тотальные сборы макрофитов со стандартной учетной площади 0,25 м². Чтобы получить УБМ на 1 м², биомассу каждой пробы умножали на 4. Кроме того, водолаз визуально оценивал ПП массовых видов растительности. Площадь осмотра, в зависимости от прозрачности воды, погодных условий и однородности растительного покрова, составляла от 10 до 100–500 м², в среднем порядка 200 м².

Параллельно и одновременно с водолазными станциям выполняли погружения микроТНПА Chasing M2 таким образом, что с одного борта водолазного бота погружался водолаз, а с другого — подводный робот. Изображения, получаемые камерой ТНПА, передавались с пульта управления на экран мобильного устройства (смартфон) оператора через Wi-Fi посредством специализированного мобильного приложения Chasing GO1 (рис. 2). Для того чтобы получить общую картину распределения растительности, на каждой станции ТНПА делал короткие трансекты длиной 10–20 м. Поскольку трансекты выполняли в дрейфе, они были ориентированы по направлению течения, преимущественно параллельно берегу. Во время осуществления каждой трансекты оператор делал серию скриншотов (снимков экрана) выводимых изображений (3–10, в зависимости от степени однородности растительности и условий съемки) через приблизительно равные промежутки времени (5–7 с). Так как недорогие потребительские микроТНПА в настоящее время не имеют собственных систем позиционирования под водой, географическую привязку снимков, получаемых с подводного робота, делали посредством мобильной ГИС в NextGIS Mobile, загруженной на смартфон. Для этого треки передвижений с их атрибутивными данными (географическими координатами

и временем записи) записывались в мобильную ГИС автоматически, а номера станций — вручную. Далее в камеральных условиях снятые скриншоты и информацию из мобильной ГИС переносили на персональный компьютер. После этого при помощи свободно распространяемой программы GeoSetter по записанному в метаданных скриншотов времени съемки эти скриншоты синхронизировались с данными треков, а в их метаданных автоматически прописывались координаты выполнения снимков. Далее два наблюдателя независимо друг от друга просматривали серии снимков, выполненных на каждой станции.

На каждом снимке наблюдатели независимо друг от друга визуально определяли ПП сахарины японской. По серии снимков, полученных на каждой станции, вычисляли среднее ПП, оцененное каждым наблюдателем. Площадь обзора каждого снимка составляла от 1,4 м² при расположении ТНПА на расстоянии 0,5 м от пояса растительности до первых десятков квадратных метров при расположении аппарата на большей высоте над поясом растительности.

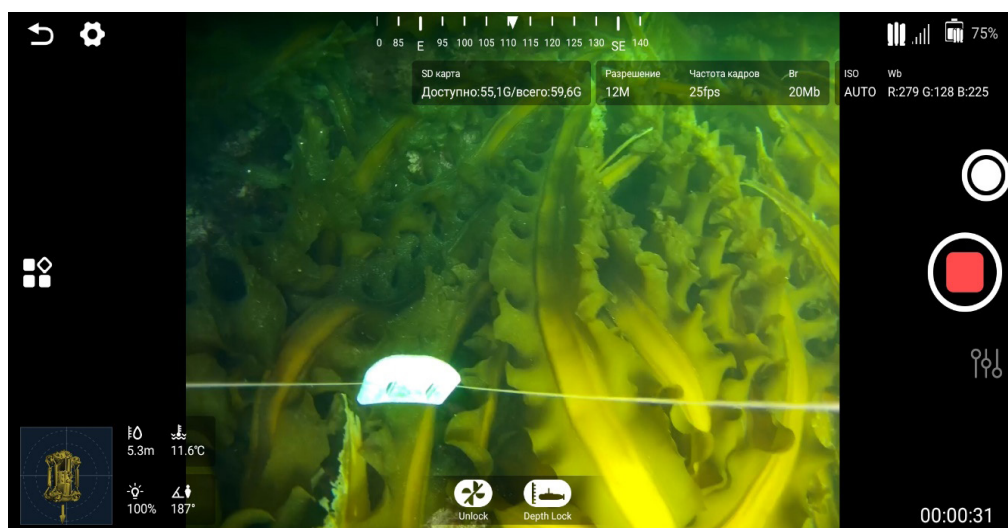


Рис. 2. Снимок экрана приложения Chasing GO1 с изображением промыслового поселения сахарины японской, полученного с микроТНПА

Fig. 2. Screenshot of Chasing GO1 application with a picture of *Saccharina japonica* commercial aggregation translated from a micro-ROV

Поскольку независимые визуальные наблюдения с поверхности [Дуленин, 2020] при съемке на НИС «Убежденный» не удалось провести из-за неблагоприятных погодных условий, они были выполнены позднее — 20 сентября 2021 г. с борта маломерного катера при благоприятной погоде. Обе стадии учетных работ (в июле и сентябре) были проведены по летнему аспекту растительности, так как разрушения слоевищ сахарины японской, типичного для осеннего аспекта, еще не наблюдалось. В связи в этом нами было принято допущение о принципиальной возможности сравнения полученных результатов.

Обзоры выполняли делая короткие трансекты перпендикулярно или под углом к берегу, от верхних границ поселений сахарины японской на глубине 1 м до нижней границы видимости на глубине 6 м. На каждом участке 2 сотрудника независимо друг от друга определяли среднее ПП дна сахаринной японской, осматривая, в зависимости от однородности растительности, прозрачности воды и погодных условий, порядка 200–500 м². Ранее подобные наблюдения проводили при помощи водяного фонаря [Блинова и др., 2005; Дуленин, 2016]. Нами работа была выполнена без использования водяного фонаря, так как при хороших условиях наблюдения — по спокойной воде в утренние или вечерние часы, при положении солнца под углом 20–60° к горизонту —

наблюдения непосредственно с поверхности позволяют осматривать большие площади, чем водяной фонарь, и поэтому обеспечивают лучшие результаты.

Данные обоих наблюдателей о ПП осредняли (отдельно по наблюдениям с ТНПА и с поверхности). ПП указывали с точностью до 0,1. Для наблюдений, полученных четырьмя разными способами, хорошо согласованными считали результаты с предельной разностью оценки ПП до 0,3, умеренно согласованными — более 0,3, но не более 0,5, плохо согласованными — более 0,5. В качестве промысловых принимали участки, на которых ПП сахарины японской было не менее 0,5 [Дуленин, 2020]. По средним данным о ПП на каждой станции вычисляли УБМ, используя ранее полученную формулу [Дуленин, 2020]:

$$\text{УБМ} = \text{ПП} \cdot 11,65 - 0,27.$$

За отдельный участок принимали площадь дна вокруг выполненной станции, ограниченную половиной расстояния до соседних станций. Полученные показатели обилия экстраполировали на весь участок. Запас рассчитывали как произведение УБМ на площадь участка.

Результаты съемок визуализировали в настольной ГИС NextGIS QGIS. Статистическую обработку данных выполняли в свободно распространяемой программе PAST 3.25. Для оценки согласованности показаний наблюдателей вычисляли коэффициент конкордации τ (тау) Кендалла, применяющийся для сравнения экспертных данных. Для сравнения результатов расчетов использовали критерий Колмогорова-Смирнова, пригодный для анализа малых выборок с произвольным характером распределения. Чтобы обеспечить возможность сравнения промыслового запаса на участках разной протяженности в разные годы и разными методами, использовали показатель удельного промыслового запаса (УПЗ), выраженного в тоннах на погонный километр побережья. Для выявления трендов изменения УПЗ во времени использовали процедуру регрессионного анализа.

Результаты и их обсуждение

Оценки ПП. Явным образом видно, что результаты наблюдений различными способами могут хорошо совпадать на одних участках и весьма сильно различаться на других (рис. 3). Хорошо согласованные наблюдения получены на протяженных поясах однородной растительности, будь то мощные монодоминантные поселения сахарины японской на участке 1 с ПП 0,7–0,9; места, где она выступает в роли сопутствующего вида, как на участке 5 с ПП не более 0,1; или же места преобладания других видов донной растительности, как на участке 9, где ее ПП оценивается в 0,1–0,3. Плохо согласованные наблюдения типичны для участков комплексного сложения растительности, где перемежаются пятна небольшой площади с доминированием разных видов, либо экотонных зон.

Доля хорошо совпадающих результатов составила 36 % (4 участка), умеренно совпадающих — 46 % (5 участков), плохо совпадающих — 18 % (2 участка). Общая доля хорошо либо умеренно согласованных наблюдений составила 82 % при общей предельной ошибке показанных долей в 15 %. Этот результат можно было бы считать удовлетворительным, тем более что визуальные оценки часто отличаются значительными ошибками [Шмаков, Шулипенко, 1981; Кулепанов, Жильцова, 2004], а для промысловой разведки сахарины японской, хронически недоиспользуемой как в районе исследований, так и в большей части районов своего обитания [Ресурсы..., 2020], не требуется большая точность.

Тем не менее поскольку случаи рассогласованных наблюдений встречаются довольно часто, а максимальные разности в оценках ПП достигают внушительных 0,7–0,8, полученную картину следует проанализировать более подробно (табл. 1). Наилучшим образом и с высоким уровнем статистической значимости ($\tau = 0,96$, $p < 0,0001$) оказались согласованы показания независимых наблюдений, выполненных с поверхности,

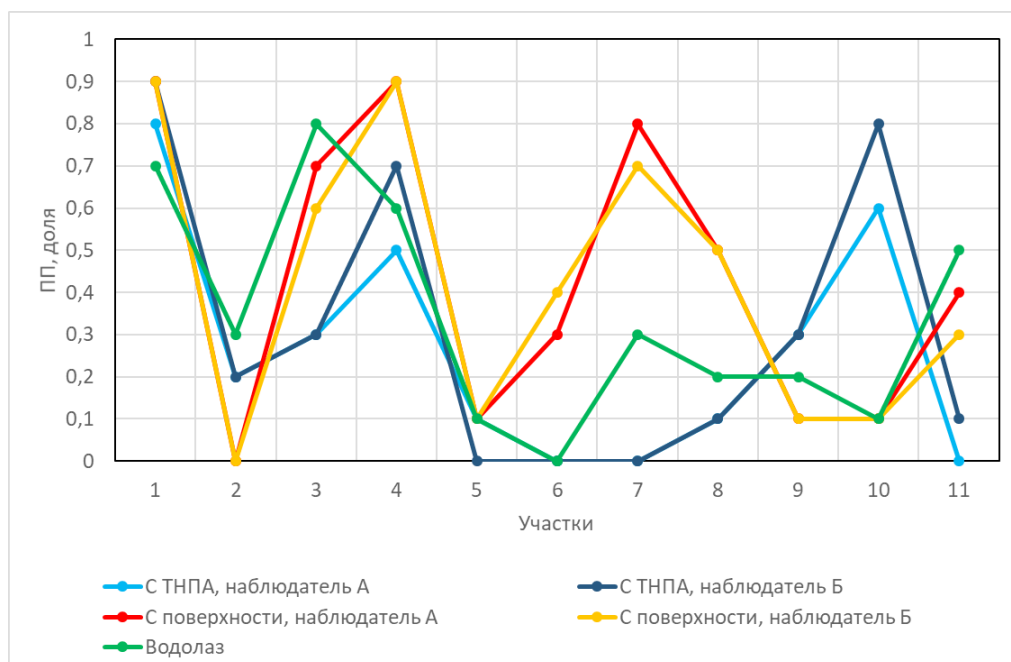


Рис. 3. Оценки ПП сахарины японской, полученные разными способами
 Fig. 3. Projective cover of *Saccharina japonica* estimated by different methods

Таблица 1

Коэффициенты конкордации τ (сверху) и вероятности ошибочного отклонения нулевой гипотезы p (снизу) по результатам сравнения визуальных оценок ПП сахарины японской, полученных разными способами

Table 1

Concordance coefficients τ (up) and probability of false rejection of null hypothesis p (down) for comparison of *Saccharina japonica* projective cover estimated by different visual methods

	С ТНПА, А	С ТНПА, Б	Водолазные	С поверх., А	С поверх., Б
С ТНПА, А		0,9	0,25	0,08	0,08
С ТНПА, Б	0,0001		0,37	0,16	0,12
Водолазные	0,27	0,11		0,46	0,42
С поверхности, А	0,74	0,51	0,05		0,96
С поверхности, Б	0,74	0,61	0,07	< 0,0001	

Примечание. Полужирным выделены наиболее высокие коэффициенты и статистически значимые результаты. А и Б — наблюдатели.

что соответствует и данным предыдущей работы [Дуленин, 2020]. Действительно, оценки наблюдателей либо совпадают, либо различаются на 0,1. Средняя разность оценок по модулю составила $0,04 \pm 0,01$. Столь высокая согласованность независимых оценок, выполненных с поверхности, легко объяснима. Во-первых, наблюдатели с поверхности благодаря широкому углу обзора осматривают сотни квадратных метров дна и на их оценки мало влияют элементы гетерогенности донной растительности небольшой площади (изменения ПП от куртины к куртине, включения других видов растительности, помимо учитываемого, и т.п.). Во-вторых, они имеют многолетний опыт выполнения таких работ (начиная с 2015 г.), благодаря чему не допускают заведомых ошибок в оценках (неверное определение вида сахарины, ее генерации и т.п.). Тем не менее, несмотря на высокую скорость работы, простоту и дешевизну, этот метод имеет существенный недостаток — результаты наблюдений почти невозможно задокументировать. Из-за преломления света поверхностью воды крайне трудно

получить фотографии, пригодные к дальнейшему анализу. Вполне очевидно, что для документирования наблюдений необходимо делать фото водорослевого пояса из-под воды, для чего оптимален микроТНПА.

Действительно, результаты сравнения оценок, сделанных по снимкам экрана ТНПА, тоже хорошо согласованы при высоком уровне статистической значимости ($\tau = 0,9$, $p = 0,0001$). Максимальные различия осредненных оценок двух наблюдателей по каждому участку достигали уже 0,2. Их средняя разность по модулю составила $0,05 \pm 0,02$, что столь же несущественно для практики, как и различия при наблюдениях с поверхности. Несколько меньшая согласованность объясняется, соответственно, тем, что в нашем исследовании с ТНПА осматривали на 1–2 порядка меньшую площадь (см. раздел «Материалы и методы»). Соответственно, в кадре чаще оказываются гетерогенные элементы растительности, на которых оценки ПП могут существенно различаться. Однако эту проблему легко решить, выполняя более протяженные трансекты (порядка 50 м) и располагая аппарат над растительностью на максимальной высоте хорошей видимости (от 1 до 5 м в зависимости от условий съемки). В ряде случаев на мелководьях или в прозрачной воде не требуется даже погружения аппарата: достаточно просто расположить его камерой вниз под поверхностью воды непосредственно у борта маломерного судна. Кроме того, значительным преимуществом микроТНПА по сравнению с наблюдениями с поверхности является то, что подводный робот мало чувствителен к условиям съемки. Он способен давать качественные результаты при работе в дождь, туман, в условиях ряби, волнения, сильных бликов и т.п., когда наблюдения с поверхности затруднены или невозможны. И, хотя в районе исследования промысловые запасы сахарины японской сосредоточены на мелководьях [Дуленин, 2019, 2020], в других районах Дальнего Востока России поселения промысловых макрофитов могут располагаться на глубине до 20 м и более [Паймеева, Гусарова, 1993; Паймеева, 1996; Ресурсы..., 2020]. В этих случаях, когда наблюдения с поверхности невозможны, микроТНПА становится оптимальным, а при отсутствии водолазов — единственным инструментом оценки промысловых запасов.

Однако главное достоинство применения микроТНПА заключается в абсолютном документировании результатов исследований посредством записи фото и видео максимально возможного качества и с координатными привязками, что позволяет анализировать полученные данные в камеральных условиях, с привлечением, если необходимо, сторонних экспертов. Кроме того, возможно и геореферирование снимков с их привязкой к картооснове вместе с треками, номерами станций, атрибутивными и прочими данными. При таком решении все снимки можно включить в ГИС в виде отдельного слоя, открывая каждый снимок по щелчку мыши непосредственно в точке его выполнения, обозначенной на карте, что удобно на практике. Такая организация данных реализуема в настольной ГИС Global Mapper. Условные недостатки работы с микроТНПА — существенная стоимость этих инструментов (200–300 тыс. руб. или более), несколько большее время выполнения трансект и более сложная обработка данных — с лихвой компенсируются перечисленными преимуществами.

Для получения более полной картины донной растительности целесообразно делать видеозаписи. Преимущество такого подхода состоит в том, что даже с короткого видеоролика продолжительностью 1–2 мин можно получить серию стоп-кадров почти любого объема как в регулярном безвыборочном режиме, так и в целенаправленном, для рассмотрения нужных объектов. Съемка в разрешении 4К обеспечивает максимальное качество изображения и получаемых стоп-кадров. Недостаток такого подхода в том, что видеоролик и стоп-кадры геореферировать весьма трудозатратно. Наша практика показала, что оптимальным способом съемки является параллельная запись на каждой трансекте видеороликов и скриншотов с последующим геореферированием последних.

Умеренные степени согласованности между собой наблюдений с поверхности и с микроТНПА ($\tau = 0,51–0,74$) объясняются несовпадением трансект при съемке обоими методами. Впрочем, и различия между ними статистически незначимы

($p = 0,08-0,16$). При выполнении таких исследований необходимо осознавать, что добиться совпадения трансект можно только при проведении исследований в идеальных условиях — в защищенных бухтах и при хорошей погоде. В условиях же реальной ресурсной съемки вдоль открытого побережья невозможно выполнить весь комплекс наблюдений одновременно. Действительно, в июле 2021 г. из-за постоянных дождей, туманов и волнения не удалось выполнить наблюдения с поверхности. В связи с этим проведение визуальных наблюдений было перенесено на сентябрь, отличающийся более благоприятными погодными условиями. При каждом повторном выполнении работ из-за отличающихся направлений волнения, течения и ветра маломерное судно движется другими галсами, поэтому в таких условиях нельзя добиться сколь-нибудь точного совпадения трансект (даже до первых десятков метров). В связи с этим достаточным условием воспроизводимости наблюдений мы сочли выполнение в обсуждаемом районе такого же количества трансект на тех же участках, что и при проведенной в июле водолазной съемке.

Данные водолазных наблюдений хуже всего оказались согласованы с результатами, полученными другими способами. Интересно, что они плохо согласованы с выполненными параллельно и одновременно наблюдениями с микроТНПА ($\tau = 0,25$ и $0,37, p = 0,27$ и $0,11$), но существенно лучше — с результатами проведенных позже наблюдений с поверхности ($\tau = 0,42$ и $0,46, p = 0,51$ и $0,74$). Таковую особенность, вероятно, следует объяснять тем, что площадь обзора водолаза больше соотносится с охватом наблюдений с поверхности, так как значительно больше площади, охваченной нашими снимками микроТНПА. Добиться полного совпадения точек обзора водолаза и микроТНПА можно в идеальных условиях эксперимента, если водолаз будет держать подводный робот руками на уровне своих глаз. Однако это невозможно при проведении реальной ресурсной съемки, когда водолаз вынужден маневрировать в условиях волнения и течений. Кроме того, в этом нет необходимости, поскольку само условие повторяемости результатов неизбежно подразумевает выполнение работы «в следующий раз». К тому же на практике неизбежна и разница съемок в районе исследования в разные годы они проводились с июля по сентябрь, что не отменяло необходимости сравнения оценок запасов и не делало их невозможными. Учитывая плохую согласованность с прочими данными и тот факт, что съемки протяженных побережий обычно выполняют водолазы, не являющиеся специалистами-гидробиологами, результаты водолазных оценок ПП следует признать наименее ценными. Документировать результаты водолазной съемки можно посредством записи видео на экшн-камеру, закрепленную на голове водолаза. Однако такая схема не обеспечивает обратной связи в реальном времени и возможности непосредственного управления съемкой с поверхности. Значительная часть каждого видеоролика с экшн-камеры неинформативна, поскольку содержит записи маневров водолаза, окружающей водной толщи и т.п. Извлечение из видеозаписи содержательной части требует дополнительной обработки ролика. Кроме того, водолазные съемки весьма трудоемки и дороги, поэтому их использование для ежегодных водорослевых съемок или промразведки на современном этапе развития инструментов гидробиологических исследований перестает быть целесообразным.

Обобщая полученный опыт, следует констатировать, что оптимальным способом выполнения ресурсных водорослевых съемок нужно считать учет при помощи микроТНПА, который обеспечивает возможность полного документирования и гео-реферирования результатов. Если документирования не требуется, то для работ на мелководьях вполне подходят независимые наблюдения с поверхности. При проведении параллельной съемки с микроТНПА водолазные оценки ПП нецелесообразны.

Оценки запаса. Ранее выявленный высокий уровень детерминации ($R^2 = 0,81$) зависимости УБМ от ПП для сахарины японской позволяет рассчитывать УБМ по ПП на каждом участке [Дуленин, 2020] (табл. 2). Средние значения УБМ, рассчитанные через ПП, близки ($3-4$ кг/м²). Однако средняя УБМ по данным водолазных сборов много выше — 17 кг/м², что в $5,7$ раза больше, чем УБМ, рассчитанная через ПП по водолажным же данным. Максимальная УБМ по водолажным сборам

Таблица 2
Расчет УБМ (кг/м²) и величин запаса (т) сахарины японской на обследованных участках, выполненный разными способами

Таблица 2
Calculation of relative biomass (kg/m²) and stocks (t) for *Saccharina japonica* in the surveyed areas, performed by different methods

№ участка	Наблюдения с ТНПА, по ПП		Наблюдения с поверхности, по ПП		Наблюдения водолазные, по ПП		Водолазные сборы	
	УБМ	Запас	УБМ	Запас	УБМ	Запас	УБМ	Запас
1	10	2697	10	2860	8	2208	22	6188
2	2	577	0	0	3	903	5	1512
3	3	903	8	2045	9	2534	42	11760
4	7	1882	10	2860	7	1882	Н.д	Н.д
5	1	88	1	251	1	251	7	2016
6	0	0	4	1066	0	0	0	0
7	0	0	9	2371	3	903	Н.д	Н.д
8	1	251	6	1555	2	577	Н.д	Н.д
9	3	903	1	251	2	577	Н.д	Н.д
10	8	2208	1	88	1	251	24	6720
11	1	88	4	1066	6	1555	Н.д	Н.д
Среднее	3,0 ± 1,1	872 ± 266	4,0 ± 1,1	1310 ± 302	3,0 ± 0,9	1058 ± 236	17,0 ± 5,4	4699 ± 1509

Примечание. Полужирным выделены участки с промысловыми запасами.

достигает 42 кг/м² — в 4,2 раза выше максимальных расчетных показателей, полученных через ПП.

Очевидно, что УБМ, полученные водолазами, завышены из-за специфики водолазных сборов, как указывалось и ранее [Дуленин, 2017]. Поясним это примером. Водолаз-небиолог срезал на участке № 2 со стандартной пробной площадки в 0,25 м² куртину массой 10,5 кг, из которой путем стандартного пересчета на 1 м², т.е. умножив массу пробы на 4 (см. «Материалы и методы»), получили УБМ 42 кг/м². Между тем распределение сахарины японской в куртинных поселениях неравномерно: слоевица сосредоточены в куртинах и почти полностью отсутствуют между ними. Реальная плотность куртин даже в максимально густых зарослях составляет не более 0,5–1,0 на квадратном метре. Поэтому на каждой станции необходимо указывать собственный коэффициент пересчета массы пробы в УБМ в зависимости от плотности расположения куртин. Для оценки плотности лучше всего использовать наблюдения с ТНПА. Исходя из ПП, указанного водолазом, реальная УБМ на участке № 2 могла быть не более 6 кг/м² [Дуленин, 2020]. Из-за показанных особенностей распределения растительности самостоятельные независимые водолазные сборы, выполняемые во время ресурсных съемок без «контроля сверху», учета характера и плотности распределения сахарины японской, неизбежно будут приводить к значительному завышению показателей ее обилия.

Вычислив УБМ по ПП, оцененному разными способами, и воспользовавшись показателями УБМ, полученными в результате водолазных сборов, рассчитаем запас сахарины японской на каждом обследованном участке (табл. 2).

Малые объемы выборок не позволяют выявить между ними статистически значимые различия. Тем не менее уровень различий минимален при сравнении запасов, рассчитанных разными способами через ПП ($p = 0,37–0,74$), и максимален при их сравнении с запасами, рассчитанными по водолажным сборам ($p = 0,11–0,20$). Средние величины запаса на участках, рассчитанные разными способами через ПП, довольно близки и различаются не более чем в 1,5 раза (872–1310 т). В то же время средний запас по участку, рассчитанный по водолажным сборам, превышает эти значения в 3,6–5,4 раза. Также стоит отметить, что даже сравнение расчета запаса, выполненного по водо-

лазным оценкам ПП и по водолазным же сборам с определением УБМ, дает разницу в средней оценке запаса на участке в 4,4 раза (соответственно 1058 против 4699 т).

Наименьший средний объем запаса по участку, рассчитанный по данным с микроТНПА (872 т), статистически случаен. Тем не менее, вероятно, он обусловлен методикой экосистемной съемки, предусматривавшей для получения более детальной картинке расположение камеры ТНПА на минимальной высоте над поясом растительности, с соответствующим уменьшением площади обзора. Очевидно, съемки с большей высоты и с максимальной площадью обзора нивелируют разницу в оценках с поверхности и с микроТНПА.

На пяти участках (№ 4, 7, 8, 9, 11) из 11 водолаз оценил ПП сахарины японской (рис. 3), однако в составе количественных проб, поднятых на поверхность для определения УБМ, этот вид полностью отсутствовал. Рассогласованность визуальных оценок, выполненных водолазом, и его сборов наблюдается весьма часто [Дуленин, 2017] и обусловлена методикой водолазной съемки: водолаз, спустившись на дно, берет пробу с учетной площади, после чего осматривается, оценивая ПП. На осмотренном им участке в несколько десятков квадратных метров ПП учитываемого вида может быть ненулевым и даже достигать значительных величин, тогда как на учетной площади в четверть квадратного метра (т.е. на 2 порядка меньше) этого вида может не оказаться совсем. Адекватное же увеличение учетной площади до 5–10 м² или количества повторностей [Фадеев, Лукин, 1982; Блинова и др., 2005] во время ресурсной съемки невозможно, поскольку трудозатраты на отбор проб возрастут на порядок. Поэтому, чтобы избежать искажений, водолазные сборы следует проводить под контролем научного сотрудника с поверхности, выполняя их в точках, указанных посредством микроТНПА.

Рассмотрим итоговые оценки промыслового запаса по обследованному району. Оценки общего запаса, рассчитанного через ПП довольно близки (табл. 3) и различаются не более чем в 1,5 раза. Однако оценки запаса по УБМ из водолазных сборов выше остальных в 2–3 раза. Оценки промысловой части запаса, выполненные через ПП, различаются в 1,2–1,7 раза. Что касается промысловой части запаса, вычисленной через УБМ, она превышает их в 2,4–4,1 раза, т.е. весьма значительно. Показанное выше завышение УБМ по водолазным сборам закономерно ведет и к завышенным оценкам общего и промыслового запаса.

Таблица 3

Итоговые оценки запаса по району исследований, выполненные разными способами

Таблица 3

Final estimates of the stock for all surveyed areas made by different methods

Показатель	Способ оценки запаса			
	Через ПП по фото ТНПА	Через ПП по наблюдениям с поверхности	Через ПП по наблюдениям водолаза	По УБМ из водолазных сборов
Общий запас, тыс. т	9,6	14,4	11,6	28,2
Пром. запас, тыс. т	6,8	11,7	8,2	28,2
Доля промыслового запаса, %	71	81	71	100
УПЗ, т/км	160	270	190	640
Промысловый запас/300 км*, тыс. т	48	81	57	192

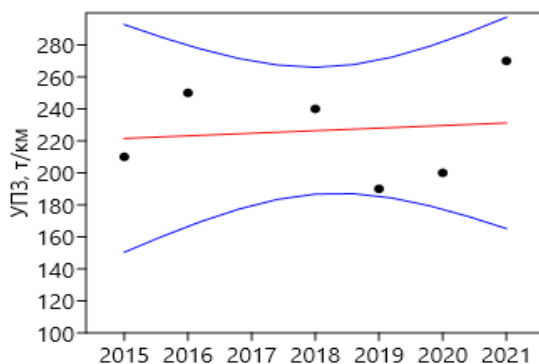
* Протяженность района распространения сахарины японской в северо-западной части Татарского пролива (в границах Хабаровского края, от мыса Туманного до мыса Сюркум).

Доли промысловой части запаса по визуальным оценкам были весьма близки (71–81 %), а по водолазным сборам все 100 % проб с присутствием сахарины японской были собраны на промысловых поселениях. Различия в оценках и доле промыслового запаса показывают, что визуальные наблюдения позволяют более детально их выявить между разными участками растительного покрова.

УПЗ сахарины японской в 2021 г. был равен 270 т/км (табл. 3). Это наибольший показатель за все годы визуальных наблюдений. В 2015–2020 гг. он составлял 190–250 т/км. Значения УПЗ, различаясь год от года (рис. 4), на рассмотренном временном отрезке не показывают статистически значимых трендов ($\alpha = 1,6 \pm 6,7$, $r^2 = 0,01$, $p = 0,8$). Отсутствие таких трендов в оценках УПЗ на временном промежутке с 2015 по 2021 г. свидетельствует как о стабильности результатов наблюдений, так и о стабильном состоянии промысловых поселений сахарины японской в обсуждаемом районе. Значения УПЗ, полученные в результате наблюдений из-под воды, несколько ниже (160–190 т/км), а по данным водолазных сборов — в 2,4 раза выше, чем по наблюдениям с поверхности.

Рис. 4. Межгодовые различия УПЗ сахарины японской в северо-западной части Татарского пролива. Красным показана линия регрессии; синим — ее 95 %-ные доверительные границы

Fig. 4. Interannual differences in the relative commercial stock of *Saccharina japonica* in the northwestern Tatar Strait. Regression line is red and the limits of 95% confidence are blue



Поскольку работа, выполненная в 2021 г., была первым опытом оценки промысловых запасов макрофитов вдоль протяженных морских побережий с использованием микроТНПА, ясно, что методика проведения таких съемок нуждается в уточнении и совершенствовании. Поэтому в ближайшие годы перспективен параллельный сбор данных с маломерных судов с использованием микроТНПА и независимых визуальных наблюдений с поверхности. Это позволит отработать оптимальные режимы проведения съемок подводными роботами и получить коэффициенты пересчета показателей обилия, полученных разными способами.

Выводы

Результаты водолажных сборов сахарины японской, выполненных по стандартизированным единообразным методикам ресурсных съемок, содержат значительные количественные и качественные искажения и приводят к кратному завышению показателей обилия и оценок промыслового запаса. Для устранения артефактов учета такие сборы должны проводиться при обязательном контроле с поверхности со стороны научного сотрудника. Контроль водолажных сборов с необходимой обратной связью следует осуществлять при помощи современных микроТНПА.

Наиболее простой и дешевый метод оценки промысловых запасов сахарины японской, расположенных на мелководьях до глубины 6 м, — параллельные независимые визуальные наблюдения с поверхности с последующим пересчетом ПП в УБМ. Его основным недостатком является невозможность адекватного документирования результатов съемки.

Оптимальный метод учета запасов сахарины японской — параллельные независимые визуальные оценки ПП по сериям изображений, полученных с микроТНПА. Они методически просты, мало чувствительны к внешним условиям съемки, могут выполняться на любых глубинах произрастания макрофитов и обеспечивают полное документирование полученных результатов. В ближайшие годы целесообразно совершенствование техники выполнения таких съемок.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы благодарят водолазов БИФ ВНИРО И.А. Овчинникова и А.В. Романенко за выполнение сборов и наблюдений под водой и сотрудников ХабаровскНИРО М.В. Дергачева и И.В. Занькова за наблюдения с поверхности.

The authors are thankful to VNIRO divers I.A. Ovchinnikov and A.V. Romanenko for samples collection and underwater observations and to M.V. Dergachev and I.V. Zankov (KhabarovskNIRO) for their observations from the sea surface.

Финансирование работы (FUNDING)

Работа выполнена по госзаданию в соответствии с календарным планом ХабаровскНИРО на 2021 г.

This study was carried out according to the state assignment in accordance with the calendar plan of KhabarovskNIRO for 2021.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все приемлемые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены.

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

All acceptable national, institutional and international ethical principles are observed.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

А.А. Дуленин — сбор материалов, независимое визуальное определение ПП в камеральных условиях, написание статьи.

А.В. Харитонов — сбор материалов, независимое визуальное определение ПП в камеральных условиях.

В.В. Свиридов — сбор материалов, ГИС-обработка данных.

A.A. Dulenin — collection of materials, visual assessment of projective cover in laboratory, text writing.

A.V. Kharitonov — collection of materials, visual assessment of projective cover in laboratory

V.V. Sviridov — collection of materials, GIS data processing.

Список литературы

Блинова Е.И. Водоросли-макрофиты и травы дальневосточных морей России (флора, распространение, биология, запасы, марикультура) : моногр. — М. : ВНИРО, 2014. — 240 с.

Блинова Е.И., Вилкова О.Ю., Милютин Д.М. и др. Методические рекомендации по учету запасов промысловых гидробионтов в прибрежной зоне. — М. : ВНИРО, 2005. — 80 с.

Гайл Г.И. Ламинариевые водоросли дальневосточных морей // Вестн. ДВФАН СССР. — 1936а. — № 19. — С. 31–65.

Гайл Г.И. Морская капуста. — Владивосток : ТИНРО, 1936б. — 35 с.

Гайл Г.И. Очерк водорослевого пояса приморского побережья в связи с некоторыми общими вопросами его использования: (отчет по поездкам вдоль Приморского побережья в 1928 и 1929 гг.) : Изв. ТИРХ. — 1930. — Т. 4, вып. 2. — 48 с.

Дуленин А.А. Некоторые методические проблемы водолазных гидробиологических учетных съемок и пути их разрешения // Изв. ТИНРО. — 2017. — Т. 190. — С. 231–244. DOI: 10.26428/1606-9919-2017-190-231-244.

Дуленин А.А. Оценка промысловых ресурсов и возможностей эксплуатации водорослевого пояса у материкового побережья Охотского моря в пределах Хабаровского края // Вестн. КамчатГТУ. — 2016. — № 37. — С. 39–49.

Дуленин А.А. Промысловые макрофиты западной части Татарского пролива (по результатам исследований 1999 г.) // Методические аспекты рыбохозяйственных исследований на Дальнем Востоке. — Хабаровск : Хабар. кн. изд-во, 2003. — С. 174–185.

Дуленин А.А. Распределение видов-доминантов макрофитов по глубине в северо-западной части Татарского пролива // Биол. моря. — 2019. — Т. 45, № 2. — С. 97–107. DOI: 10.1134/S0134347519020037.

Дуленин А.А. Результаты параллельных независимых визуальных оценок проективного покрытия дна при проведении учетной водорослевой съемки // Изв. ТИНРО. — 2020. — Т. 200, вып. 3. — С. 747–766. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-747-766.

Дуленин А.А. Ресурсы и распределение промысловых макрофитов западной части Татарского пролива (в пределах Хабаровского края) // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 170. — С. 17–29.

Дуленин А.А., Свиридов В.В., Харитонов А.В. Методические особенности фото- и видеосъемки с помощью подводных роботов в прибрежных исследованиях у морских побережий большой протяженности // Водные биологические ресурсы России: состояние, мониторинг, управление : докл. 2-й Всерос. науч. конф., посвящ. 90-летию КамчатНИРО (в печати).

Зинова Е.С. Водоросли Японского моря. Красные водоросли (Rhodophyceae) : Тр. Тихоокеанского комитета. — 1940. — Т. 5. — 164 с.

Зинова Е.С. Морская капуста (*Laminaria*) и другие водоросли, имеющие промышленное значение // Изв. ТОНС. — 1928. — Т. 1, вып. 1. — С. 7–42.

Кулепанов В.Н., Жильцова Л.В. Динамика ресурсов *Phyllospadix iwatensis* Makino на побережье Японского моря (Приморье) // Раст. ресурсы. — 2004. — Т. 40, № 3. — С. 29–35.

Паймеева Л.Г. Влияние внутривидовой конкуренции и фитофагии на выживаемость и состояние популяций *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. в северном Приморье // Рыбохоз. исслед. океана : мат-лы юбил. науч. конф. — Владивосток : Дальрыбвтуз, 1996. — Ч. 2. — С. 158–159.

Паймеева Л.Г., Гусарова И.С. Состояние зарослей *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. в северном Приморье // Комаровские чтения. — 1993. — Вып. 38. — С. 20–36.

Ресурсы и рациональное использование морских водорослей и трав дальневосточных морей России : моногр / под общ. ред. В.Н. Акулина. — Владивосток: ТИНРО, 2020. — 268 с.

Суховаева М.В. Распределение водорослей вдоль берегов Приморья // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 255–260.

Суховаева М.В. Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья. — Владивосток : Дальневост. кн. изд-во, 1969. — 25 с.

Суховаева М.В., Подкорытгова А.В. Промысловые водоросли и травы морей Дальнего Востока: биология, распространение, запасы, технология переработки : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 243 с.

Фадеев В.И., Лукин В.И. К методике подводных гидробиологических исследований верхней сублиторали в условиях подвижных морских экспедиций // Подводные гидробиологические исследования. — Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1982. — С. 21–34.

Шмаков В.М., Шулипенко Т.Ф. Определение величины проективного покрытия в зарослях воздушно-водных растений // Гидробиол. журн. — 1981. — Т. 17, № 2. — С. 103–105.

Jakubauskas M., Kindscher K., Fraser A. et al. Close-range remote sensing of aquatic macrophyte vegetation cover // Int. J. Remote Sensing. — 2000. — Vol. 21, № 18. — P. 3533–3538.

Liang Q., Zhang Yu., Ma R. et al. A MODIS-Based Novel Method to Distinguish Surface Cyanobacterial Scums and Aquatic Macrophytes in Lake Taihu // Remote Sens. — 2017. — Vol. 9, Iss. 2. DOI: 10.3390/rs9020133.

Minicheva G., Afanasyev D., Kurakin A. Black Sea Monitoring Guidelines: Macrophytobenthos. — Istanbul : Secretariat of commission on protection of the Black Sea against pollution, 2014. — 76 p.

Nababan B., Mastu L.O.K., Idris N.H., Panjaitan J.P. Shallow-Water Benthic Habitat Mapping Using Drone with Object Based Image Analyses // Remote Sens. — 2021. — Vol. 13, № 21. — P. 44–52. DOI: 10.3390/rs13214452.

Uhl F., Bartsch I., Oppelt N. Submerged kelp detection with hyperspectral data // Remote Sens. — 2016. — № 8(487). — P. 2–20.

Urbanski J.A., Mazur A., Janas U. Object-oriented classification of Quick Bird data for mapping seagrass spatial structure : Ecosystem approach to marine spatial planning. — Polish marine areas and the Natura 2000 network. 3.1.1.9 Task report. Comparative analysis of methods applied to acquire data necessary for identifying habitats. — 2009. — 15 p.

References

Blinova, E.I., *Vodorosli-makrofity i travy dal'nevostochnykh morey Rossii (flora, rasprostraneniye, biologiya, zapasy, marikul'tura)* (Algae-macrophytes and herbs of the Far Eastern seas of Russia (flora, distribution, biology, reserves, mariculture)), Moscow: VNIRO, 2014.

Blinova, E.I., Vilkova, O.Yu., Milyutin, D.M., Pronina, O.A., and Shtrik, V.A., *Metodicheskie rekomendatsii po uchetu zapasov promyslovykh gidrobiontov v pribrezhnoi zone* (Methodological Recommendations for the Inventory of Stocks of Commercial Aquatic Species in the Coastal Zone), Moscow: VNIRO, 2005.

Gayl, G.I., Laminaria algae of the Far Eastern seas, *Bulletin of the Far Eastern Branch of the Academy of sciences of the USSR*, 1936, no. 19, pp. 31–35.

Gayl, G.I., *Morskaya kapusta* (Sea kale), Vladivostok: TINRO, 1936.

Gayl, G.I., Eine uebersicht des tanguuertels des kuestengebietes im zusammenhang mit einigen allgemeinen fragen seiner ausbeutung (A report on the journeys along the Primorsky Krai coast in 1928 and 1929), *Izv. Tikhookean. Inst. Rybn. Khoz.*, 1930, vol. 4, no. 2.

Dulenin, A.A., Some methodical problems of SCUBA hydrobiological accounting surveys and the ways of their resolution, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2017, vol. 190, pp. 231–244. doi 10.26428/1606-9919-2017-190-231-244

Dulenin, A.A., Evaluation of resources and use opportunities for algal belt of the sea of okhotsk continental coast within Khabarovsk Krai, *Vestn. Kamchatskogo Gos. Tekh. Univ.*, 2016, no. 37, pp. 39–49.

Dulenin, A.A., Commercial macrophytes of the western part of the Tatar Strait (according to the results of research in 1999), in *Metodicheskiye aspekty rybokhozyaystvennykh issledovaniy na Dal'nem Vostoke* (Methodological aspects of fisheries research in the Far East), Khabarovsk: Khabar. Knizhnoye Izd., 2003, pp. 174–185.

Dulenin, A.A., Depth Distribution of Dominant Species of Macrophytes in the Northwestern Part of the Tatar Strait, *Russ. J. Mar. Biol.*, 2019, vol. 45, no. 2, pp. 97–107. doi 10.1134/S0134347519020037

Dulenin, A.A., Results of parallel independent visual evaluation of projective cover of the bottom during macrophyte assesment survey, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 3, pp. 747–766. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-747-766

Dulenin, A.A., Resources and distribution of commercial macrophytes in the Western Tartar strait (Khabarovsk territory), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2012, vol. 170, pp. 17–29.

Dulenin, A.A., Sviridov, V.V., and Kharitonov, A.V., Methodological features of photo and video filming using underwater robots engaged in research in long-distance coastal areas, *Dokl. 2-y Vseross. nauch. konf., posvyashch. 90-letiyu KamchatNIRO "Vodnye biologicheskie resursy Rossii: sostoyanie, monitoring, upravlenie"* (Proc. 2nd All-Russ. Sci. Conf., Commem. 90th anniversary of KamchatNIRO) (in press).

Zinova, E.S., Algae of the Sea of Japan. Red algae (Rhodophyceae), *Tr. Tikhook. Kom.*, 1940, vol. 5.

Zinova, E.S., Seaweed (Laminaria) and other algae of commercial importance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Promysl. Stn.*, 1928, vol. 1, no. 1, pp. 7–42.

Kulepanov, V.N. and Zhiltsova, L.V., Dynamics of resources of *Phyllospadix iwatensis* Makino at the coast of the Sea of Japan (Primorje), *Rastitel'nyye resursy*, 2004, vol. 40, no. 3, pp. 29–35.

Paimееva, L.G., Influence of intraspecific competition and phytophagy on the survival and state of populations of *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju Petr. in northern Primorye, in *Mater. yubileynoy nauch. konf. "Rybokhoz. issled. okeana"* (Proc. anniversary Sci. Conf. "Fishery research of the ocean"), Vladivostok: Dal'rybvuz, 2002, pp. 158–159.

Paimееva, L.G. and Gusarova, I.S., The status of beds of *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petr. in northern Primorsky Krai, *Komarovskiye Chteniya*, 1993, vol. 38, pp. 20–36.

Resursy i ratsional'noye ispol'zovaniye morskikh vodorosley i trav dal'nevostochnykh morey Rossii (Resources and rational use of seaweeds and grasses of the Far Eastern seas of Russia), Akulin, V.N., ed., Vladivostok: TINRO, 2020.

Sukhoveeva, M.V., Distribution of algae along the coast of Primorye, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 61, pp. 255–260.

Sukhoveeva, M.V., *Sostoyaniye zapasov, laminarii i nekotorykh drugikh vodorosley u beregov Primor'ya* (The state of stocks, kelp and some other algae off the coast of Primorye), Vladivostok: Dal'nevost. Knizhnoye Izd., 1969.

Sukhoveyeva, M.V. and Podkorytova, A.V., *Promyslovyye vodorosli i travy morey Dal'nego Vostoka: biologiya, rasprostraneniye, zapasy, tekhnologiya pererabotki* (Commercial algae and grasses of the seas of the Far East: biology, distribution, stocks, processing technology), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2006.

Fadeev, V.I. and Lukin, V.I., On the technique of underwater hydrobiological studies in the upper sublittoral zone in the conditions of mobile marine expeditions, in *Podvodnyye gidrobiologiches-*

kiye issledovaniya (Underwater Hydrobiological Research), Vladivostok: Dal'nevost. Nauchn. Tsentr, Akad. Nauk SSSR, 1982, pp. 21–34.

Shmakov, V.M. and Shulipenko, T.F., Determination of the size of the projective cover in thickets of air-aquatic plants, *Gidrobiol. Zh.*, 1981, vol. 17, no. 2, pp. 103–105.

Jakubauskas, M., Kindscher, K., Fraser, A., Debinski, D., and Price, K.P., Close-range remote sensing of aquatic macrophyte vegetation cover, *Int. J. Remote Sensing*, 2000, vol. 21, no. 18, pp. 3533–3538.

Liang, Q., Zhang, Yu., Ma, R., Loiselle, S., Li, J., and Hu, M., A MODIS-Based Novel Method to Distinguish Surface Cyanobacterial Scums and Aquatic Macrophytes in Lake Taihu, *Remote Sens*, 2017, vol. 9, no. 2. doi 10.3390/rs9020133

Minicheva, G., Afanasyev, D., and Kurakin, A., *Black Sea Monitoring Guidelines: Macrophyte-benthos*, Istanbul: Secretariat of commission on protection of the Black Sea against pollution, 2014.

Nababan, B., Mastu, L.O.K., Idris, N.H., and Panjaitan, J.P., Shallow-Water Benthic Habitat Mapping Using Drone with Object Based Image Analyses, *Remote Sens*, 2021, vol. 13, no. 21, pp. 44–52. doi 10.3390/rs13214452

Uhl, F., Bartsch, I., and Oppelt, N., Submerged kelp detection with hyperspectral data, *Remote Sens.*, 2016, no. 8(487), pp. 2–20.

Urbanski, J.A., Mazur, A., and Janas, U., Object-oriented classification of Quick Bird data for mapping seagrass spatial structure: Ecosystem approach to marine spatial planning, Polish marine areas and the Natura 2000 network. 3.1.1.9 Task report. Comparative analysis of methods applied to acquire data necessary for identifying habitates, 2009.

Поступила в редакцию 18.03.2022 г.

После доработки 13.04.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

*The article was submitted 18.03.2022; approved after reviewing 13.04.2022;
accepted for publication 20.05.2022*

Научная статья

УДК [639.2.053.2:597.556.35](265.53)

DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-466-497

EDN: FHOWDD



ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЗАПАСА ЧЕРНОГО ПАЛТУСА (*REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES MATSUURAE*) В ОХОТСКОМ МОРЕ

В.В. Кулик¹, И.И. Глебов¹, Н.Л. Асеева¹, Р.Н. Новиков^{2*}

¹ Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;

² Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО),
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18

Аннотация. Промысловый запас черного палтуса в рыболовной зоне «Охотское море» оценен с вероятностью в 97,5 % как переловленный с продолжающимся переловом. Такой результат получен методом двойной фильтрации апостериорных оценок параметров обобщенной модели прибавочной продукции в пространстве состояний (JABBA) и дополнительной настройки на основе ее результатов новой модели. Значительных изменений в индикаторах внешней среды и в режимах параметров не найдено. Основной причиной перелова считаем завышенный ориентир управления ($H = 10$ % от общей биомассы), назначенный на Дальнем Востоке России до его внутримодельных обоснований и применявшийся как ориентир для сравнения корректности модельной настройки до 2021 г. Некорректность его прежнего определения связана с неверными расчетами возрастной структуры черного палтуса из-за неточного метода определения возраста рыб по чешуе. Предложен новый и независимый от ошибок определения возраста метод определения состояния запаса и промысла на основе дополнительной фильтрации результатов модели JABBA. Предложено перейти на использование нового метода до окончательного исправления размерно-возрастного ключа, который прежде значительно занижал возраст черного палтуса. Новый ориентир управления промыслом H находится в 95 %-ном доверительном интервале от 2,5 до 5,4 % с медианой около 3,75 %. Предлагаемый ориентир незначительно выше используемого в Международном совете по исследованию моря для черного палтуса в северо-восточной Арктике ($H = 3,5$ %), где начаты обсуждения мер по его снижению до 2,5 %. Однако там условия обитания и, вероятно, скорость роста черного палтуса не совпадают с таковыми Охотского моря, поэтому мы должны продолжать собственные исследования оптимального уровня эксплуатации, а не принимать аналогичные из других районов ареала данного вида.

Ключевые слова: черный палтус, промысловый запас, Охотское море, прибавочная продукция, байесовский подход

* Кулик Владимир Владимирович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, vladimir.kulik@tinro-center.ru, ORCID 0000-0003-0920-5312; Глебов Игорь Иванович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, igor.glebov@tinro-center.ru; Асеева Надежда Леонидовна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, nadezhda.aseeva@tinro-center.ru; Новиков Роман Николаевич, старший научный сотрудник, novikov.r.n@kamniro.ru.

Для цитирования: Кулик В.В., Глебов И.И., Асеева Н.Л., Новиков Р.Н. Оценка состояния запаса черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) в Охотском море // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 2. — С. 466–497. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-466-497. EDN: FHOWDD.

Original article

Assessment of the stock status for greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) in the Okhotsk Sea

Vladimir V. Kulik¹, Igor I. Glebov¹, Nadezhda L. Aseeva¹, Roman N. Novikov²

¹ Ph.D., head of laboratory, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, vladimir.kulik@tinro-center.ru; Ph.D., leading researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, igor.glebov@tinro-center.ru; Ph.D., leading researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, nadezhda.aseeva@tinro-center.ru

² senior researcher, Kamchatka branch of VNIRO (KamchatNIRO), 18, Naberezhnaya Str., Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia, novikov.r.n@kamniro.ru

Abstract. State of the greenland halibut stock in the Sea of Okhotsk fishing zone is evaluated as overfished with a high probability of 97.5 % by the index of fishable biomass, and the overfishing continued in 2021. This conclusion is based on results of double filtering the posterior parameter estimates in the state-space generalized surplus production model JABBA (Just Another Bayesian Biomass Assessment), with additional tuning of the new model taking into account these results. The overfishing was not caused by significant changes of environmental parameters (average SST and EOF modes of SST were examined), but its main reason was the overestimated target harvest rate established for the Far East of Russia as 10 % of the total biomass or a half of natural annual mortality (20 %). This incorrect value of the rate was based on incorrect determination of age structure and terminal age for the halibut by the fish scale method. The new approach of the stock status evaluation with JABBA model is independent on the age data. It includes the additional filtering of the JABBA model result, its refinement with stringent tuning using the algorithm of No-U-Turn sampler, and checking additional parameters on hyperstability or hypersensitivity. The new reference point of the target harvest rate is between 2.5 and 5.4 % (95 % credible interval) of the total biomass, with a median of about 3.75 %. This new value is slightly higher than that one used by ICES for greenland halibut in the northeastern Atlantic (3.5 % for fishable biomass, its reduction to 2.5 % is discussed), but these values cannot be compared because of different habitat conditions and probably different growth rate of greenland halibut in the Okhotsk Sea and the Atlantic. Researches on the optimal level of greenland halibut exploitation should be continued; anyway, the new reference point of the target harvest rate has to be implemented immediately and to be used at least until correction of the age-length key for greenland halibut in the Okhotsk Sea. The input data and Stan code of the new model are presented in the annexes.

Keywords: greenland halibut, stock status, Okhotsk Sea, surplus production, Bayesian approach

For citation: Kulik V.V., Glebov I.I., Aseeva N.L., Novikov R.N. Assessment of the stock status for greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) in the Okhotsk Sea, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 2, pp. 466–497. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-466-497. EDN: FHOWDD.

Введение

Оценка состояния запаса и промысла требуется для определения рекомендуемой интенсивности эксплуатации гидробионтов, которая должна снижаться согласно правилу регулирования промысла (ПРП), если эти оценки вышли из безопасной зоны нахождения или режима постоянной интенсивности промысла [Бабаян, 2000]. Важно также учитывать тенденции в динамике биомассы и ее изъятия, в силу того что найденное в текущем году состояние запаса может значительно измениться в последующие годы в зависимости от промысла и неуправляемых и, что еще хуже, непредсказуемых компонентов биогеоценоза, которые и дают существенный вклад в неопределенность

моделей [Hilborn, 2020]. Даже в самых обеспеченных информацией оценках все равно могут находиться большие неопределенности в связи с ошибками модельных допущений [Punt, 2008]. Например, оценки состояния запаса очень чувствительны к предположениям о естественной смертности по возрасту [Jiao et al., 2012], селективности орудий лова [Brooks et al., 2009] и взаимосвязи между запасом и пополнением [Cury et al., 2014]. Ошибки в этих допущениях или параметрах (в моделях, где они подбираются) влияют на оценки биомасс и рекомендуемых уловов [Punt et al., 2021]. В методах, отслеживающих изменения длины рыб, ошибки могут быть настолько велики, что без калибровки относительно моделей роста рыб их вообще не рекомендуется использовать для определения состояния запаса, хотя они и могут показать тенденции в запасе [Kell et al., 2022].

Прогнозирование осуществляется с использованием моделей биологических процессов в лучшем случае, а в худшем — на основе моделей временных рядов. Любой эксплуатируемый запас содержит достаточно информации для определения максимального устойчивого улова (MSY — maximum sustainable yield), если сохранена история его уловов, которая позволит использовать модели, требующие такую информацию, но только уловов недостаточно для определения состояния запаса [Ovando et al., 2022]. Точная оценка состояния запаса возможна в моделях прибавочной продукции, если были заданы достаточно точные априорные распределения двух параметров: приемной емкости — K и мгновенного коэффициента популяционного роста — r , но все равно требуется их дополнительная фильтрация с оглядкой на биологию вида [Ovando et al., 2022]. В любом случае точность определения параметров моделей влияет на доверительный интервал прогноза.

Термин «перелов» не имеет общепринятого определения. Например, в Чили и комиссиях по управлению промыслом тунцов — ICCAT [www.iccat.int], IATTC [www.iatcc.org], WCPFC [www.wcpfc.int] и IOTC [www.iotc.org] — переловленным считается запас, чья нерестовая биомасса (SSB — spawning stock biomass) ниже той, что обеспечивает MSY. Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных наций (ФАО ООН) перелов определяет при снижении биомассы (B) ниже $0,8 \times B_{MSY}$, а в США и Новой Зеландии этот же запас будет считаться переловленным, если $B < 0,5 \times B_{MSY}$ [Hilborn, 2020]. Комиссия по рыболовству в северной части Тихого океана (СТО) [www.prfc.int] пока не имеет утвержденного определения термина «перелов». Там предлагалось придавать статус переловленного запаса сайре при $B < k \times B_{MSY}$ ($k \leq 0,25$) для учета ее высокой скорости роста, но до окончательной оценки стратегии управления (MSE — management strategy evaluation) и разработки ПРП принимают $k = 1$ ($B < B_{MSY}$). Таким образом, состояние перелова может изменяться на иное в связи с другим определением такого термина.

Объем допустимого улова (ОДУ) в России определяется согласно ПРП на 1 год вперед и зависит от прогноза оценки состояния запаса через 1 год и более, если запас переловлен. Будущие состояния сильно зависят от неопределенности текущих оценок, которые ни в одном из методов оценки запасов не бывают абсолютно точными. Подготовка материалов, обосновывающих ОДУ черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuiuae* в Охотском море, производится сначала для всей рыболовной зоны «Охотское море» целиком, а затем разделяется по входящим в нее промысловым подзонам: Северо-Охотоморской, Западно-Камчатской, Восточно-Сахалинской и Камчатско-Курильской. Разделение производится на основании информации, полученной на промысле и при проведении научных съемок.

Основанием для изначально общей оценки запаса является то, что в Охотском море обитает единая группировка черного палтуса предположительно подразделяющаяся на две субпопуляции [Дьяков, 1984, 1991; Николенко, Катугин, 1998]. У западнокамчатской субпопуляции размножение происходит в основном в желобе Лебедя и впадине ТИНРО, а развитие молоди — в зал. Шелихова и частично в северо-западной

части моря. Значительно меньшие объемы нереста наблюдаются на склонах впадины Дерюгина, где проходит основной нерест сахалинской части субпопуляции, а молодь обитает в заливах Сахалина. По мере взросления молодь совершает миграции в районы воспроизводства. Нагульная область половозрелых особей включает практически всю акваторию моря. Зависимость сахалинской субпопуляции от пополнения из камчатской была показана в результате имитации распространения агентов (пассивных частиц), представляющих планктонную стадию жизни черного палтуса, но значимого влияния моделируемых течений на камчатскую субпопуляцию выявить не удалось [Кулик и др., 2020a].

Оценка состояния запаса черного палтуса в Охотском море производится, как для единой популяции, поэтому правомочно применение моделей биологических процессов. Эти модели подразделяются согласно уровню информационного обеспечения на структурированные, например по возрасту (I уровень), и неструктурированные (II и III уровень) согласно приказу Росрыболовства № 104 от 06.02.2015 г. Материалы ОДУ водных биологических ресурсов, включающие оценку состояния запаса и промысла черного палтуса в зоне «Охотское море», были представлены для общественных обсуждений на сайте ТИНРО с 23 марта по 22 апреля 2022 г. [<http://tinro.vniro.ru>]. Наша оценка получена с использованием как I уровня информационного обеспечения в статистической когортной модели Синтез [Ильин и др., 2014] согласно рекомендациям ВНИРО [Бабаян и др., 2020], так и уровня II, реализованного в модели прибавочной продукции в пространстве состояний с использованием байесовского подхода — JABBA (Just Another Bayesian Biomass Assessment) [Winker et al., 2018]. Рекомендации ВНИРО включают разрешение использовать «модели-аналоги, прошедшие апробацию в международных организациях по рыболовству и профильных ведомствах развитых стран» [Бабаян и др., 2020, с. 275]. Модель JABBA используется во множестве международных комиссий по рыболовству, включая Комиссию СТО. Таким образом, формальных ограничений применения модели JABBA в дополнение к рекомендованной ВНИРО модели Синтез нет. Необходимость настройки модели JABBA возникла по причине отсутствия возможности в модели Синтез найти биологические ориентиры, обеспечивающие MSY, или их аналоги, имеющие значения, относительно которых устанавливаются целевые ориентиры управления промыслом. Это могло случиться из-за нахождения запаса в неизвестном, но в неизменном состоянии в течение всего периода, для которого применялась модель Синтез (с 2001 по 2021 г.).

Модель Синтез используется нами ежегодно с 2017 г., сначала по сумме уловов в трех подзонах [Кулик и др., 2020a], а с 2020 г. во всей зоне «Охотское море» по данным с 2001 г. Ранее 2001 г. информации о возрастной структуре уловов подготовлено не было. Ее надежность также вызвала сомнения из-за отсутствия актуальных для тех лет размерно-возрастных ключей. Используемый сейчас размерно-возрастной ключ построен по определениям возраста по чешуе, собранной в 2013 и 2017 гг. Мы допускали, что из-за предельного возраста в 17 лет, использованного в матрице уловов для модели Синтез, наблюдения уловов более старших возрастных групп особой роли играть не будут, так как они уже полностью элиминируются в модели. В модели Синтез плюс группы нет, а все особи старше 17 лет считались исчезнувшими.

Проблемы в настройке связаны с неизвестностью точного вылова, который полагался более высоким (чем сообщалось в официальной отчетности) из-за «нахлебничества» косаток и объедания улова придонными гидробионтами при длительных застоях донных сетей и ярусов, что приводит к потере улова или товарного вида и занижению сообщаемого улова, который рассчитывается от выпущенной продукции. Проблема «нахлебничества» косаток при промысле черного палтуса широко известна во всем мире, включая Охотское море [Николенко, 2010; Белонович, Бурканов, 2012; Зуенко и др., 2019] и Берингово, в котором средние потери из-за косаток колеблются от 9 до 28 % [Peterson et al., 2013]. В абсолютных величинах потери улова черного палтуса

в Охотском море могут составлять 2,6 тыс. т за сезон [Корнев и др., 2014]. Ранее мы уже пытались учесть различные доли потерь (от 0 до 1/3) и абсолютных величин, но прежние оценки публиковались только в виде материалов ОДУ для общественных обсуждений. В последних материалах ОДУ на 2023 г. оптимальными (но не по всем исследованным показателям качества настройки модели) оказались потери около 20 % изначального улова в модели Синтез.

Научная съемка донными травами в Охотском море в диапазоне обитания большей части черного палтуса в последний раз проведена в 2018 г. Тогда промысловый запас черного палтуса оценивался методом площадей около 116,9 тыс. т, а общий запас примерно равнялся 119,58 тыс. т. Предыдущие научные съемки в 2013 и 2010 гг. показали намного более высокие биомассы, поэтому была поставлена под сомнение оценка 2018 г. Сначала мы предположили, что в 2018 г. черный палтус еще не успел выйти в традиционные районы летнего нагула, а часть его находилась за пределами обследованной акватории, где плотность скоплений была выше, чем в летне-осенний период. Учетная съемка 2013 г. весьма схожа со съемкой, выполненной в 2010 г.

За пятилетний период, прошедший с предыдущих исследований 2013 г., по результатам съемки 2018 г. проявилось резкое снижение запасов черного палтуса в трех промысловых подзонах Охотского моря (рис. 1). Если в 2013 г. биомасса черного палтуса в пределах съемки была оценена в 206,2 тыс. т (промысловый запас — 190,8 тыс. т), то по результатам исследований весны 2018 г. ресурсы черного палтуса в трех подзонах оценены всего в 113,0 тыс. т, а промысловый запас — 110,4 тыс. т.

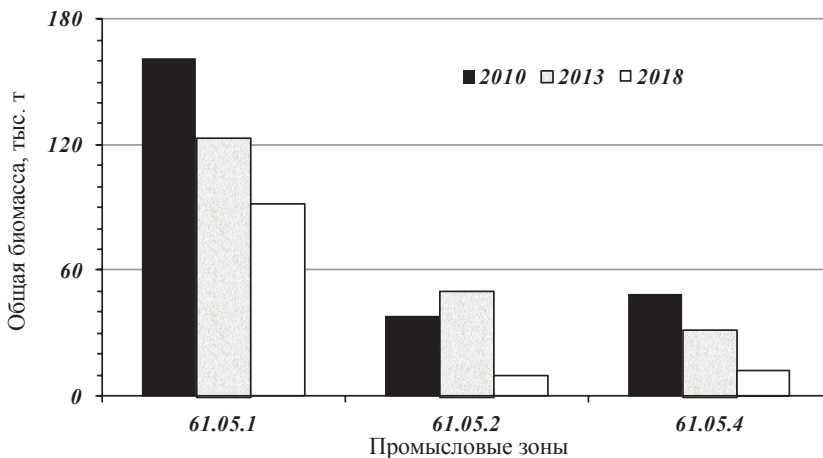


Рис. 1. Распределение общей биомассы черного палтуса по результатам донных учетных съемок 2010, 2013 и 2018 гг. по промысловым подзонам: 61.05.1 — Северо-Охотоморская, 61.05.2 — Западно-Камчатская, 61.05.4 — Камчатско-Курильская

Fig. 1. Total biomass ($\times 10^3$ metric ton) of greenland halibut in the fishing subzones: 61.05.1 — North Okhotsk Sea, 61.05.2 — West Kamchatka, 61.05.4 — Kamchatka-Kuril according to area-swept method applied to fishery-independent bottom trawl surveys in 2010, 2013, and 2018

Значительный для модели Синтез источник вероятных ошибок динамики численности черного палтуса обнаружен в 2021 г. Результаты сравнительной оценки возраста черного палтуса в Охотском море показали, что прежний метод определения возраста по чешуе значительно занижает возраст рыб длиннее 50 см [Бадаев и др., 2022]. Проведенных измерений возраста более точным методом (срезами через бугорок) пока недостаточно для создания нового размерно-возрастного ключа, а для повышения скорости и эффективности подготовки отолитов требуется высокоточная низкоскоростная пила [Бадаев и др., 2022]. Разница между определением возраста по новому методу (срезами через бугорок отолита) и по поверхности уже достигала 20 лет для крупного черного

палтуса в восточной части Берингова моря, составив в среднем 5 лет, а для мелких рыб была незначительной [Gregg et al., 2006]. Модель Синтез настроена в основном по данным ярусных уловов, в которых мелкий палтус не встречается. Следовательно, проведение уточнения размерно-возрастных ключей черного палтуса в Охотском море позволит снизить ошибки модели Синтез, но пока это невозможно, поэтому результаты модели Синтез здесь не будут рассматриваться.

В итоге цель данной работы заключается в повышении точности оценки состояния запаса черного палтуса в зоне «Охотское море» с использованием байесовского подхода в модели, не зависящей от корректности определения возраста рыб. Такой моделью является JABBA, но в ней мы уже обнаруживали сочетания параметров в апостериорных распределениях, приводящие к абсурдным (отрицательным) биомассам в долгосрочном прогнозе. Следовательно, нам необходимо дополнительно улучшить результаты из модели JABBA, подобрав более строгий алгоритм оптимизации параметров.

Материалы и методы

В данной работе используется вся доступная в ТИНРО статистическая информация по промыслу черного палтуса в Охотском море с 1976 по 2021 г. Более ранние данные по промысловой статистике содержат информацию по общему вылову палтусов без разделения по видам и морям [Пискунов, Фадеев, 1976].

Отдельно по подзонам Охотского моря вылов черного палтуса указывается только с 1995 г. Для уточнения вылова черного палтуса были дополнительно проанализированы материалы обзоров ТУРНИФ по промысловой обстановке в тихоокеанском бассейне в 1970–1988 гг. В период интенсивного промысла, 1976–1978 гг., за три года было выловлено более 35 тыс. т в восточной части моря. Сюда также включены данные донного сетного промысла японскими судами у восточного Сахалина и в нейтральной зоне Охотского моря в 1985–1993 гг. [Кодолов, Савин, 1994]. В обзорах сырьевой базы рыбной промышленности Дальневосточного бассейна 1971–1980 гг. уже отмечалось существование неучтенного статистикой вылова, поэтому нельзя считать найденные в архивных обзорах уловы точными. Модель JABBA по умолчанию допускает коэффициент вариации (CV) уловов в 5 %, но с учетом коррекции уловов из-за предполагаемых 20 % потерь, связанных с косатками и прочими причинами порчи улова, мы повысили CV до 30 %.

Общая промысловая статистика в виде судовых суточных донесений (ССД) доступна в отраслевой системе мониторинга (ОСМ) Росрыболовства [Пырклов и др., 2015], которая ведется в Центре системы мониторинга рыболовства и связи [<http://cfmc.ru/>] и сохраняется в ТИНРО при помощи сотрудников Института космических исследований Российской академии наук. Эта информация является важнейшей для настройки моделей II уровня информационного обеспечения.

В простейшем случае уловы (C) зависят от усилий (E , например судо-сутки или протраленная площадь), промысловой биомассы (B — fishable biomass) и улавливаемости запаса (q) по формуле (1) [Ovando et al., 2022]

$$C_t = q_t E_t B_t, \text{ тогда } U_t = C_t / E_t = q_t B_t, \quad (1)$$

где t — время, например год; U_t — улов на единицу усилия.

В худшем случае при наличии информации только по уловам пришлось бы допустить q и E какими-то константами. Благодаря ССД мы можем хорошо оценить усилия (E_t) начиная с суточного масштаба с 1997 г., а благодаря научным съемкам можем иметь априорное суждение о распределении q для них, если используем биомассы, найденные в съемках, вместо U_t . В промысловых обзорах нам также доступны U_t до периода сохранения ССД.

В модели JABBA также связь между U_t и B_t подразумевается прямопропорциональной, а улавливаемость q — стационарной по всем годам. Мы постараемся учесть

эффект гиперстабильности или гиперчувствительности [Hilborn, Walters, 1992] индексов по формуле

$$U_i = qB_i^h, \quad (2)$$

где h — параметр гиперчувствительности индекса численности при $h > 1$ или его гиперстабильности при $h < 1$ [Bannerot, Austin, 1983].

Настройка нашей новой модели из результатов модели JABBA и ее анализ будут проходить в языках программирования Stan* и R** посредством их связи через пакет RStan***. Ключевые параметры r и K зададим в нормальных априорных распределениях, но в логарифмическом масштабе, позволяя в Stan трансформировать их в естественный масштаб, что ускоряет настройку, поэтому формула (2) переведена в логарифмический масштаб:

$$\text{Ln}(U_i) = \text{Ln}(q) + h\text{Ln}(B_i). \quad (3)$$

В связи с тем что на вход новой модели в RStan вместо U_i будет дан ряд медиан B_i из модели JABBA, мы зададим узкие априорные равномерные распределения h от 0,7 до 1,3 и $\text{Ln}(q)$ от $\text{Ln}(0,7)$ до $\text{Ln}(1,3)$.

Уравнения обобщенной модели прибавочной продукции в пространстве состояний с использованием байесова подхода опубликованы [Brown et al., 2020] вместе с исходным текстом под свободной лицензией с указанием авторства (Creative Commons Attribution 4.0 International License) на языке Stan [<https://github.com/cbrown5/surplus-prodn-model>]. Наш исходный текст для Stan является упрощением уже опубликованного [Brown et al., 2020] ввиду замены двух периодов для q на один, оценки которых нам кажутся избыточными из-за отсутствия гипотезы о смене q по периодам, а также дополнением оценки параметра h по формуле (3). Наш исходный текст программы также доступен под идентичной лицензией в приложении (см. на сайте BSPM.stan). Эта модель далее в тексте будет называться BSPM.stan.

Априорное распределение $\text{Ln}(q)$ в оригинальном тексте [Brown et al., 2020] задано в гораздо более широком равномерном интервале: от $\text{Ln}(0,01)$ до $\text{Ln}(5)$ — потому что там q является неизвестным для промысловых индексов. Мы же уточняем биомассу из модели JABBA, подавая ее вместо U_i , следовательно, в идеале наш $q = 1$. Аналогичная ситуация может сложиться, если вместо U_i даются оценки биомасс по съемкам с учетом верного коэффициента уловистости (КУ). Если для каждого траления не определяется свой КУ, исходя из особенностей траления и его состава, а также аномалий окружающей среды, а используется одинаковый КУ для всех тралений, то смысл в отдельном КУ в моделях прибавочной продукции остается лишь для его проверки. В формуле (1) уже есть общий учет корректирующего усилия (коим может быть и исследованная площадь) через q , который для выделения тогда называют коэффициентом доступности запаса для съемки. В модели JABBA он ищется для любого индекса численности независимо от остальных в интервале от 10^{-30} до 10^3 , если не указать их сцепленность принудительно [Winker et al., 2018].

В данной работе абсолютный масштаб динамики биомассы калибруется относительно оценок, полученных в научных съемках, с использованием оценки коэффициента доступности запаса. Калибровка может быть пропущена назначением $q = 1$, что упростило бы модель, но не допускается в оригинальной модели JABBA. Тем не менее в Комиссии СТО есть неопубликованная модификация модели JABBA японских специалистов [Oshima et al., 2019], позволяющая указывать конкретные априорные

* Stan Development Team. Stan Modeling Language Users Guide and Reference Manual, 2022, StanHeaders version 2.21.0-7. <https://mc-stan.org>.

** R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022, version 4.1.3 <https://www.R-project.org/>.

*** Stan Development Team. RStan: the R interface to Stan, 2022, R package version 2.21.3, <https://mc-stan.org>.

распределения q для различных индексов. Жесткая фиксация $q = 1$ могла бы быть оправдана тем, что используемый КУ научных тралений абсолютно точен и не зависит от особенностей траления, а использованный метод оценки биомассы по научным съемкам точно отражает истинную биомассу. Последние допущения крайне наивны. Даже если не изменять метод пространственной интерполяции плотностей в тралениях на более адекватный, чем использовался ранее, что также требует отдельного исследования [Волвенко, 1998], то все равно начиная с расчета самих плотностей имеются большие вопросы. Например, опубликован КУ = 0,5 для черного палтуса длиннее 12 см и КУ = 0,2 для более мелких особей [Макрофауна..., 2014], а использованный КУ в материалах ОДУ для черного палтуса равен 0,4. В рейсовых отчетах КУ мог быть равен и 0,3 в некоторые годы. Таким образом, только из-за КУ оценки биомасс в научных съемках могут различаться минимум на 10 %. Более заметные различия в оценках биомасс по донным тралениям научных съемок могут достигаться в результате применения разных методов пространственной интерполяции. Например, общий запас черного палтуса в Охотском море оценивался в 2018 г. традиционным в ТИНРО методом площадей около 119,58 тыс. т, а по более корректной обобщенной аддитивной модели (GAM — generalized additive model [Hastie, Tibshirani, 2014; Wood, 2017]) составил в среднем 198,2 тыс. т, что выше предыдущей оценки на 66 %. Эта GAM, кроме самого улова и площади, учитывала и другие особенности траления: скорость, вертикальное раскрытие, глубину и придонную температуру, которая оказывала значимое влияние на распределение рыб, описывая 8,7 % их дисперсии [Кулик, Мазникова, 2021].

Следующим по сомнительной точности в научных съемках донными тралами (ДТ) является коэффициент пересчета горизонтального раскрытия трала от длины верхней подборы, равный 0,55 [Волвенко, 2013], как среднее из вероятного диапазона от 0,5 до 0,6 [Коротков, 1998]. Такой коэффициент в рейсовых отчетах и в материалах ОДУ не использовался, а использовалось среднее горизонтальное раскрытие, равное 16 м для стандартного донного трала с длиной верхней подборы 27,1 м (ДТ 27,1/24,4), но на шельфе западной части Берингова моря эта средняя уже выше — 16,4 м [Захаров, Емелин, 2016]. В экспериментах ТИНРО установлены отклонения от средней величины в 16 м в диапазоне от 60 % недоучета до 27 % переучета численности гидробионтов, а значение 16 м в инструментальных измерениях встречалось всего в 32 % случаев [Захаров и др., 2013]. И.В. Волвенко [2013] предложил вместо 16 м горизонтального раскрытия для ДТ 27,1/24,4 использовать 14,9 м. Переход на оценку И.В. Волвенко позволил бы увеличить биомассу почти на 7 %, что, например, для черного палтуса выражалось бы в увеличении общей биомассы на 14,2 тыс. т в 2012 г. Однако известна нелинейная положительная связь горизонтального раскрытия со скоростью траления [Волвенко, 2013], с длиной вытравленных ваеров, которая увеличивается с глубиной донного траления, например, при длине ваеров 900 м горизонтальное раскрытие ДТ 27,1/24,4 составит уже 20,1 м [Захаров, Емелин, 2016]. Даже на шельфе, где черный палтус встречается реже, чем на свале глубин, допущение о 16 м горизонтального раскрытия привело к более чем 10 % переучета его биомассы [Захаров, Емелин, 2016]. К сожалению, в Охотском море такие сравнительные работы не проведены.

Экспериментальные работы в ТИНРО показали, что ни КУ [Вдовин, 2000], ни горизонтальное раскрытие ДТ 27,1 [Захаров и др., 2019] не являются постоянными величинами и зависят от многих причин. Следовательно, нельзя считать оценки биомасс по съемкам абсолютно точными, поэтому мы допустили их ошибку в модели JABBA, соответствующую CV = 10 %, считая биомассы индексами U_i . В итоге, если использованный нами КУ = 0,4 и горизонтальное раскрытие 16 м были бы близки к истине, то коэффициент доступности (q) должен оказаться примерно равным 1. Априорные распределения для q в оригинальной модели JABBA не могут быть заданы, поэтому мы не сможем подогнать q для научных съемок к 1 преднамеренно.

Только три съемки донными тралами в Охотском море (в 2010, 2013 и 2018 гг.) были достаточно репрезентативными для черного палтуса, а остальные проводились

на шельфе, где черный палтус встречается редко. Всего трех съемок недостаточно для объективной настройки модели JABBA. Снизить субъективность оценок мы попытались привлечением промысловых индексов численности (CPUE — catch per unit of effort), полученных нами в ТИНРО в результате стандартизации наблюдений из баз данных (БД) «Промысел»* и «Ярусный промысел»**.

Материалы ОДУ доступны в период общественных обсуждений на сайте ТИНРО, но после них файлы удаляются. Следовательно, важные для данной работы части мы повторим ниже. При подготовке материалов ОДУ черного палтуса в зоне «Охотское море» на 2023 г. для настройки модели JABBA были использованы следующие оценки и обозначения.

- Catch — уловы в тысячах тонн (kt) с 1976 по 2021 г., завышенные в 1,25 раза для учета 20 % потерь, даны в приложении (см. на сайте CatchReinh_Ox.csv).

- Bsc — оценки общей биомассы по научным донным траловым съемкам в 2010 г. (249,46 тыс. т), 2013 (206,12 тыс. т) и 2018 гг. (198,18 тыс. т).

- FSBi — индекс эксплуатируемой биомассы из модели Синтез.

- i1 — CPUE с 1976 по 1992 г., соответствующие обзорам промысла в архиве ТИНРО, в тоннах за судо-сутки.

- i2 — стандартизированный индекс CPUE с 1976 по 1984 г. из помесечных CPUE.

- FMS — стандартизированный индекс CPUE из ССД из БД «Промысел» и ОСМ.

- LL — стандартизированный индекс CPUE из БД «Ярусный промысел» с 1996 г.

Все индексы представлены в приложении (см. на сайте cpueReinh_Ox.csv), также в приложении (см. на сайте seReinh_Ox.csv) доступны назначенные для Bsc, FSBi и i1 или рассчитанные для i2, FMS и LL стандартные ошибки индексов. Индексы i2, FSBi, FMS и LL даны там в относительном масштабе: экспоненцированы после центрирования средней в логарифмическом масштабе. В нашем случае FSBi аналогично ИКЕС в абсолютном масштабе меньше нерестового запаса, но не из-за порога в 45 см, отделяющего промысловых особей от непромысловых, как в районах 1–2 ИКЕС, а по другой причине. Мы рассчитали эксплуатируемую биомассу (FSBi) по формуле [Quinn, Deriso, 1999]

$$FSB_i = \sum_a^A s_a N_{a,i} W_{a,i}, \quad (4)$$

где i — год промысла; s — селективность, а интервал от a до A соответствует возрасту рыб в промысловых уловах (по существующему размерно-возрастному ключу от 3 до 17 лет); N — численность рыб; W — средняя масса, кг, которая по всем годам в настройке модели Синтез различалась только по возрасту. Оценки этих величин даны в приложении (см. на сайте SynthesisFSBi.xlsx).

Оптимальная s в модели Синтез найдена не логистической формы, а экспоненциально логистической:

$$s_a = \frac{\exp(a\beta(\gamma-a))}{1-\beta(1-\exp(a(\gamma-a)))}, \quad (5)$$

где оптимизированные коэффициенты модели $\alpha = 1,109$, $\beta = 0,232$, $\gamma = 9,347$, a — возраст рыб.

Селективность снижается после максимума на 9-м году жизни (при определении возраста черного палтуса по чешуе), что вызвано тем, что мгновенная естественная смертность M , оптимизированная в модели Синтез, с возрастом увеличивается (рис. 2), вероятно, из-за самцов, жизненный цикл которых короче, чем у самок. Другие формы M и s приводили к большим ошибкам в модели Синтез. Таким образом, нерестовый запас из-за логистической функции созревания оказывается выше эксплуатируемой

* Свидетельство № 6393 от 01.08.2000 г. о регистрации в Государственном регистре базы данных за № 0220006764 «Промысел».

** Свидетельство № 2017620882 от 11.08.2017 г. о государственной регистрации базы данных «Ярусный промысел».

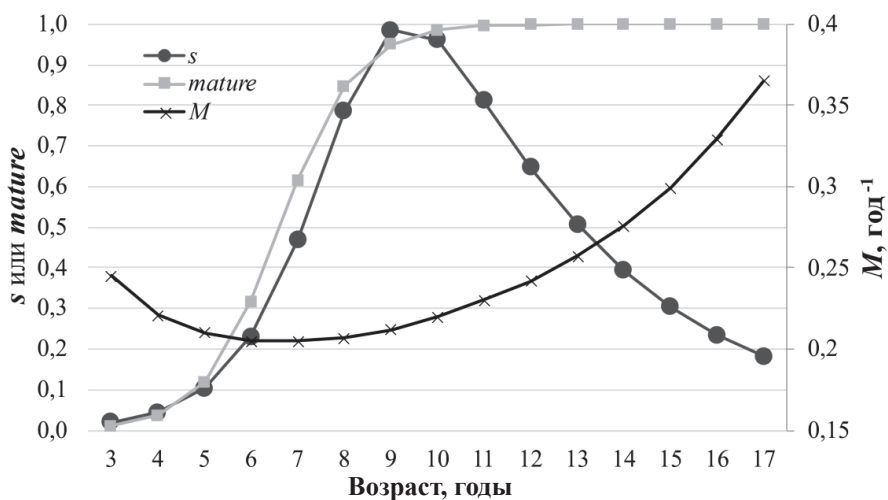


Рис. 2. Селективность (s), доля половозрелых рыб ($mature$) и мгновенная естественная смертность (M) черного палтуса в промысловой зоне «Охотское море», оптимальные для модели Синтез по определениям возраста рыб по чешуе

Fig. 2. Selectivity (s), maturity ($mature$) and instantaneous natural mortality (M) of greenland halibut in the Sea of Okhotsk fishing zone, which are optimal for the model Sintez if the age of fish was determined from scales

части популяции (рис. 3). Стоит обратить внимание, что в модели Синтез минимальная M вдвое выше средней опубликованной $M = 0,112 \text{ год}^{-1}$, которая была рассчитана по ГСИ [Cooper et al., 2007]. Это может служить очередным доказательством некорректных входных оценок численностей по возрасту рыб ($N_{a,i}$) для модели Синтез, поэтому FSB_i, полученный из нее, передан в модель JABBA не точным, а с ошибкой около 5 %.

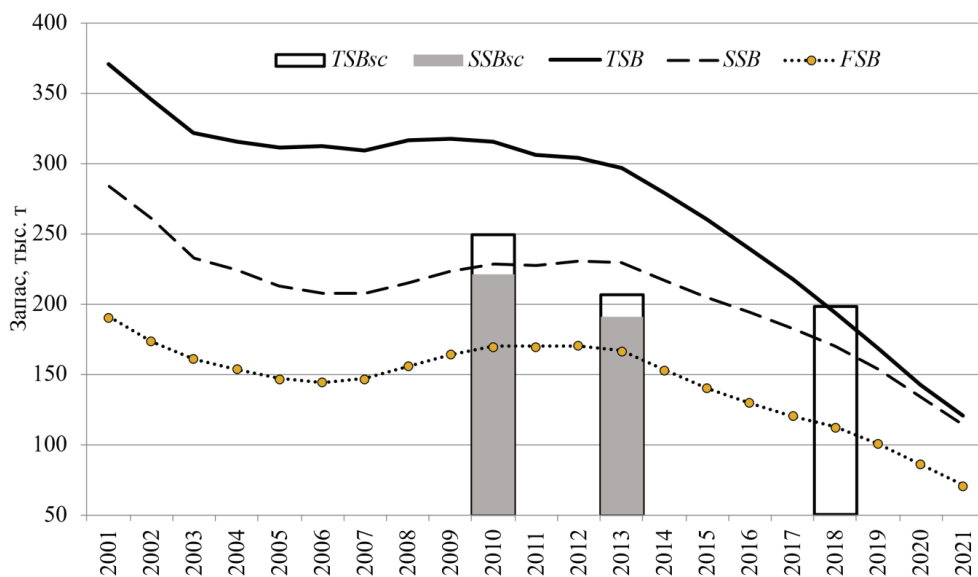


Рис. 3. Динамика из модели Синтез общего (TSB), промыслового (FSB) и нерестового (SSB) запасов черного палтуса на фоне оценок TSB и SSB по научным съемкам ($TSBsc$ и $SSBsc$)

Fig. 3. Dynamics of total stock (TSB), commercial stock (FSB), and spawning stock (SSB) for greenland halibut from the model Sintez compared to those estimated from fishery-independent surveys ($TSBsc$ and $SSBsc$)

Стандартизация CPUE предназначена для усиления связи индекса численности из CPUE с динамикой промыслового запаса посредством фильтрации отклонений,

влияющих на эффективность лова [Maunder, Punt, 2004]. Индекс CPUE может играть более важную роль в настройке модели, чем более редкие оценки биомасс из научных съемок, поэтому необходимо стандартизировать CPUE.

Стандартизации подвергнуты индексы $i2$, FMS и LL, исходя из самой дробной единицы улова. Среди них самой грубой единицей усилия являлись т/судо-сутки в уже агрегированном месячном масштабе, а исходная таблица для стандартизации CPUE по годам для $i2$ не включала никакой дополнительной информации, кроме месяца. Стандартизации $i2$ проведена в логлинейной модели [Quinn, Deriso, 1999] согласно рекомендациям, опубликованным в рецензируемом журнале ИКЕС [Bentley et al., 2012] по формуле

$$\ln(\text{CPUE}_i) = \alpha_{\text{Year}_i}^{\text{Year}} + \alpha_{\text{Month}_i}^{\text{Month}}, \quad (6)$$

где $\alpha_{\text{Year}_i}^{\text{Year}}$ — коэффициент i -го года (Year_i) из вектора соответствующих коэффициентов в диагонали матрицы Year, аналогично по месяцам (Month).

Логарифмическая трансформация биологических наблюдений, имеющих только положительные значения (как CPUE), используется давно [Beverton, Holt, 1957] и предлагалась во ВНИРО [Аксютин, 1970] и в ТИНРО для трансформации данных из научных тралений [Волвенко, 1998]. Более сложные трансформации или модели для среднемесячных CPUE по годам нам кажутся избыточными. Учет эффекта месяца в году по формуле (6) позволил снизить дисперсию логлинейной модели на 6,8 % из общей учтенной дисперсии около 12,5 %.

Следующей по подробности исходной информацией являлась стандартизация ССД в FMS с 1997 г., т.е. минимальный масштаб уже не месяц, а сутки для каждого судна. Наш опыт показывает, что в Охотском море большую часть дисперсии при стандартизации CPUE может описывать такой фактор, как код судна [Кулик и др., 2020a]. С этой целью широко используются обобщенные линейные модели (GLM — generalized linear model) с каким-либо распределением из экспоненциального семейства и аддитивной ошибкой [Venables, Ripley, 2002]. Потому мы начали с уже опубликованного варианта стандартизации [Кулик и др., 2020a], но, следуя аналогичному подходу [Кулик и др., 2020б], нашли более оптимальную GAM в пакете «mgcv» [<https://cran.r-project.org/package=mgcv>] для языка программирования R. Оптимальная по информационному критерию Шварца-Байеса (BIC) [Sakamoto et al., 1986] GAM с учетом всех доступных независимых переменных найдена по формуле линейного предиктора (η)

$$\eta_i = \alpha_{\text{Year}_i}^{\text{Year}} + \alpha_{\text{idves}_i}^{\text{IdVes}} + f(\text{Month}_i | \text{Subzone}_i), \quad (7)$$

где $E(\text{CPUE}_i) = \exp(\eta_i)$, а дисперсия имела степенную связь с математическим ожиданием (μ) в составном распределении Пуассона-Гамма (или Твиди) степенной функцией с параметром p [Jørgensen, 1997] по формуле $\sigma^2 = \text{Var}(\mu) \phi = \mu^p \phi$, где ϕ — коэффициент масштаба дисперсии; $\alpha_{\text{idves}_i}^{\text{IdVes}}$ — коэффициент i -го судна (idves_i) из вектора соответствующих коэффициентов в диагонали матрицы IdVes; f — тонкоплечный регрессионный сплайн (TPC) [Wood, 2003], аппроксимирующий изменения эффективности лова по месяцам (Month_i) для каждой промысловой подзоны отдельно (Subzone_i).

Параметр p оценивался вместе с остальными коэффициентами. Если этот параметр приблизился к 2, тогда распределение Твиди можно было бы заменить на распределение Гамма, а если к 1, то Пуассона [Dunn, Smyth, 2005]. В данном случае он найден меньше 2 ($p = 1,96$).

Включение в стандартизацию CPUE кодов (IdVes) или названий судов как факторов является стандартной практикой [Bentley et al., 2012]. Это логично, если вспомнить, что суда одного типа могут значительно различаться оснащенностью и мощностью, а их капитаны и команды опытностью. Наша GAM по FMS объяснила 19,4 % отклонений (в логарифмическом масштабе функции связи), в то время как модель из прошлой публикации [Кулик и др., 2020a] описала только 15,9 % дисперсии с учетом новых CPUE, а модель, не включавшая ничего, кроме фактора лет, объясняла всего 2,9 % дисперсии.

Эффект месяцев по подзонам увязал 3,7 % дисперсии, а коды судов — 11,2 %. В последние 6 лет оценки из GAM значительно ниже аналогичных при стандартизации только по годам, без учета прочих факторов (рис. 4). Следовательно, стандартизация была действительно необходима.

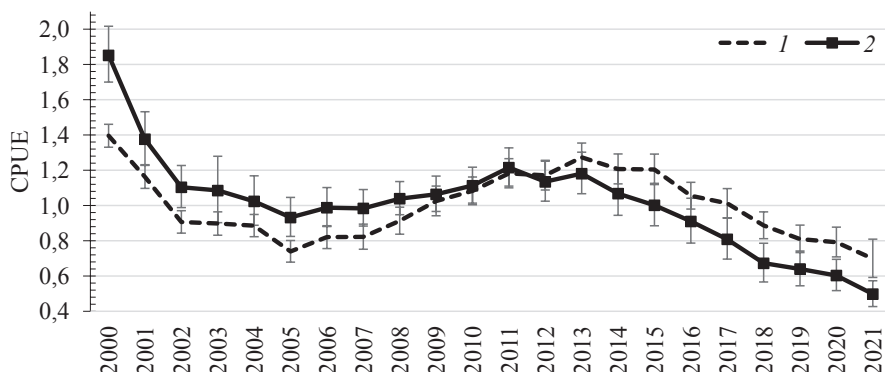


Рис. 4. Безразмерные CPUE черного палтуса в зоне «Охотское море» при стандартизации только по годам (1) и в GAM (2), центрированные средними в масштабе Ln, а затем экспоненцированные. Усы показывают 95 %-ные доверительные интервалы оценок

Fig. 4. Dimensionless CPUE of greenland halibut in the Sea of Okhotsk fishing zone when standardized by years (1) and in GAM (2), centered by averages on the Ln scale, and then exponential. Whiskers show 95 % confidence intervals of the estimates

Самая подробная информация доступна нам из БД «Ярусный промысел» по каждой наблюдаемой операции в килограммах на 1000 крючков. Стандартизация CPUE для LL проведена по следующим независимым переменным.

- LnT — логарифмически трансформированная длительность застоя яруса в часах.
- Year — год как категориальный фактор.
- Month — месяц как категориальный фактор.
- LnH — логарифмически трансформированные глубины в метрах по позициям лова, уточненные из Общей батиметрической карты океанов [The GEBCO_2019 Grid, <http://www.gebco.net>] при их отсутствии.
- months — цифровой порядковый номер месяца в году.
- x — долгота постановки в десятичных географических градусах.
- y — широта постановки в десятичных географических градусах.
- xkm — долгота постановки в универсальной трансверсальной проекции Меркатора для 56-й зоны Северного полушария (UTM56N) на километровой сетке.
- ykm — широта постановки на километровой сетке в UTM56N.

Оптимальной по BIC оказалась GAM по формуле

$$\eta_i = f(\text{LnT}) + \alpha_{\text{year}_i}^{\text{Year}} + f(\text{months}) + f(\text{LnH}) + f(\text{xkm}, \text{ykm}). \quad (8)$$

Оптимизация числа псевдоузлов TPC в GAM проведена методом обобщенной кросс-валидации [Wood, 2004, 2011]. Оптимальное число псевдоузлов TPC для LnH и months искалось в пределах от 1 до 4 во избежание переобучения модели в «mgcv» одновременно с другими параметрами.

Вследствие неравномерного покрытия и малочисленных наблюдений полученный индекс LL достигал 14 % ошибки в логарифмическом масштабе. Это не так сомнительно, как резкие изменения LL, необъяснимые с точки зрения результатов оценки биомассы в модели JABBA (рис. 5).

Входной информацией для новой модели BSPM.stan служили медианы отфильтрованных вероятных уловов и биомассы. Фильтрация сочетаний параметров осуществляется в три этапа. Первый этап — скользящая перекрестная проверка. Она включает отброс тех сочетаний параметров, что при прогнозировании из прошлого на

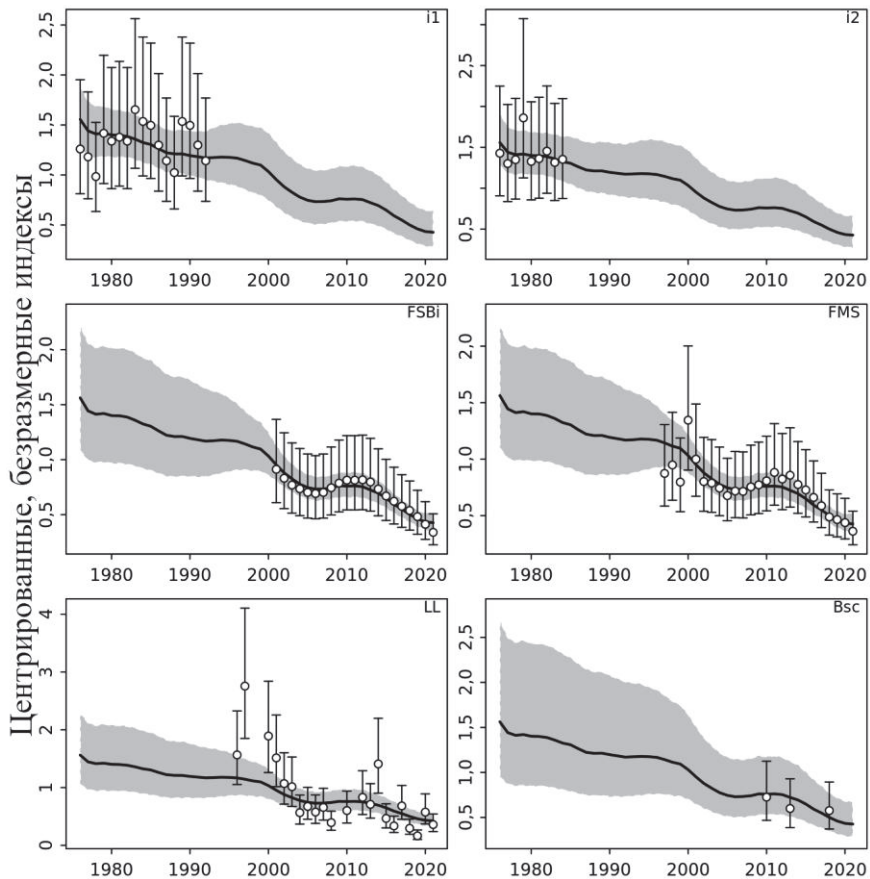


Рис. 5. Относительная динамика биомассы черного палтуса в промысловой зоне «Охотское море» из модели JABBA (черная кривая) с доверительными интервалами (серая заливка) в масштабе коэффициентов центрированных индексов: **i1** — CPUE; **FSBi** — FSB из модели Синтез. Стандартизированные CPUE — **LL** — по данным наблюдателей на ярусном промысле из GAM по формуле (8), **i2** — с учетом месяцев промысла по формуле (6), **FMS** — по данным ССД из GAM по формуле (7) и **Bsc** — из научных донных траловых съемок

Fig. 5. Relative dynamics of the greenland halibut biomass in the Sea of Okhotsk fishing zone from the JABBA model (black curve) with credible intervals (gray shading) in the scale of coefficients of centered indices: **i1** — CPUE; **FSBi** — commercial stock from Sintez model. Standardized CPUE: **LL** — longline fishery observers data processed with GAM (Formula 8), **i2** — the same taking into account the months of fishing (Formula 6), **FMS** — daily catch per vessel data processed with GAM (Formula 7), and **Bsc** — the data of accounting bottom trawl surveys

1 год вперед, начиная с 2014 г. не попадали в межквартильный интервал финальных оценок состояний запаса следующего года. Второй этап включал отброс тех сочетаний параметров, что при прогнозировании из 2014 г. не попадали в межквартильный интервал финальных оценок состояний запаса 2021 г. Наконец мы удаляли сочетания параметров, полученных от уловов, которые оказались меньше официальных, что могло случиться из-за высокого $CV = 30\%$. В новой модели BSPM.stan алгоритм настройки сконфигурирован так, чтобы отсекал сочетания параметров или их цепочки целиком, если они приводят к отрицательным биомассам в перспективе.

Дополнительно к исследованию влияния промысла на динамику запаса черного палтуса мы начнем исследование изменений в окружающей среде. Самой высокой пространственной и временной точностью из непрерывных рядов обладают синтезированные из различных источников оценки температуры поверхности моря (SST — Sea Surface Temperature). Они сохранены в ячейках с разрешением 0,01 географического

градуса по широте и долготе за каждый день четвертого уровня обработки в проекте JPL MUR MEaSURES Project* и извлечены нами для Охотского моря с 2003 по 2021 г. Их помесечное осреднение проведено по рыболовным подзонам в Охотском море и равноплощадным гексагонам при помощи пакета exactextract** для языка R. Размеры гексагонов подобраны таким образом, чтобы было можно провести анализ эмпирических ортогональных функций (ЭОФ [Zhang, Moore, 2015]). Их число должно было быть меньше числа временных срезов (19 лет по 12 месяцев). Такому количеству (менее 228) соответствовала гексагональная сетка разрешения № 7 в пакете dggridR*** для языка R. Площадь каждого гексагона составила 23,3 тыс. км² с расстояниями между ними около 151 и 172 км. Выделение главных компонент из ЭОФ проведено в пакете «wql»**** для языка R.

Анализ временных рядов проведен как по средним SST по подзонам, так и по компонентам ЭОФ из гексагональной сетки при помощи периодического сезонного разложения локально взвешенной регрессии [Cleveland et al., 1990] согласно рекомендациям в пакете «fpp3»***** для языка R.

Оценка значимости линейной тенденции в годовых компонентах средних SST и их ЭОФ проведена с учетом авторегрессии первого порядка, если в ошибках линейной регрессии обнаруживались значимые ($p < 0,05$) по тесту Дарбина-Уотса [Fox, 2016] отклонения от их независимости по времени согласно рекомендациям [Blanchard et al., 2010].

Таким образом, самые точные данные нам доступны только в 21-м веке, а за 20-й век нам придется сделать допущение об аналогичной стационарности параметров. Это не будет способствовать повышению точности наших результатов, но иного пути мы не видим. Однако именно в 21-м веке биомасса черного палтуса в Охотском море резко снизилась, поэтому наш интерес к последней паре десятилетий считаем оправданным.

Результаты и их обсуждение

Вылов является важной управляющей переменной в моделях прибавочной продукции, поэтому перед использованием его вероятных оценок из модели JABBA (рис. 6) мы удалили все те сочетания параметров, которые были найдены при допущении улова ниже официальных, и получили новые оценки медиан вероятных уловов, доступные в приложении за все годы (см. на сайте Catch.csv). В итоге оказалось, что в среднем доля потерь уловов в последние годы выше 20 % и растет, а состояние запаса резко ухудшилось в 2017 г. (рис. 7).

Итогом такой фильтрации явились новые оценки медиан биомассы черного палтуса, которые были использованы в нашей новой модели BSPM.stan как индекс численности, доступный в приложении (см. на сайте spue.csv). Также на сайте доступен скрипт для повторения настройки модели BSPM.stan, содержащий стартовые значения параметров и использованную конфигурацию модели в приложении (см. на сайте start.R).

Еще до уточнения параметров модели согласно нашей новой методике уже очевидно, что отношение биомассы MSY к приемной емкости (P_{MSY}) не пересекалось

* JPL MUR MEaSURES Project. GHRSSST Level 4 MUR Global Foundation Sea Surface Temperature Analysis Ver. 4.1, PO.DAAC, CA, USA, 2015. doi 10.5067/GHGMR-4FJ04.

** Baston D. exactextract: Fast Extraction from Raster Datasets using Polygons. R package version 0.7.2. 2021. <https://CRAN.R-project.org/package=exactextractr>.

*** Barnes R. and Sahr K. dggridR: Discrete Global Grids. R package version 3.0.0. 2021. <https://github.com/r-barnes/dggridR/>.

**** Jassby A.D., Cloern J.E. wql: Exploring Water Quality Monitoring Data. R package version 0.4.9. 2017. <https://cran.r-project.org/package=wql>.

***** Hyndman R. fpp3: Data for «Forecasting: Principles and Practice» (3rd Edition). 2022. <https://github.com/robjhyndman/fpp3-package>, <https://OTexts.com/fpp3/>.

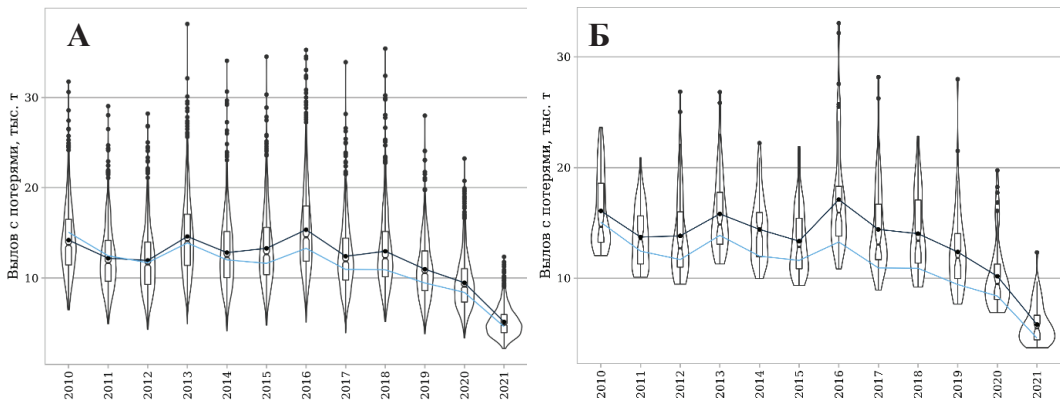


Рис. 6. Распределение вероятных уловов в модели JABBA в виде виолончельных графиков и ящиков по квартилям с усами, в которых черная кривая соединяет средние значения, а синяя показывает заложенный улов с учетом 20 % потерь: **А** — с предварительным учетом 20 % потерь и $CV = 30\%$; **Б** — после удаления из **А** всех уловов менее суммы уловов из ССД

Fig. 6. Distribution of probable catches in JABBA model in the form of violin plots and boxes by quartiles with whiskers. Black curve connects the average values, blue curve shows the catch, considering 20 % losses: **A** — with preliminary allowance for 20 % losses and $CV = 30\%$; **B** — after removal of all daily catches less than the daily sum of catches from the fishery statistics

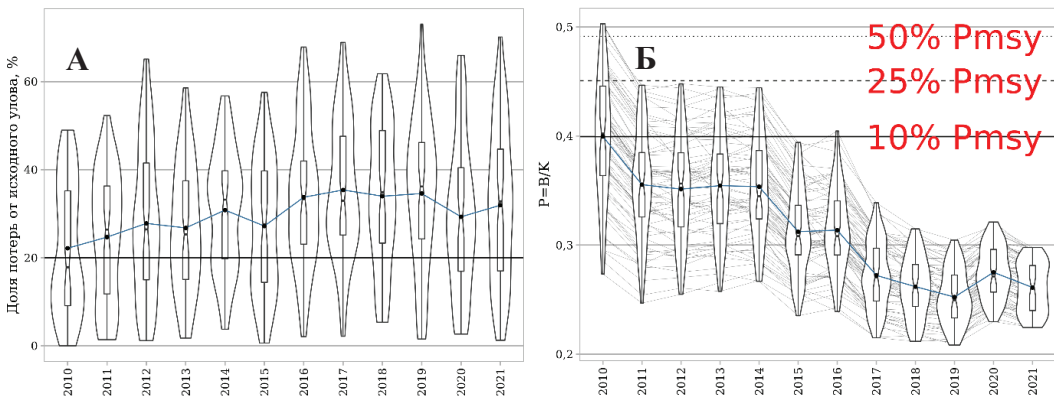


Рис. 7. Распределение вероятных оценок: **А** — потери уловов в процентах от изначально пойманных рыб (потери в 20 % отмечены горизонтальной чертой); **Б** — биомассы (В) в долях от приемной емкости (К). Кривая соединяет средние оценки. Pmsy отмечает перцентили распределения B_{MSY}/K

Fig. 7. Distribution of probable estimates: **A** — loss of catches as a percentage of initially caught fish (losses of 20 % are marked by horizontal line); **B** — biomass (B) relative to the carrying capacity (K). Blue curve connects the average values. Percentiles of the B/K distribution are marked

никакими из всех вероятных значений относительной динамики биомассы ($P = B/K$) черного палтуса с 2011 г., а с 2017 г. отсутствует пересечение любых P с 90 %-ным доверительным интервалом P_{MSY} (рис. 7).

Уточнение параметров модели произведено относительно медиан, найденных в модели JABBA, уловов и биомасс. В итоге удалось очень точно воспроизвести индекс численности в новой программной реализации модели прибавочной продукции BSPM.stan: коэффициент детерминации между входной B из JABBA и выходной $B(CPUE)$ из BSPM.stan достиг 0,9999773 (рис. 8).

Новые оценки параметров BSPM.stan и их доверительные интервалы (CI) показаны в сравнении с таковыми из модели JABBA в табл. 1. Ключевые параметры: уравновешенная биомасса девственного запаса, или приемная емкость (K), и мгновенный коэффициент популяционного роста (r) найдены в более узком доверительном

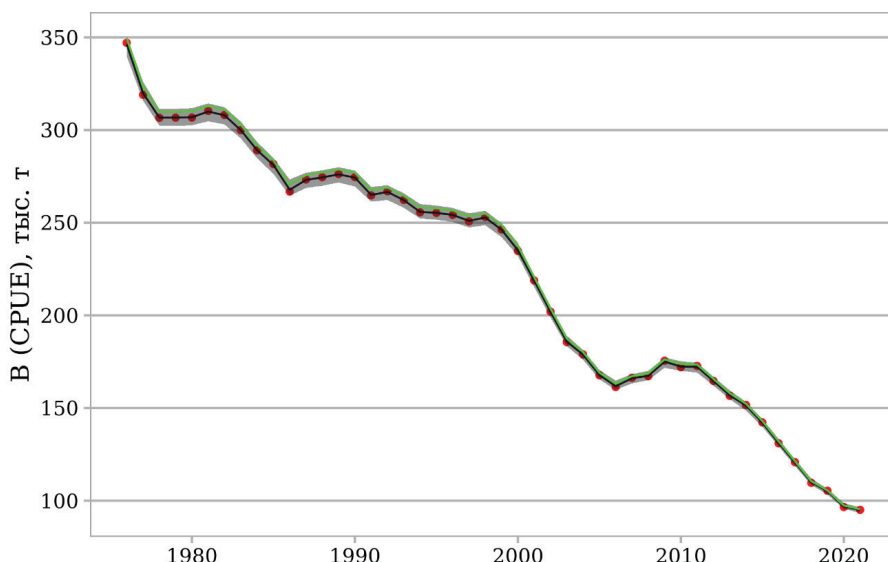


Рис. 8. Медиана оценок B из модели JABBA (зеленая кривая) на фоне 95 %-ного доверительного интервала оценок CPUE из модели BSPM.stan (серая заливка) и их медиан (черная кривая и красные точки)

Fig. 8. Median of B estimates from JABBA model (green curve) on the background of 95 % confidence interval of the CPUE estimates from the new model (gray shading) and their medians (black curve and red dots)

Таблица 1

Оценки параметров из модели JABBA и новой модели (BSPM.stan)

Table 1

Estimates of parameter from JABBA model and new model (BSPM.stan)

Параметр	Модель	Медиана	CI, 2,5 %	CI, 97,5 %
K , тыс.т	JABBA	365,651	263,896	541,623
	BSPM.stan	393,653	324,925	485,928
r	JABBA	0,098	0,063	0,156
	BSPM.stan	0,088	0,062	0,122
$P_{1976} = B_{1976}/K$	JABBA	0,972	0,888	1,060
	BSPM.stan	0,900	0,709	0,994
Ошибка процесса	JABBA	0,053	0,034	0,086
	BSPM.stan	0,0068	0,0026	0,0147
Параметр формы	JABBA	2,042	0,939	4,826
	BSPM.stan	2,375	1,617	3,227
h	BSPM.stan	0,996	0,939	1,069
q	BSPM.stan	1,021	0,718	1,288

интервале, чем ранее, но стартовое в ряду наблюдений соотношение P_{1976} наоборот, стало менее определенным. Однако последующие P становились с каждым годом все более точными (рис. 9). Найденные параметры гиперстабильности (h) и улавливаемости (q) незначительно отличались от единицы. Однако улавливаемость находилась в более широких пределах.

Приемная емкость (K) определяет масштаб биомассы моделей JABBA и BSPM.stan, в которых настройка ведется в относительном масштабе изменений P . Мгновенный коэффициент популяционного роста (r) тесно связан с оптимальным уровнем эксплуатации. Таким образом, получив более определенный, но низкий r , мы также получили и более низкий H_{MSY} . Новые ориентиры сравниваются с полученными ранее в модели JABBA (табл. 2).

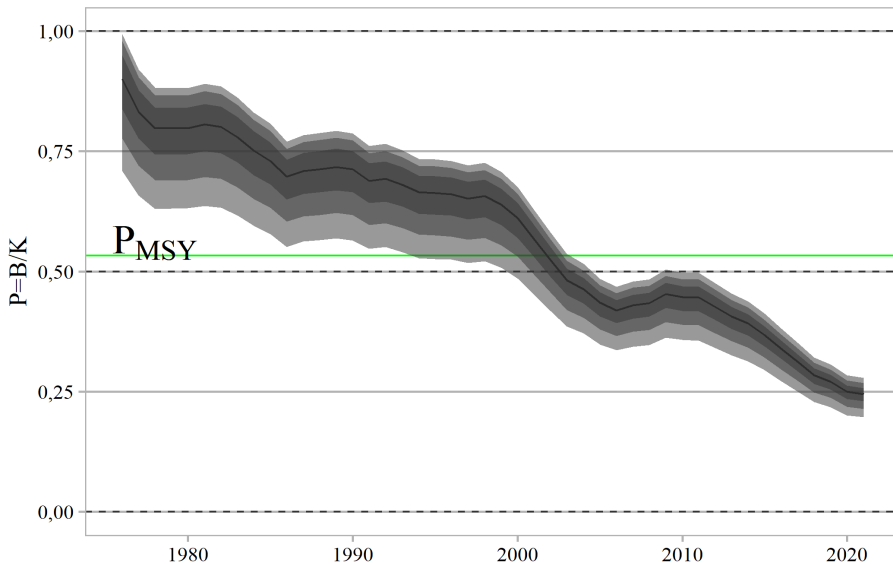


Рис. 9. Медиана оценок состояния запаса черного палтуса в промысловой зоне «Охотское море» в модели BSPM.stan (черная кривая) и ее доверительные интервалы 95 %, 80 и 50 % (показаны серой заливкой различной интенсивности)

Fig. 9. Median estimates of the greenland halibut stock status in the Sea of Okhotsk fishing zone found in the BSPM.stan model (black curve), and its credible intervals of 95 %, 80 and 50 % (gray shading of different intensity)

Таблица 2

Биологические ориентиры управления промыслом черного палтуса в промысловой зоне «Охотское море»

Table 2

Biological reference points for the stock of greenland halibut in the Sea of Okhotsk fishing zone

Ориентир	Модель	Медиана	CI, 2,5 %	CI, 97,5 %
H_{MSY}	JABBA	0,052	0,020	0,108
	BSPM.stan	0,037	0,025	0,054
B_{MSY} , тыс. т	JABBA	181,740	99,572	327,944
	BSPM.stan	209,373	160,093	270,879
MSY, тыс. т	JABBA	9,091	5,550	12,759
	BSPM.stan	7,895	6,091	9,791
B_{2021}/B_{MSY}	JABBA	0,507	0,326	0,771
	BSPM.stan	0,245	0,197	0,279

В результате более точной настройки модели BSPM.stan мы можем утверждать, что биомасса черного палтуса в промысловой зоне «Охотское море» однозначно находится ниже оптимального уровня и с вероятностью 97,5 % эксплуатация запаса находится в состоянии продолжающегося не первый год перелова и состоявшегося перелова в 2021 г. (рис. 10). Взяв за целевые ориентиры MSY-точки, мы можем предложить следующее ПРП (рис. 11). Согласно этому ПРП, минимальный улов в 21-м веке (в 2021 г.) был выше безопасного.

Альтернативные методы определения ОДУ сильно зависят от точности определения возраста рыб. Например, в оценке запаса черного палтуса в восточной части Берингова моря естественная смертность M принята равной $0,112 \text{ год}^{-1}$ по гонадосоматическому индексу (ГСИ) [Cooper et al., 2007]. Идентичная величина $M = 0,112 \text{ год}^{-1}$ получена по предельному возрасту рыбы в 37 лет [Hoenig, 1983], что хорошо согласуется с известной оценкой предельного возраста в 36 лет [Gregg et al., 2006]. Целевой ориентир по промысловой эксплуатации в России для дальневосточного черного палтуса ранее 2017 г. принимался равным половине естественной убыли, но последняя при-

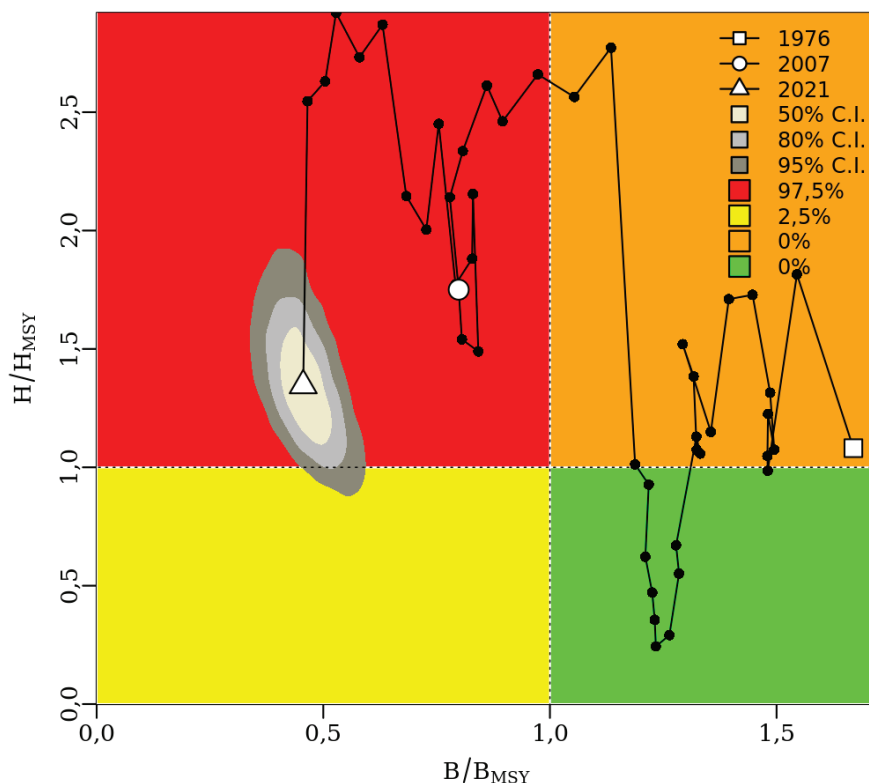


Рис. 10. Состояние запаса и промысла черного палтуса в промысловой зоне «Охотское море», найденное в модели BSPM.stan в 2021 г., а также их медианные оценки в прошлом

Fig. 10. Stock status and state of exploitation for greenland halibut in the Sea of Okhotsk fishing zone in 2021 and its median estimates in the past

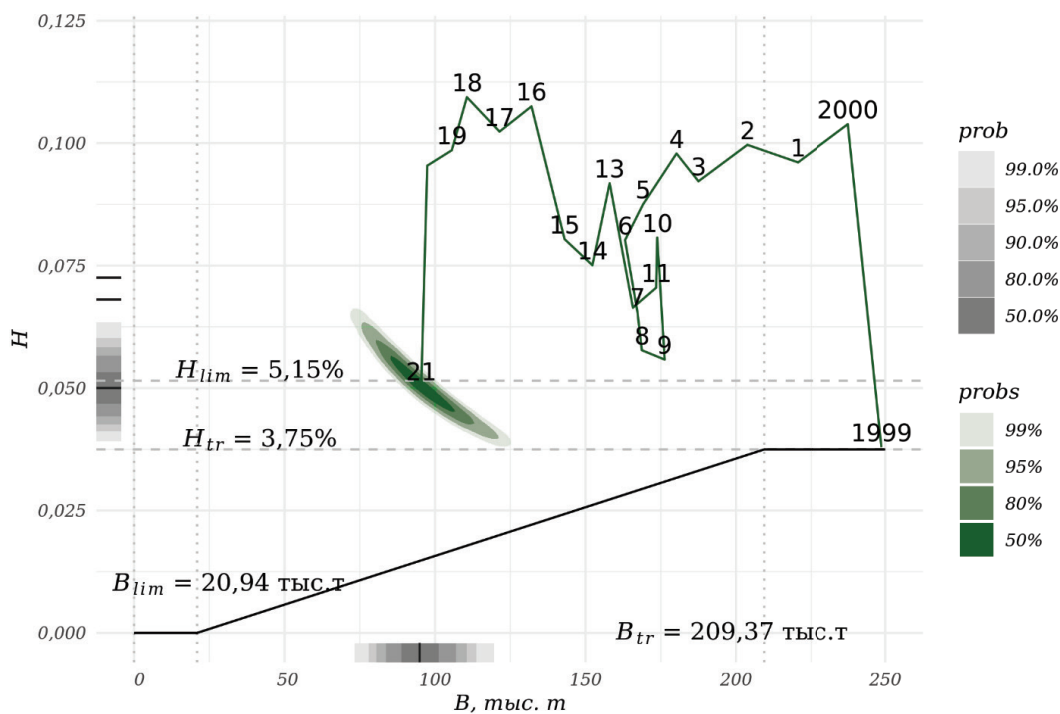


Рис. 11. ПРП черного палтуса в промысловой зоне «Охотское море»

Fig. 11. Harvest control rule for greenland halibut in the Sea of Okhotsk fishing zone

нималась равной 20 %, поэтому H принимали на уровне 10 % для российских частей Охотского и Берингова морей. Согласно идентичным источникам, использованным при обосновании прежнего $H = 10$ %, естественная убыль для рыб с предельным возрастом 35 лет составляет 13 % [Тюрин, 1967], а оптимальный уровень эксплуатации $0,4 \cdot M$ [Alverson, Pereyga, 1969] составит 5,2 %. Если допустить $M = 0,112 \text{ год}^{-1}$ и $F = M/2$, то H находится около 5,15 % после перевода мгновенных коэффициентов в долю по формуле $H = F/Z(1-e^{-Z})$, где $Z = F + M$ [Quinn, Deriso, 1999]. Таким образом, ОДУ в 2018 г., когда промысловый запас оценивался в 3 подзонах в 110,4 тыс. т (см. рис. 1), не должен был превышать 5,7 тыс. т, а только официальный улов (от выпущенной продукции) там превысил 8,3 тыс. т. Следовательно, перелов в тот год уже можно было обнаружить, опираясь на традиционные методы и обновленный ориентир управления промыслом ($H = 5,15$ %, или 5,2 %).

Несмотря на принятую в восточной части Берингова моря $M = 0,112 \text{ год}^{-1}$, целевой ориентир по промысловой эксплуатации черного палтуса там — это $F_{ABC} = H_{35\%}$ — как аналог H_{MSY} принят на уровне 18 % [Bryan et al., 2020], что в разы выше, чем полученный $H = 5,15$ %. Однако промысел восточноберингоморского черного палтуса управляется относительно нерестового запаса самок, а не общей или промысловой биомассы, и этот запас не оценивается как переловленный.

Используя таблицы к оценке запаса восточноберингоморского черного палтуса [Bryan et al., 2020], можно рассчитать его эксплуатацию относительно общего запаса. Тогда оказывается, что ни $H = 10$ %, ни $H = 5,15$ % по многу лет не превышались, а биомасса все равно снижалась, пока не стабилизировалась около 100 тыс. т в конце наблюдаемого периода. Следовательно, целевой ориентир для общей биомассы черного палтуса должен был бы быть ниже 5,15 %.

Оценки ориентиров управления, взятые по аналогии из других работ, зачастую бывают сильно смещены относительно истинных (в симуляциях), в отличие от внутримодельных оценок, полученных с учетом неопределенности всех параметров модели [Trijoulet et al., 2022], поэтому мы обязаны продолжить уточнение своих внутримодельных ориентиров, а не использовать известные в других частях ареала черного палтуса. Согласно последним материалам ОДУ (на 2023 г.), что западноберингоморский черный палтус, что охотоморский получили целевой ориентир по эксплуатации H_{MSY} найденный по медиане апостериорных оценок в модели JABBA, примерно равный получаемому выше из предельного возраста рыб в 35 лет: медиана $H = 5,2$ % в Охотском море и $H = 5,3$ % в западной части Берингова моря. Однако в обоих случаях 95 %-ные доверительные интервалы полученных оценок H_{MSY} включают традиционный в дальневосточных филиалах ВНИРО $H = 10$ %: от 2,0 до 10,8 % в зоне «Охотское море» и от 2,2 до 15,0 % в зоне Западно-Берингоморской.

Широкие доверительные интервалы затрудняют определение состояния запаса. Следовательно, необходимо провести дополнительное исследование, иначе мы можем допустить неверные выводы о состоянии запаса, что в конечном счете может привести к его коллапсу.

В Международном совете по исследованию моря (ICES, или ИКЕС) H и биомасса рассчитываются для промысловой части черного палтуса крупнее 45 см — Fishable biomass (FB)*. Такой порог соответствует минимальной промысловой длине, хотя он выше, чем порог созревания 50 % самцов. Таким образом, нерестовый запас должен быть выше, а эксплуатация ниже, если вести управление по нерестовому запасу. Эксплуатация должна быть еще ниже, если вести управление по общей биомассе.

Таким образом, применение $H = 10$ % к общей биомассе, как это осуществлялось ранее 2017 г. в дальневосточных филиалах ВНИРО, будет вводить в заблуждение ис-

* ICES, Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in subareas 1 and 2 (Northeast Arctic) // Report of the ICES Advisory Committee, ICES Advice. 2021. ghl.27.1-2. DOI: 10.17895/ices.advice.8198.

следователей состояния запаса при точном сравнении с запасом в районах ИКЕС, но уже очевидно, что ИКЕС рекомендовал в разы более низкую эксплуатацию черного палтуса там, чем филиалы ВНИРО на Дальнем Востоке России.

Целевой ориентир по H в ИКЕС установлен по результатам множества симуляций, выбран такой, что при его превышении в равновесном состоянии запаса и промысла при среднем пополнении биомасса устремится вниз*. Таким образом, превышение предосторожного целевого ориентира управления $HR_{pa} = 3,5\%$ после 2015 г. могло определить отрицательную тенденцию в динамике ФВ. ИКЕС приступил к обсуждению мер по снижению HR_{pa} до $2,5\%$ в 2021 г.*

Согласно предосторожному подходу целевой ориентир H может быть занижен с учетом ошибки его определения [Бабаян, 2000]. В нашем случае минимальные H в пределах доверительных интервалов уже находились ниже 3% : минимум в пределах 95% -ного доверительного интервала — $2,0\%$ в Охотском море и $2,2\%$ — в российской части Берингова моря. Целевые ориентиры могут и совпадать с MSY -ориентирами, если они определены достаточно точно и рекомендованы в результате MSE, как это было сделано в ИКЕС. В России состояние запаса тоже может оцениваться относительно MSY -ориентиров, если они совпадают с целевыми. Например, если биомасса (нерестовая или промысловая соответственно на I и II уровне информационного обеспечения) ниже целевой (B_{MSY}) и промысловая смертность (мгновенная F на I уровне или коэффициент эксплуатации H на II уровне) ниже целевой (соответственно F_{MSY} или H_{MSY}), то рекомендуется режим постоянной интенсивности промысла [Бабаян, 2000], а запас считается непереловленным и неподверженным перелову (находящимся в безопасной зоне эксплуатации, или в режиме постоянной интенсивности промысла). Названия остальных состояний зависят от используемого ППП и диагностических графиков.

Разработка ППП может быть продолжительной из-за проведения MSE, основанной на операционной модели, которую тоже еще нужно разработать, или отсутствия согласованных административно ориентиров управления. Например, в Комиссии СТО уже более 6 лет ведется разработка ППП для сайры и более 4 лет — MSE по скумбрии восточной. До сих пор для определения состояния запасов там применяется график Кобе. Этот график включает всего 4 состояния, из которых безопасная зона находится в зеленом квадранте, а самая опасная зона перелова (перелов произошел — $B < B_{MSY}$ — и продолжается — $H > H_{MSY}$) — в красном. В желтом квадранте находится зона произошедшего перелова ($B < B_{MSY}$), но сниженной интенсивности промысла ($H < H_{MSY}$), поэтому этот квадрант называют состоянием восстановления. В оранжевом квадранте находится зона повышенной интенсивности промысла ($H > H_{MSY}$), но отсутствия перелова ($B > B_{MSY}$), или состояния происходящего перелова. Байесовский подход позволяет оценить апостериорные вероятности состояний запаса, в том числе по квадрантам Кобэ, а модель JABBA позволяет отобразить его. Согласно последней оценке в материалах ОДУ на 2023 г., публично представленной на общественные обсуждения в 2022 г., вероятность нахождения опасного состояния запаса черного палтуса в зоне «Охотское море» в 2021 г. превысила 58% (рис. 12).

В связи с этим и крайне низкой оценкой биологически обоснованной величины ОДУ в модели Синтез на 2022–2023 гг. было рекомендовано закрыть специализированный промысел черного палтуса в районах его основных нерестовых скоплений — у западной Камчатки — в 2022 г.

Проведенное здесь исследование подтверждает статус перелова черного палтуса в Охотском море при условии стационарности условий обитания в 21-м веке. Эта стационарность нами проверена далее всего лишь по одному признаку — SST, но SST регулярно наблюдается с высоким разрешением по времени и пространству. Остальные факторы, близкие к более вероятным причинам колебания численности черного

* ICES, Arctic Fisheries Working Group (AFWG). ICES Scientific Reports. 2021. Vol. 3, № 58. DOI: 10.17895/ices.pub.8196.

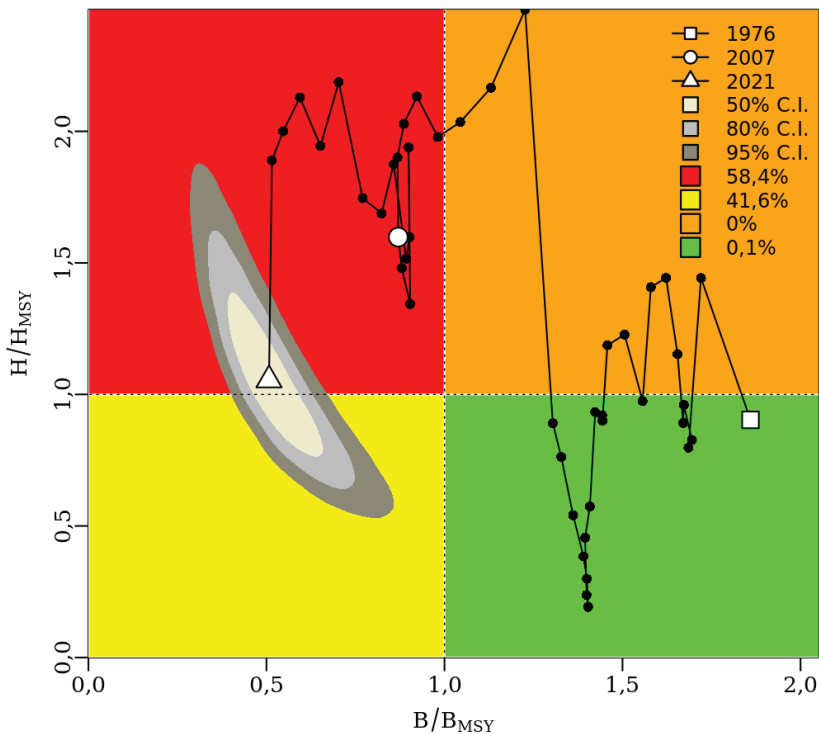


Рис. 12. Оценка состояния запаса и промысла черного палтуса в Охотском море, найденная в модели JABBA, с доверительными интервалами (C.I.) и вероятностями нахождения по квадрантам графика Кобэ и траектория медиан предыдущих оценок, представленная на общественные обсуждения на сайте ТИНРО с 23 марта по 22 апреля 2022 г.

Fig. 12. Stock status (Kobe plot) and its credible intervals (C.I.) for greenland halibut in the Okhotsk Sea found in JABBA model with time series of median B -ratio and H -ratio for 1976–2021 that was available through public auditions in TINRO between March 23 and April 22, 2022

палтуса, например температура воды и прочие гидрологические характеристики у дна, наличие необходимого количества кормовых объектов на разных стадиях жизненного цикла в зоне первых бросков личинок и дальше по мере взросления, а также прочие факторы важны, но наблюдаются эпизодически и не повсеместно либо вообще не наблюдаются. Таким образом, далее исследуется только SST, а остальные факторы должны быть исследованы в последующих работах.

Периодическое сезонное разложение локально взвешенной регрессией (STL) среднемесячных температур по всем подзонам Охотского моря показано ранее (см. на сайте SSTsz.docx). Проверка автокорреляций первого порядка (AR1) в годовых компонентах STL показала, что ее значения по всем подзонам в отдельности высоко значимы ($p < 0,001$) и находятся в пределах от 0,95 до 0,99. Это значит, что в классических линейных моделях без учета автокорреляции нельзя оценивать значимость коэффициента тренда. При помощи метода обобщенных наименьших квадратов мы произвели такую оценку с учетом автокорреляции первого порядка (табл. 3).

Значимые положительные тенденции ($p < 0,05$ и тренд > 0) обнаружены в курильских подзонах и прилегающей к ним Восточно-Сахалинской подзоне, а в остальных подзонах Охотского моря значимых тенденций не обнаружено (табл. 3), несмотря на высоко значимые ($p < 0,001$) и сильные корреляции ($r > 0,9$) среднемесячных SST между собой среди всех рассмотренных подзон. Такое наблюдение хорошо согласуется с выводом об установлении нового режима SST с 2005 г. в Охотском море [Хен и др., 2022]. Однако потепление продолжается лишь в юго-западной части моря, а не во всем море целиком. Северо-восточная часть Охотского моря холоднее юго-западной части,

Таблица 3

Оценки коэффициентов линейного тренда помесечных SST и их статистической значимости по рыболовным подзонам Охотского моря и прилежащих вод

Table 3

Coefficients of linear trends for monthly SST in the Okhotsk Sea and adjacent waters and their statistical significance, by fishing subzones

Код	Район	Тренд	Стандартная ошибка (s.e.)	P, %
610301	Подзона Северо-Курильская Тихоокеанская	0,00451	0,00245	6,7
610302	Подзона Северо-Курильская Охотоморская	0,00587	0,00202	0,4
610401	Подзона Южно-Курильская Тихоокеанская	0,00602	0,00217	0,6
610402	Подзона Южно-Курильская Охотоморская	0,00814	0,00229	0
610501	Подзона Северо-Охотоморская	0,00324	0,00254	20,3
610502	Подзона Западно-Камчатская	-0,00020	0,00224	92,7
610503	Подзона Восточно-Сахалинская	0,00763	0,00205	0
610504	Подзона Камчатско-Курильская	0,00194	0,00272	47,6
615200	Подрайон Центральная часть Охотского моря	0,00431	0,00341	20,8
618200	Зона Япония Охотоморская	0,00932	0,00287	0,1

но во всех подзонах колебания среднемесячных SST так высоки в течение года, что найденные средние значения не имеют статистической значимости (табл. 4).

Таблица 4

Оценки общего смещения линейного тренда помесечных SST и их статистической значимости по рыболовным подзонам Охотского моря и прилежащих вод

Table 4

Estimates of intercepts for linear trends of monthly SST in the Okhotsk Sea and adjacent waters and their statistical significance, by fishing subzones

Код	Район	Смещение	s.e.	p
610301	Подзона Северо-Курильская Тихоокеанская	4,647	14,434	74,8
610302	Подзона Северо-Курильская Охотоморская	3,842	21,741	86,0
610401	Подзона Южно-Курильская Тихоокеанская	6,345	14,877	67,0
610402	Подзона Южно-Курильская Охотоморская	4,873	27,045	85,7
610501	Подзона Северо-Охотоморская	3,293	19,005	86,3
610502	Подзона Западно-Камчатская	2,618	36,937	94,4
610503	Подзона Восточно-Сахалинская	3,943	23,056	86,4
610504	Подзона Камчатско-Курильская	4,493	17,635	79,9
615200	Подрайон Центральная часть Охотского моря	3,826	21,462	85,9
618200	Зона Япония Охотоморская	5,828	36,612	87,4

Разложение ЭОФ позволило рассмотреть максимально различные участки Охотского моря по динамике SST. Выделено 5 мод ЭОФ, которые вместе описывают 99 % дисперсии, хотя даже первой моды ЭОФ (рис. 13) достаточно для описания 96,1 % дисперсии. Остальные 4 компоненты показаны ранее (см. на сайте EOF.docx). Все они действительно имеют различный сезонный и годовой ход амплитуды, а не только различия в пространстве. Тем не менее ни в одной из ЭОФ не было выделено значимых линейных тенденций с учетом AR1, а не учитывать ее нельзя, так как все годовые компоненты амплитуды ЭОФ обладали высоко значимыми значениями теста Дарбина-Уотса. Таким образом, можно заключить, что с 2003 г. в Охотском море изменения SST близки к процессу случайного блуждания и являются стационарными, что снова поддерживает вывод об установлении одного режима SST в Охотском море.

ТИНРО регулярно проводит исследования менее опосредованных факторов среды, чем SST, которая может повлиять на скорость роста только эпипелагической молодежи черного палтуса при прочих равных условиях. Гидрохимические и гидробиологические

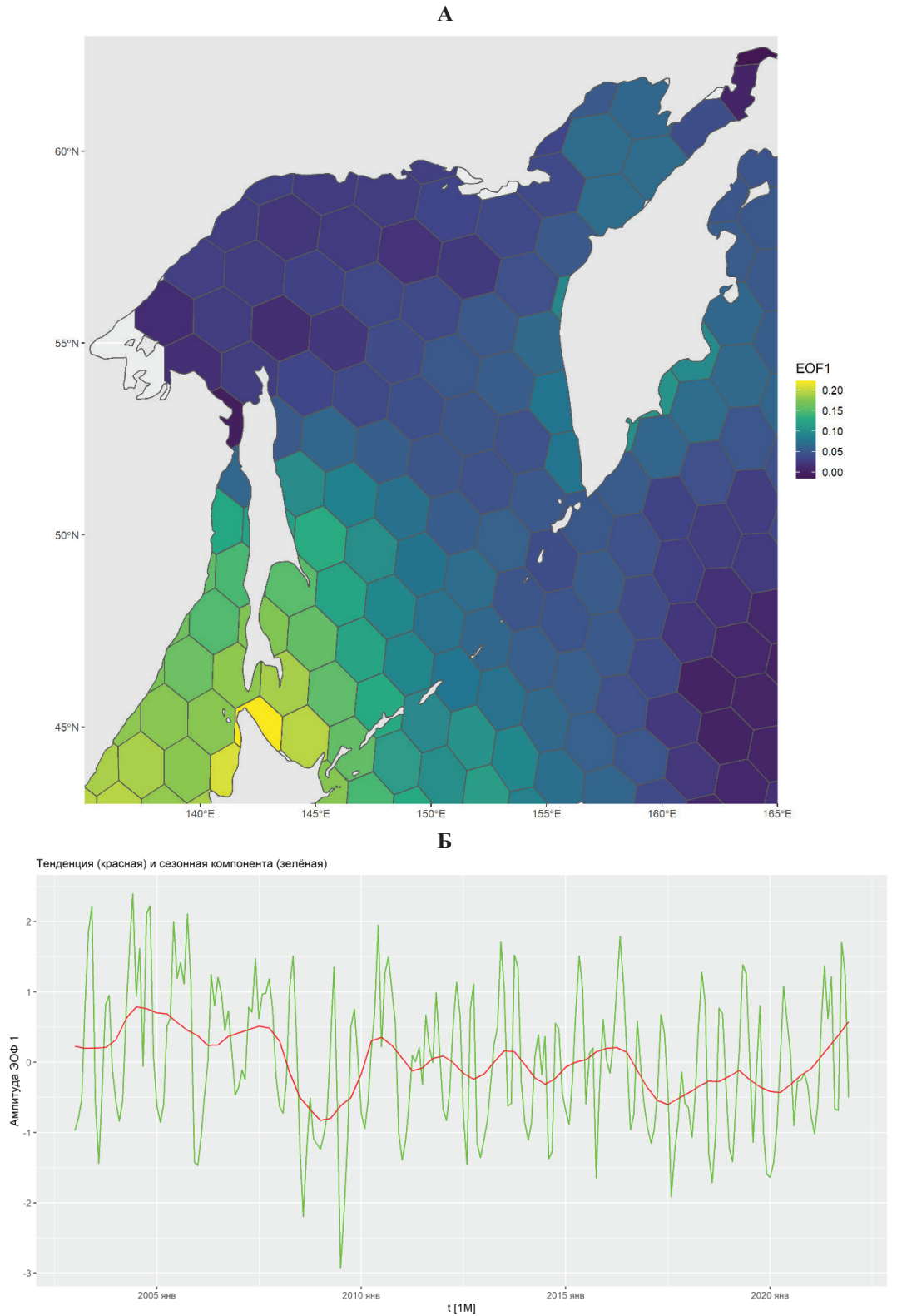


Рис. 13. Пространственная (А) и временная (Б) компоненты SST согласно первой ЭОФ (EOF1)

Fig. 13. Spatial (A) and temporal (Б) components of the first EOF (EOF1) for monthly averaged SST

исследования Охотского моря и его обитателей в ТИНРО могут помочь разобраться в причинах колебания естественной смертности, которая в моделях прибавочной продукции в явном виде отсутствует. Последние работы по оценке содержания кислорода в Охотском море [Зуенко и др., 2021] показали, что есть отрицательная тенденция, особенно в глубинных слоях.

Тогда Ю.И. Зуенко с соавторами [2021] предположили, что такое снижение могло способствовать перераспределению черного палтуса, находящегося на нижней периферии батиметрического диапазона его обитания, но усомнились во влиянии снижения концентраций кислорода в глубинных водах на его выживание [Зуенко и др., 2021]. Считаем такое сомнение оправданным в связи с тем, что молодь черного палтуса опускается сначала из эпипелагических вод, где кислорода в избытке, на шельф, а после взросления из шельфовых, где также дефицита кислорода не найдено, на свал глубин. Следовательно, мы пока не нашли иных причин резкого снижения численности черного палтуса в 21-м веке, кроме промысла.

Заключение

Проведенная фильтрация результатов модели JABBA показала, что запас черного палтуса в промысловой зоне «Охотское море» однозначно переловлен с 2017 г. Вероятность состояния его перелова в 2021 г. составляет около 97,5 % в новой модели, что выше, чем в оригинальной модели JABBA (58,4 %). Уточнение параметров модели JABBA новым методом позволяет утверждать, что траектория оценки состояния запаса вышла за MSY-ориентиры в зону перелова в 2002 г.

Перелов связан с неточным определением возраста черного палтуса по чешуе, что вело к некорректной работе модели Синтез, а также завышенному определению целевого ориентира по промысловой эксплуатации $H = 10\%$ до применения моделей в начале 21-го века. Предлагаем новый ориентир $H_{MSY} = 3,75\%$ в качестве целевого. Он найден по медиане апостериорных распределений в результате уточнения модели JABBA согласно новой модели (BSPM.stan) (см. табл. 2). Его доверительный интервал гораздо уже (от 2,5 до 5,4 %), чем был в модели JABBA (от 2,0 до 10,8 %), что позволяет более точно оценивать состояние запаса черного палтуса в Охотском море.

Начато исследование динамики хорошо наблюдаемого фактора внешней среды (SST). Известно два режимных сдвига SST в Охотском море 1981 и 2005 гг. на фоне положительной линейной тенденции с коэффициентом детерминации ($R^2 = 0,66$) в масштабах десятилетий [Хен и др., 2022]. За рассмотренный период с 2003 по 2021 г. нами не обнаружено значимых тенденций в модах эмпирических ортогональных функций SST в Охотском море. Единственная подзона в зоне «Охотское море», имеющая значимую положительную тенденцию SST, — Восточно-Сахалинская. Часть запасов черного палтуса, обитающая в подзоне Восточно-Сахалинской, в разы ниже по численности, чем в других подзонах. Таким образом, среди рассмотренных факторов среды (SST и деоксигенезация) мы не нашли виновников резкого сокращения биомассы черного палтуса в 21-м веке. Однако детальные исследования иных факторов среды и за более продолжительный период времени выходят за рамки данной работы. Именно поэтому к данной работе прилагаются все исходные данные и код программы, а также результаты ее настройки. Мы приглашаем гидрологов и гидробиологов воспользоваться ими для проверки новых гипотез о вероятных причинах колебания численности черного палтуса.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Авторы выражают признательность всем участникам научных рейсов и наблюдателям на промысле черного палтуса в Охотском море, чьи материалы использованы для настройки моделей, а также сотрудникам Центра системы мониторинга рыболовства и связи (ЦСМС) и Института космических исследований Российской академии наук (ИКИ РАН) за предоставление доступа к базе данных ОСМ.

The authors express their gratitude to all participants of scientific cruises and observers at the greenland halibut fishery in the Okhotsk Sea, whose materials were used to adjust the models, as well as to the Centre of Fishery Monitoring and Communications and the Space Research Institute of the Russian Academy of Sciences for providing access to the vessel monitoring system.

Финансирование работы (FUNDING)

Оценка состояния запаса черного палтуса в Охотском море проведена в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00002-21-00 на 2021 г. и на плановый период 2022 и 2023 гг.

The stock state for greenland halibut in the Okhotsk Sea was assessed in the framework of the state task to Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO) No. 076-00002-21-00 for 2021 and for the planned period of 2022 and 2023.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Авторы заявляют, что настоящая работа не содержит собственных экспериментальных данных, полученных с использованием животных или с участием людей. Библиографические ссылки на все использованные данные других авторов оформлены в соответствии с ГОСТом.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

The authors declare that this work does not contain their own experimental data obtained using animals or with the participation of people. Bibliographic references to all used data of other authors are designed in accordance with the state standards of Russia.

The authors declare that they have no conflict of interest.

Информация о вкладе авторов (AUTHOR CONTRIBUTIONS)

В.В. Кулик провел обзор методов, настройку и описание моделей GLM и GAM, Синтез, JABBA и новой модели в Stan, И.И. Глебов подготовил обзор оценок биомассы из научных съемок и промысловых показателей, Н.Л. Асеева и Р.Н. Новиков подготовили материалы для настройки моделей. В анализе и обсуждении результатов принимали участие все авторы.

V.V. Kulik conducted a review of the methods, tuning and description of the GLM and GAM models, models Sintez and JABBA, and the new model in Stan. I.I. Glebov prepared a review of biomass estimates on the data of accounting surveys and fishery statistics. N.L. Aseeva and R.N. Novikov prepared materials for setting up the models. All authors took part in analysis and discussion of the results.

Список литературы

Аксютин З.М. Об использовании электронных вычислительных машин для анализа распределения и количественной оценки популяции рыб // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 71. — С. 309–318.

Бабаян В.К. Предосторожный подход к оценке общего допустимого улова (ОДУ). Анализ и рекомендации по применению : моногр. — М. : ВНИРО, 2000. — 192 с.

Бабаян В.К., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И. и др. Рекомендации по методикам и подходам к оценке приоритетных единиц запасов (треска, минтай, палтус) : моногр. — М. : ВНИРО, 2020. — 281 с.

Бадаев О.З., Шелехов В.А., Черниенко И.С. и др. Определение возраста черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) по чешуе и отолитам: методика сбора, обработки, интерпретация // 7-я Междунар. науч.-техн. конф. «Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана». — Владивосток : Дальрыбвтуз, 2022. — С. 23–30.

Белонич О.А., Бурканов В.Н. Влияние косаток (*Orcinus orca*) на ярусный промысел черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море // Морские млекопитающие Голарктики : сб. науч. трудов по мат-лам 7-й Междунар. конф. — 2012. — Т. 1. — С. 86–90.

- Вдовин А.Н.** Динамика уловистости рыб донным тралом в зависимости от размерного состава и плотности скоплений // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 137–148.
- Волвенко И.В.** Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловых съемок // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 473–500.
- Волвенко И.В.** Технические проблемы адекватной интерпретации результатов траловых съемок и пути их решения // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 172. — С. 282–293.
- Дьяков Ю.П.** Популяционная структура тихоокеанского черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* // Вопр. ихтиол. — 1991. — Т. 31, вып. 3. — С. 404–414.
- Дьяков Ю.П.** Распределение и популяционная структура тихоокеанского черного палтуса // Биол. моря. — 1984. — № 5. — С. 57–60.
- Захаров Е.А., Емелин П.О.** Актуальность использования аппаратуры контроля орудий лова для снижения погрешности в оценке численности гидробионтов // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 186. — С. 198–206. DOI: 10.26428/1606-9919-2016-186-198-206.
- Захаров Е.А., Кручинин О.Н., Мизюркин М.А., Сафронов В.А.** Геометрические параметры донного трала 27,1/24,4 и возможные погрешности в оценке численности гидробионтов // Изв. ТИНРО. — 2013. — Т. 174. — С. 284–292.
- Захаров Е.А., Кручинин О.Н., Шабельский Д.Л.** Разработка и апробирование алгоритма расчета рабочих параметров траловых систем // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 198. — С. 221–229. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-198-221-229.
- Зуенко Ю.И., Асеева Н.Л., Глебова С.Ю. и др.** Современные изменения в экосистеме Охотского моря (2008–2018 гг.) // Изв. ТИНРО. — 2019. — Т. 197. — С. 35–61. DOI: 10.26428/1606-9919-2019-197-35-61.
- Зуенко Ю.И., Асеева Н.Л., Матвеев В.И.** Батиметрическое распределение черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в условиях деоксигенации промежуточного слоя Охотского моря // Вопр. рыб-ва. — 2021. — Т. 22, № 2. — С. 27–39. DOI: 10.36038/0234-2774-2021-22-2-27-39.
- Ильин О.И., Сергеева Н.П., Варкентин А.И.** Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода // Тр. ВНИРО. — 2014. — Т. 151. — С. 62–74.
- Кодолов Л.С., Савин А.Б.** Сетной промысел черного палтуса у восточного Сахалина в 1992–1994 гг. : отчет о НИР / ТИНРО. № 21698. — Владивосток, 1994. — 43 с.
- Корнев С.И., Белонович О.А., Никулин С.В.** Косатки (*Orcinus orca*) и промысел черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*) в Охотском море // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2014. — Вып. 34. — С. 35–50.
- Коротков В.К.** Реакция рыб на трал, технология их лова : моногр. — Калининград : ЭКБ АО «МАРИНПО», 1998. — 397 с.
- Кулик В.В., Варкентин А.И., Ильин О.И.** Стандартизация уловов на усилие минтая в северной части Охотского моря с учетом некоторых факторов среды // Изв. ТИНРО. — 2020а. — Т. 200, вып. 4. — С. 819–836. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-819-836.
- Кулик В.В., Пранц С.В., Будянский М.В. и др.** Связь запасов черного палтуса в Охотском море с факторами внешней среды // Изв. ТИНРО. — 2020б. — Т. 200, вып. 1. — С. 58–81. DOI: 10.26428/1606-9919-2020-200-58-81.
- Кулик В.В., Мазникова О.А.** Оценка запаса черного палтуса в Охотском море с учетом придонной температуры // Океанологические исследования : мат-лы 9-й конф. мол. ученых. — Владивосток : ТОИ ДВО РАН, 2021. — С. 158–163.
- Макрофауна бентали Охотского моря: таблицы встречаемости, численности и биомассы. 1977–2010** / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, В.В. Кулик, Л.Н. Бочаров ; под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2014. — 1052 с.
- Николенко Л.П.** Сверхстатистические потери черного палтуса (*Reinhardtius hippoglossoides*), равношипого краба (*Lithodes aequispina*) и краба-стригуна (*Chionoecetes angulatus*) при глубоководном сетном и ярусном промыслах в Охотском море // Вопр. рыб-ва. — 2010. — Т. 11, № 3(43). — С. 592–600.
- Николенко Л.П., Катугин О.Н.** Генетическая дифференциация черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в Охотском море и сопредельных водах // Изв. ТИНРО. — 1998. — Т. 124. — С. 251–270.
- Пискунов И.А., Фадеев Н.С.** Возможные уловы, среднесуточные нагрузки различных типов судов и необходимое количество рыболовецкого флота для дальневосточного рыбопромыслового района на 1970–1975 гг. : отчет о НИР / ТИНРО. № 36. — Владивосток, 1976. — 36 с.

Пырков В.Н., Солодилов А.В., Дегай А.Ю. Создание и внедрение новых спутниковых технологий в системе мониторинга рыболовства // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. — 2015. — Т. 12, № 5. — С. 251–262.

Тюрин П.В. Биологические обоснования оптимального коэффициента вылова и допустимого предела прилова молоди ценных рыб // Тр. ВНИРО. — 1967. — Т. 62. — С. 33–50.

Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д. Многолетние изменения термических условий на поверхности дальневосточных морей и СЗТО и их связь с крупномасштабными климатическими процессами // Изв. ТИНРО. — 2022. — Т. 202, вып. 1. — С. 187–207. DOI: 10.26428/1606-9919-2022-202-187-207.

Alverson D.L., Pereyra W.T. Demersal fish Exploration in the Northern Pacific Ocean — An evolution of Exploratory Fishing Methods and Analytical Approaches to Stock Size and Yield Forecasts // J. Fish. Res. Bd Canada. — 1969. — Vol. 26, № 8. — P. 1985–2001. DOI: 10.1139/f69-188.

Bannerot S.P., Austin C.B. Using Frequency Distributions of Catch per Unit Effort to Measure Fish-Stock Abundance // Trans. Am. Fish. Soc. — 1983. — Vol. 112, Iss. 5. — P. 608–617. DOI: 10.1577/1548-8659(1983)112<608:UFDOCP>2.0.CO;2.

Bentley N., Kendrick T.H., Starr P.J., Breen P.A. Influence plots and metrics: tools for better understanding fisheries catch-per-unit-effort standardizations // ICES J. Mar. Sci. — 2012. — Vol. 69, Iss. 1. — P. 84–88. DOI: 10.1093/icesjms/fsr174.

Beverton R.J.H., Holt S.J. On the dynamics of exploited fish populations. — L. : Chapman and Hall, 1957. — 533 p.

Blanchard J.L., Coll M., Trenkel V.M. et al. Trend analysis of indicators: a comparison of recent changes in the status of marine ecosystems around the world // ICES J. Mar. Sci. — 2010. — Vol. 67, Iss. 4. — P. 732–744. DOI: 10.1093/icesjms/fsp282.

Brooks E.N., Powers J.E., Cortés E. Analytical reference points for age-structured models: application to data-poor fisheries // ICES J. Mar. Sci. — 2009. — Vol. 67, Iss. 1. — P. 165–175. DOI: 10.1093/icesjms/fsp225.

Brown C.J., Taylor W., Wabnitz C.C.C. et al. Dependency of Queensland and the Great Barrier Reef's tropical fisheries on reef-associated fish // Sci. Rep. — 2020. — Vol. 10. 17801. DOI: 10.1038/s41598-020-74652-2.

Bryan M.D., Barbeaux S.J., Ianelli J. et al. Assessment of the Greenland turbot stock in the Bering Sea and Aleutian Islands : NPFMC Bering Sea and Aleutian Islands SAFE. — North Pacific Fishery Management Council, Anchorage, AK, 2020. — 96 p.

Cleveland R.B., Cleveland W.S., McRae J.E. et al. STL: A Seasonal-Trend Decomposition Procedure Based on Loess // Journ. of Official Statistics. — 1990. — Vol. 6, Iss. 1. — P. 3–73.

Cooper D.W., Maslenikov K.P., Gunderson D.R. Natural mortality rate, annual fecundity, and maturity at length for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from the northeastern Pacific Ocean // Fish. Bull. — 2007. — Vol. 105, Iss. 2. — P. 296–304.

Cury P.M., Fromentin J.-M., Figuet S. et al. Resolving Hjort's dilemma how is recruitment related to spawning stock biomass in marine fish? // Oceanography. — 2014. — Vol. 27, Iss. 4. — P. 42–47. DOI: 10.5670/oceanog.2014.85.

Dunn P.K., Smyth G.K. Series evaluation of Tweedie exponential dispersion model densities // Stat. Comput. — 2005. — Vol. 15, Iss. 4. — P. 267–280. DOI: 10.1007/s11222-005-4070-y.

Fox J. Applied Regression Analysis and Generalized Linear Models. Third Edition. — Sage Publications, Inc, 2016. — 817 p.

Gregg J.L., Anderl D.M., Kimura D.K. Improving the precision of otolith-based age estimates for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) with preparation methods adapted for fragile sagittae // Fish. Bull. — 2006. — Vol. 104, Iss. 4. — P. 643–648.

Hastie T., Tibshirani R. Generalized Additive Models : Wiley StatsRef: Statistics Reference Online, 2014. DOI: 10.1002/9781118445112.stat03141.

Hilborn R. Measuring fisheries management performance // ICES J. Mar. Sci. — 2020. — Vol. 77. — P. 2432–2438.

Hilborn R., Walters C.J. Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics and uncertainty. — N.Y. : Chapman and Hall, 1992. — 570 p. DOI: 10.1007/978-1-4615-3598-0.

Hoening J. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates // Fish. Bull. — 1983. — Vol. 82, Iss. 4. — P. 898–903.

Jiao Y., Smith E.P., O'Reilly R., Orth D.J. Modelling non-stationary natural mortality in catch-at-age models // ICES J. Mar. Sci. — 2012. — Vol. 69, Iss. 1. — P. 105–118. DOI: 10.1093/icesjms/fsr184.

Jørgensen B. The Theory of Dispersion Models : Monogr. Stat. Appl. Probab. (Book 76). — L. : Chapman and Hall, 1997. — 256 p.

Kell L.T., Minto C., Gerritsen H.D. Evaluation of the skill of length-based indicators to identify stock status and trends // ICES J. Mar. Sci. — 2022. fsac043. DOI: 10.1093/icesjms/fsac043.

Maunder M.N., Punt A.E. Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches // Fish. Res. — 2004. — Vol. 70, Iss. 2–3. — P. 141–159. DOI: 10.1016/j.fishres.2004.08.002.

Oshima K., Hashimoto M., Fuji T. et al. Trial application of JABBA to Pacific saury stock assessment : NPFC-2019-SSC PS05-WP19. — Tokyo, 2019. — 13 p. URL <https://www.npfc.int/trial-application-jabba-pacific-saury-stock-assessment>.

Ovando D., Free C.M., Jensen O.P., Hilborn R. A history and evaluation of catch-only stock assessment models // Fish and Fisheries. — 2022. — Vol. 23, Iss. 3. — P. 616–630. DOI: 10.1111/faf.12637.

Peterson M.J., Mueter F., Hanselman D. et al. Killer whale (*Orcinus orca*) depredation effects on catch rates of six groundfish species: implications for commercial longline fisheries in Alaska // ICES J. Mar. Sci. — 2013. — Vol. 70, Iss. 6. — P. 1220–1232. DOI: 10.1093/icesjms/fst045.

Punt A.E. Refocusing stock assessment in support of policy evaluation // Fisheries for Global Welfare and Environment : 5th World Fisheries Congress. — Terrapub, Tokyo, Japan, 2008. — P. 139–152.

Punt A.E., Tuck G.N., Day J. et al. The impact of alternative age-length sampling schemes on the performance of stock assessment methods // Fish. Res. — 2021. — Vol. 238. 105904. DOI: 10.1016/j.fishres.2021.105904.

Quinn II T.J., Deriso R.B. Quantitative Fish Dynamics. — N.Y. : Oxford University Press, 1999. — 542 p.

Sakamoto Y., Ishiguro M., Kitagawa G. Akaike Information Criterion Statistics : Mathematics and its Applications. — Springer Netherlands, 1986. — 290 p.

Trijoulet V., Berg C.W., Miller D.C.M. et al. Turning reference points inside out: comparing MSY reference points estimated inside and outside the assessment model // ICES J. Mar. Sci. — 2022. fsac047. DOI: 10.1093/icesjms/fsac047.

Venables W.N., Dichmont C.M. GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research // Fish. Res. — 2004. — Vol. 70, Iss. 2–3. — P. 319–337. DOI: 10.1016/j.fishres.2004.08.011.

Winker H., Carvalho F., Kapur M. JABBA: Just Another Bayesian Biomass Assessment // Fish. Res. — 2018. — Vol. 204. — P. 275–288. DOI: 10.1016/j.fishres.2018.03.010.

Wood S.N. Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models // J.R. Statist. Soc. B (Statistical Methodology). — 2011. — Vol. 73, Iss. 1. — P. 3–36. DOI: 10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x.

Wood S.N. Generalized Additive Models: An Introduction with R. — N.Y. : Chapman and Hall/CRC, 2017. 2nd ed. — 476 p. DOI: 10.1201/9781315370279.

Wood S.N. Stable and Efficient Multiple Smoothing Parameter Estimation for Generalized Additive Models // J. Am. Stat. Assoc. — 2004. — Vol. 99, Iss. 467. — P. 673–686. DOI: 10.1198/016214504000000980.

Wood S.N. Thin plate regression splines // J. R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol.). — 2003. — Vol. 65, Iss. 1. — P. 95–114. DOI: 10.1111/1467-9868.00374.

Zhang Z., Moore J.C. Empirical Orthogonal Functions // Mathematical and Physical Fundamentals of Climate Change. — Boston : Elsevier, 2015. — P. 161–197.

References

Aksyutina, Z.M., On the use of electronic computers for the analysis of the distribution and quantification of fish populations, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr*, 1970, vol. 71, pp. 309–318.

Babayan, V.K., *Predostorozhnyi podkhod k otsenke obshchego dopustimogo ulova (ODU)* (The Precautionary Approach to the Assessment of Total Allowable Catch (TAC)), Moscow: VNIRO, 2000.

Babayan, V.K., Bobyrev, A.E., Bulgakova, T.I., Vasiliev, D.A., Ilyin, O.I., Kovalev, Yu.A., Mikhailov, A.I., Mikheev, A.A., Petukhova, N.G., Safaraliev, I.A., Chetyrkin, A.A., and Sheremetyev, A.D., *Rekomendacii po metodikam i podhodam k ocenke prioritetnyh edinic zapasov (treska, mintaj, paltus)* (Recommendations on methods and approaches to the assessment of priority stock units (pacific cod, walleye pollock, halibut)), Moscow: VNIRO, 2020.

Badaev, O.Z., Shelekhov, V.A., Chernienko, I.S., Ovsyannikova, S.L., and Andreeva, E.N., Determination of the age of the black halibut (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*) by scales

and otoliths: methods of collection, processing, interpretation, in *The 7th International Scientific and Technical Conference «Urgent problems of the World Ocean biological resources development»*, Vladivostok: Dal'rybvtuz, 2022, pp. 23–30.

Belonovich, O. and Burkanov, V., Killer whale (*Orcinus orca*) depredation on the Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) long-line fishery in the Sea of Okhotsk, in *Marine Mammals of the Holarctic: collection of scientific papers after the Seventh International Conference*, Moscow: Marine Mammal Council, 2012, vol. 1, pp. 86–90.

Vdovin, A.N., Dynamics of catching of fishes by bottom trawl in dependence on their sizes and density of congestions, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2000, vol. 127, pp. 137–148.

Volvenko, I.V., Problems in quantitative estimation of fish abundance by trawl sampling, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 473–500.

Volvenko, I.V., Technical problems of adequate interpretation the results of trawl surveys and ways to solve them, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 172, pp. 282–293.

Dyakov, Yu.P., Population structure of the Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides*, *Vopr. Ikhtiol.*, 1991, vol. 31, no. 3, pp. 404–414.

Dyakov, Yu.P., Distribution and population structure of Pacific black halibut, *Sov. J. Mar. Biol.*, 1984, no. 5, pp. 57–60.

Zakharov, E.A. and Emelin, P.O., Relevance of using the equipment for control of fishing gear to reduce inaccuracy in evaluation of marine organisms abundance, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 186, pp. 198–206. doi 10.26428/1606-9919-2016-186-198-206

Zakharov, E.A., Kruchinin, O.N., Mizurkin, M.A., and Safronov, V.A., Geometric parameters of the bottom trawl 27.1/24.4, and its possible errors in assessment of number of marine organisms, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2013, vol. 174, pp. 284–292.

Zakharov, E.A., Kruchinin, O.N., and Shabelsky, D.L., Development and testing of algorithm for calculation of operating parameters of trawling systems, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 198, pp. 221–229. doi 10.26428/1606-9919-2019-198-221-229

Zuenko, Yu.I., Aseeva, N.L., Glebova, S.Yu., Gostrenko, L.M., Dubinina, A.Yu., Dulepova, E.P., Zolotov, A.O., Loboda, S.V., Lysenko, A.V., Matveev, V.I., Muktepavel, L.S., Ovsyannikov, E.E., Figurkin, A.L., and Shatilina, T.A., Recent changes in the Okhotsk Sea ecosystem (2008–2018), *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2019, vol. 197, pp. 35–61. doi 10.26428/1606-9919-2019-197-35-61

Zuenko, Yu.I., Aseeva, N.L., and Matveev, V.I., Bathymetric distribution of Greenland halibut *Reinhardtius hippoglossoides* in conditions of deoxygenation in the intermediate layer of the Okhotsk Sea, *Vopr. Rybolov.*, 2021, vol. 22, no. 2, pp. 27–39. doi 10.36038/0234-2774-2021-22-2-27-39

Ilyin, O.I., Sergeeva, N.P., and Varkentin, A.I., East-Kamchatka Walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) Stock and TAC Assessment Based on the Precautionary Approach, *Tr. Vseross. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 151, pp. 62–74.

Kodolov, L.S. and Savin, A.B., *Otchet o NIR «Setnoy promysel chernogo paltusa u vostochnogo Sakhalina v 1992–1994 gg.»* (Res. Rep. «Net fishing for black halibut off eastern Sakhalin in 1992–1994»). Available from TINRO, Vladivostok, 1994, no. 21698.

Kornev, S.I., Belonovich, O.A., and Nikulin, S.V., Killer whales (*Orcinus orca*) and Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) fishery in the Sea of Okhotsk, *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2014, vol. 34, pp. 35–50.

Korotkov, V.K., The reaction of fish on the trawl, the technology of their fishing. Kaliningrad: AO MARINPO, 1998.

Kulik, V.V., Varkentin, A.I., and Ilyin, O.I., Standardization of CPUE for walleye pollock in the Okhotsk Sea with inclusion of some environmental factors, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 4, pp. 819–836. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-819-836

Kulik, V.V., Prants, S.V., Budyansky, M.V., Uleysky, M.Y., Fayman, P.A., Glebov, I.I., Glebova, S.Y., and Novikov, R.N., Relationship of the greenland halibut stocks in the Okhotsk sea with environmental factors, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2020, vol. 200, no. 1, pp. 58–81. doi 10.26428/1606-9919-2020-200-58-81

Kulik, V.V. and Maznikova, O.A., Assessment of the stock of Greenland halibut in the Sea of Okhotsk, considering bottom temperature, in *Oceanological research: proceedings of the IX conference of young scientists*, Vladivostok: POI FEB RAS, 2021, pp. 158–163.

Shuntov, V.P., Volvenko, I.V., Kulik, V.V., and Bocharov, L.N., *Makrofauna bentali Okhotskogo morya: tablitsy vstrechaemosti, chislennosti i biomassy. 1977–2010* (Benthic Macrofauna of

the Okhotsk Sea: Occurrence, Abundance, and Biomass. 1977–2010), Shuntov, V.P. and Bocharov, L.N., eds., Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2014.

Nikolenko, L.P., The losses of Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) and two crab species (*Lithodes aequispina* and *Chionoecetes angulatus*) during deep-sea net and longline fishery in the Okhotsk Sea, *Vopr. Rybolov.*, 2010, vol. 11, no. 3(43), pp. 592–600.

Nikolenko, L.P. and Katugin, O.N., Genetic differentiation of Greenland turbot *Reinhardtius hippoglossoides* in the Okhotsk Sea and adjacent waters, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1998, vol. 124, pp. 251–270.

Piskunov, I.A. and Fadeev, N.S., *Otchet o NIR «Vozmozhnye ulovy, srednesutochnye nagruzki razlichnyh tipov sudov i neobhodimoe kolichestvo ryboloveckogo flota dlya dal'nevostochnogo rybopromyslovogo rajona na 1970–1975 gg.»* (Res. Rep. «Possible catches, average daily loads of various types of vessels and the required number of fishing fleet for the Far Eastern fishing area in 1970–1975»). Available from TINRO, Vladivostok, 1976, no. 36.

Pyrkov, V.N., Solodilov, A.V., and Degaj, A.Yu., Development and implementation of new satellite techniques in the fishery monitoring system, *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*, 2015, vol. 12, no. 5, pp. 251–262.

Tyurin, P.V., Biological justifications for the optimal catch rate and allowable by-catch limit for juveniles of valuable fish, *Tr. Vses. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 62, pp. 33–50.

Khen, G.V., Ustinova, E.I., and Sorokin, Yu.D., Long-term changes in thermal conditions on the surface of the Far-Eastern Seas and North-West Pacific and their relationship with large-scale climate processes, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2022, vol. 202, no. 1, pp. 187–207. doi 10.26428/1606-9919-2022-202-187-207

Alverson, D.L. and Pereyra, W.T., Demersal fish Exploration in the Northern Pacific Ocean — An evolution of Exploratory Fishing Methods and Analytical Approaches to Stock Size and Yield Forecasts, *J. Fish. Res. Board Can.*, 1969, vol. 26, no. 8, pp. 1985–2001. doi: 10.1139/f69-188

Bannerot, S.P. and Austin, C.B., Using Frequency Distributions of Catch per Unit Effort to Measure Fish-Stock Abundance, *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1983, vol. 112, no. 5, pp. 608–617. doi 10.1577/1548-8659(1983)112<608:UFDOCP>2.0.CO;2

Bentley, N., Kendrick, T.H., Starr, P.J., and Breen, P.A., Influence plots and metrics: tools for better understanding fisheries catch-per-unit-effort standardizations, *ICES J. Mar. Sci.*, 2011, vol. 69, no. 1, pp. 84–88. doi 10.1093/icesjms/fsr174

Beverton, R.J.H. and Holt, S.J., *On the dynamics of exploited fish populations*, London: Chapman and Hall, 1957.

Blanchard, J.L., Coll, M., Trenkel, V.M., Vergnon, R., Yemane, D., Jouffre, D., Link, J.S., and Shin, Y.J., Trend analysis of indicators: a comparison of recent changes in the status of marine ecosystems around the world, *ICES J. Mar. Sci.*, 2010, vol. 67, no. 4, pp. 732–744. doi 10.1093/icesjms/fsp282

Brooks, E.N., Powers, J.E., and Cortés, E., Analytical reference points for age-structured models: application to data-poor fisheries, *ICES J. Mar. Sci.*, 2009, vol. 67, no. 1, pp. 165–175. doi 10.1093/icesjms/fsp225

Brown, C.J., Taylor, W., Wabnitz, C.C.C., and Connolly, R.M., Dependency of Queensland and the Great Barrier Reef's tropical fisheries on reef-associated fish, *Sci. Rep.*, 2020, vol. 10, 17801. doi 10.1038/s41598-020-74652-2

Bryan, M.D., Barbeaux, S.J., Ianeli, J., Zador, S., and Hoff, J., Assessment of the Greenland turbot stock in the Bering Sea and Aleutian Islands, *Stock assessment and fishery evaluation document for groundfish resources in the Bering Sea/Aleutian Islands region as projected for 2019. Section 5*, North Pacific Fishery Management Council, Anchorage, AK, 2020.

Cleveland, R.B., Cleveland, W.S., McRae, J.E., and Terpenning, I., STL: A Seasonal-Trend Decomposition Procedure Based on Loess, *Jour. of Official Statistics*, 1990, vol. 6, no. 1, pp. 3–73.

Cooper, D.W., Maslenikov, K.P., and Gunderson, D.R., Natural mortality rate, annual fecundity, and maturity at length for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from the northeastern Pacific Ocean, *Fish. Bull.*, 2007, vol. 105, no. 2, pp. 296–304.

Cury, P.M., Fromentin, J.-M., Figuet, S., and Bonhommeau, S., Resolving Hjort's dilemma how is recruitment related to spawning stock biomass in marine fish?, *Oceanography*, 2014, vol. 27, no. 4, pp. 42–47. doi 10.5670/oceanog.2014.85

Dunn, P.K. and Smyth, G.K., Series evaluation of Tweedie exponential dispersion model densities, *Stat. Comput.*, 2005, vol. 15, no. 4, pp. 267–280. doi 10.1007/s11222-005-4070-y

Fox, J., *Applied Regression Analysis and Generalized Linear Models*, Third Edition, Sage Publications, Inc, 2016.

Gregg, J.L., Anderl, D.M., and Kimura, D.K., Improving the precision of otolith-based age estimates for Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) with preparation methods adapted for fragile sagittae, *Fish. Bull.*, 2006, vol. 104, no. 4, pp. 643–648.

Hastie, T. and Tibshirani, R., *Generalized Additive Models*, *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*, 2014. doi 10.1002/9781118445112.stat03141

Hilborn, R., Measuring fisheries management performance, *ICES J. Mar. Sci.*, 2020, vol. 77, pp. 2432–2438.

Hilborn, R. and Walters, C.J., *Quantitative Fisheries Stock Assessment: Choice, Dynamics, and Uncertainty*, New York: Chapman and Hall, 1992. doi 10.1007/978-1-4615-3598-0

Hoening, J., Empirical use of longevity data to estimate mortality rates, *Fish. Bull.*, 1983, vol. 82, no. 4, pp. 898–903.

Jiao, Y., Smith, E.P., O'Reilly, R., and Orth, D.J., Modelling non-stationary natural mortality in catch-at-age models, *ICES J. Mar. Sci.*, 2012, vol. 69, no. 1, pp. 105–118. doi 10.1093/icesjms/fsr184

Jørgensen, B., *The Theory of Dispersion Models: Monogr. Stat. Appl. Probab. (Book 76)*, London: Chapman and Hall, 1997.

Kell, L.T., Minto, C., and Gerritsen, H.D., Evaluation of the skill of length-based indicators to identify stock status and trends, *ICES J. Mar. Sci.*, 2022, fsac043, doi 10.1093/icesjms/fsac043

Maunder, M.N. and Punt, A.E., Standardizing catch and effort data: a review of recent approaches, *Fish. Res.*, 2004, vol. 70, no. 2–3, pp. 141–159. doi 10.1016/j.fishres.2004.08.002

Oshima, K., Hashimoto, M., Fuji, T., and Nakayama, S.-I., Trial application of JABBA to Pacific saury stock assessment, *NPFC-2019-SSC PS05-WP19*, Tokyo, 2019. URL <https://www.npfc.int/trial-application-jabba-pacific-saury-stock-assessment>

Ovando, D., Free, C. M., Jensen, O.P., and Hilborn, R., A history and evaluation of catch-only stock assessment models, *Fish and Fisheries*, 2022, vol. 23, no. 3, pp. 616–630. doi 10.1111/faf.12637

Peterson, M.J., Mueter, F., Hanselman, D., Lunsford, C., Matkin, C., and Fearnbach, H., Killer whale (*Orcinus orca*) depredation effects on catch rates of six groundfish species: implications for commercial longline fisheries in Alaska, *ICES J. Mar. Sci.*, 2013, vol. 70, no. 6, pp. 1220–1232, doi 10.1093/icesjms/fst045

Punt, A.E., Refocusing stock assessment in support of policy evaluation, *Fisheries for Global Welfare and Environment*, 5th World Fisheries Congress, Terrapub, Tokyo, Japan, 2008, pp. 139–152.

Punt, A.E., Tuck, G.N., Day, J., Burch, P., Thomson, R.B., and Bessell-Browne, P., The impact of alternative age-length sampling schemes on the performance of stock assessment methods, *Fish. Res.*, 2021, vol. 238, 105904, doi 10.1016/j.fishres.2021.105904

Quinn II, T.J. and Deriso, R.B., *Quantitative Fish Dynamics*, New York: Oxford Univ. Press, 1999.

Sakamoto, Y., Ishiguro, M., and Kitagawa, G., Akaike Information Criterion Statistics, *Mathematics and its Applications*, Springer Netherlands, 1986.

Trijoulet, V., Berg, C.W., Miller, D.C.M., Nielsen, A., Rindorf, A., and Albertsen, C.M., Turning reference points inside out: comparing MSY reference points estimated inside and outside the assessment model, *ICES J. Mar. Sci.*, 2022, fsac047. doi 10.1093/icesjms/fsac047

Venables, W.N. and Dichmont, C.M., GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research, *Fish. Res.*, 2004, vol. 70, no. 2–3, pp. 319–337. doi 10.1016/j.fishres.2004.08.011

Winker, H., Carvalho, F., and Kapur, M., JABBA: Just Another Bayesian Biomass Assessment, *Fish. Res.*, 2018, vol. 204, pp. 275–288. doi 10.1016/j.fishres.2018.03.010

Wood, S.N., Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models, *J. R. Statist. Soc. B (Statistical Methodology)*, 2011, vol. 73, no. 1, pp. 3–36. doi 10.1111/j.1467-9868.2010.00749.x

Wood, S.N., *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, New York: Chapman and Hall/CRC, 2017, second edition. doi 10.1201/9781315370279

Wood, S.N., Stable and Efficient Multiple Smoothing Parameter Estimation for Generalized Additive Models, *J. Am. Stat. Assoc.*, 2004, vol. 99, no. 467, pp. 673–686. doi 10.1198/016214504000000980

Wood, S.N., Thin plate regression splines, *J. R. Statist. Soc. B (Statistical Methodology)*, 2003, vol. 65, no. 1, pp. 95–114. doi 10.1111/1467-9868.00374

Zhang, Z. and Moore, J.C., Empirical Orthogonal Functions, in *Mathematical and Physical Fundamentals of Climate Change*, Boston: Elsevier, 2015, pp. 161–197.

Stan Development Team, Stan Modeling Language Users Guide and Reference Manual, 2022, StanHeaders version 2.21.0-7. <https://mc-stan.org>. Cited January 27, 2022.

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022, version 4.1.3. <https://www.R-project.org/>. Cited January 27, 2022.

Stan Development Team. RStan: the R interface to Stan, 2022, R package version 2.21.3. <https://mc-stan.org>. Cited January 27, 2022.

Svidetel'stvo № 6393 ot 01.08.2000 g. o registratsii v Gosudarstvennom registre bazy dannykh za № 0220006764 «Promysel» (Certificate No. 6393 dated August 1, 2000 on registration in the State Register of the database No. 0220006764 “Promisel”).

Svidetel'stvo № 2017620882 ot 11.08.2017 g. o gosudarstvennoy registratsii bazy dannykh «Yarusnyy promysel» (Certificate No. 2017620882 dated August 11, 2017 on state registration of the Longline Fishery database).

JPL MUR MEaSURES Project, GHRSS Level 4 MUR Global Foundation Sea Surface Temperature Analysis Ver. 4.1, PO.DAAC, CA, USA, 2015. doi 10.5067/GHGMR-4FJ04

Baston, D., *exactextractr: Fast Extraction from Raster Datasets using Polygons*, R package version 0.7.2, 2021. <https://CRAN.R-project.org/package=exactextractr>. Cited January 27, 2022.

Barnes, R. and Sahr, K., *dggridR: Discrete Global Grids*, R package version 3.0.0, 2021. <https://github.com/r-barnes/dggridR/>. Cited January 27, 2022.

Jassby, A.D. and Cloern, J.E., *wql: Exploring Water Quality Monitoring Data*, R package version 0.4.9, 2017. <https://cran.r-project.org/package=wql>. Cited January 27, 2022.

Hyndman, R., *fpp3: Data for “Forecasting: Principles and Practice”* (3rd Edition), 2022. <https://github.com/robjhyndman/fpp3-package>, <https://OTexts.com/fpp3/>. Cited January 27, 2022.

ICES, Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in subareas 1 and 2 (Northeast Arctic), *Report of the ICES Advisory Committee, ICES Advice*, 2021, ghl.27.1-2. doi 10.17895/ices.advice.8198

ICES, Arctic Fisheries Working Group (AFWG), *ICES Scientific Reports*, 2021, vol. 3, no. 58. doi 10.17895/ices.pub.8196

Поступила в редакцию 21.04.2022 г.

После доработки 19.05.2022 г.

Принята к публикации 20.05.2022 г.

The article was submitted 21.04.2022; approved after reviewing 19.05.2022; accepted for publication 20.05.2022